



**Uniwersytet
Gdański**

Wydział Biologii

Uniwersytetu Gdańskiego

Mgr Zuzanna Wikar

Wpływ aktywności inżynierskiej bobra
europejskiego na różnorodność, aktywność
i interakcje innych gatunków ssaków
Impact of Eurasian beaver engineering on diversity,
activity and interactions of other mammals

Praca przedstawiona

Radzie Dyscypliny Nauki biologiczne Uniwersytetu Gdańskiego

celem uzyskania stopnia doktora

w dziedzinie nauk ścisłych i przyrodniczych

w dyscyplinie nauki biologiczne

Promotor: dr hab. Adrian Zwolicki, prof. UG

Katedra Ekologii i Zoologii Kręgowców

GDAŃSK 2023

Streszczenie

Za gatunki zwornikowe uważane są organizmy, których wpływ na inne taksony jest nieproporcjonalnie duży w porównaniu do ich liczebności i zagęszczenia populacji. Jedną z ich kategorii są modyfikatorzy, klasyfikowani zarazem jako inżynierowie ekosystemu. Dostarczają oni struktur lub materiałów przekształcających siedlisko, zmieniających przepływ energii w ekosystemie i różnorodność innych organizmów. Przykładami gatunków zwornikowych i inżynierów ekosystemu są bóbr kanadyjski *Castor canadensis* i bóbr europejski *C. fiber*, których wpływ wynika głównie z żerowania na fanerofitach i piętrzenia cieków poprzez budowanie tam. Skutkiem tych działań jest akumulacja martwego drewna, zmiany struktury roślinności i tworzenie mokradeł. Wpływ działalności bobrów kanadyjskiego i europejskiego obejmuje m. in. inne gatunki naziemnych i ziemnowodnych ssaków. Mimo licznych badań analizujących ten wpływ, pozostają liczne luki w wiedzy na jego temat. Część jego aspektów badano jedynie w odniesieniu do bobra kanadyjskiego i/lub samych stawów bobrowych, z pominięciem żeremi jako schronień czy miejsc żerowania współwystępujących gatunków. Wyjątkowo słabo poznany jest wpływ obydwu gatunków bobrów na drobne gryzonie i ryjówkokształtne, mimo ich kluczowej roli w ekosystemach lądowych Holarctyki. Mimo, że przekształcone przez bobry siedliska stają się centrami aktywności innych ssaków ziemnowodnych, wiedza o interakcjach między nimi w takich miejscach pozostaje skąpa, choć są wśród nich potencjalni konkurenci, drapieżniki i ofiary.

Celem badań wchodzących w skład tej rozprawy było poznanie roli budowli bobra europejskiego, żeremi oraz tam, dla ssaków ziemnowodnych i lądowych, a także ustalenie, jak wpływają one na aktywność i różnorodność gatunkową tych organizmów oraz interakcje między nimi. Dotyczą one trzech aspektów: 1) roli żeremi jako lokalnych centrów aktywności ssaków i węzłów sieci interakcji między nimi, 2) roli tam bobrowych jako korytarzy ułatwiających dyspersję drobnych i średnich ssaków, 3) wpływu tam i zalewów bobrowych na zgrupowania drobnych ssaków naziemnych.

Badania aktywności i różnorodności ssaków na żeremiach bobrowych prowadziłam w rezerwacie przyrody „Jezioro Drużno”. Aktywność ssaków była rejestrowana za pomocą fotopułapek rozmieszczonych na żeremiach oraz na punktach kontrolnych. Oprócz bobra stwierdziłam co najmniej 25 gatunków, w tym siedem gatunków obcych. Udział tych ostatnich, szczególnie wizona amerykańskiego *Neogale vison* i piżmaka *Ondatra zibethicus*, był istotnie wyższy na żeremiach. Wśród rodzimych gatunków istotnie większą frekwencję na żeremiach wykazałam dla trzech gatunków, szczególnie dla lisa rudego *Vulpes vulpes*, zaś na kontrolach dla kolejnych trzech gatunków, szczególnie jelenia szlachetnego *Cervus elaphus*. Różnorodność gatunkowa wszystkich zarejestrowanych ssaków nie różniła się istotnie pomiędzy żeremiami a punktami kontrolnymi w ciągu całego roku oraz zimą, natomiast była ona istotnie wyższa na żeremiach wiosną i jesienią, a latem na kontrolach. Rodzime gatunki wykazywały takie same, sezonowe zmiany różnorodności, co całe zgrupowanie ssaków. W skali całego roku wykazałam istotne różnice w aktywności ssaków między żeremiami a punktami kontrolnymi dla niemal wszystkich analizowanych taksonów. Dla większości z nich, zarówno rodzimych, jak i obcych gatunków, aktywność ta okazała się wyższa na żeremiach. Różnice te podlegały jednak zmianom sezonowym. Aktywność rodzimych gatunków współwystępujących z bobrem była istotnie wyższa na żeremiach latem i zimą, zaś gatunków obcych – wiosną, jesienią i zimą. Rodzime łasicowate Mustelidae wykazały jakiegokolwiek istotne różnice w aktywności jedynie latem i wykorzystywały one wówczas intensywniej punkty kontrolne. Ze względu na silną aktywność dzienną i zbieżne szczyty aktywności, nisze czasowe wizona i lisa pokrywały się najsilniej ze wszystkich analizowanych par taksonów. Rytmy aktywności dobowej piżmaka i wizona różniły się w znacznym stopniu, z uwagi na przewagę nocnej, zmierzchovej i wczesnorannej aktywności tego pierwszego. Jednak maksima aktywności tego drapieźnika pokrywały się z pomniejszymi, dziennymi szczytami aktywności jego potencjalnej ofiary, co skutkowało relatywnie wysokim nakładaniem się ich nisz czasowych. Piżmaki zasiedlały jednak niemal wyłącznie żeremia niezasiedlone i rzadko odwiedzane przez

wizony. Gatunki odwiedzające żeremia wykorzystywały je jako miejsca żerowania (w tym nielicznych polowań), odpoczynku i znakowania zapachowego terytoriów, a także jako punkty obserwacyjne. Pięć gatunków wykorzystywało żeremia jako kryjówki – były to wizon amerykański, piżmak, myszarka leśna/zaroślowa *Apodemus flavicollis/sylvaticus*, nornica ruda *Clethrionomys glareolus* i rzęsorek rzeczek *Neomys fodiens*.

Aby zbadać znaczenie tam bobrowych jako tras dyspersji dla drobnych i średnich ssaków ziemnowodnych i lądowych, wykorzystałam tropołapki z piaskiem kinetycznym, jako medium do rejestracji tropów ssaków pokonujących trzy cieki wodne na Pojezierzu Pomorskim i Pobrzeżu Bałtyku. Porównałam tamy ze zwalonymi pniami drzew łączącymi brzegi strumieni, zaś tropołapki na pływających tratwach wykorzystałam jako punkty kontrolne. Zidentyfikowałam co najmniej pięć gatunków ssaków, w tym trzy łasicowate (gronostaj *Mustela erminea*, łasica *M. nivalis*, tchórz/wizon amerykański *M. putorius/N. vison*) i jednego większego gryzonia (karczownik ziemnowodny *Arvicola amphibius*), jednak większość rekordów stanowiły tropy drobnych, niezidentyfikowanych gryzoni i ryjówkowształtnych, zgrupowanych w jedną kategorię (micromammalia). Pnie były chętniej wykorzystywane przez łasicowate, zaś tamy przez drobne gryzonie i ryjówki. Największą różnorodność gatunkową stwierdziłam na pniach drzew, mniejszą na tamach, zaś najmniejszą na punktach kontrolnych. Jednak kiedy liczba tropów została skorygowana w oparciu o szerokość tamy, najwyższą aktywność udało się wykazać na tamach, wskazując na silną selekcję tych struktur przez ssaki jako korytarzy dyspersyjnych i schronień.

Aby zbadać wpływ tam i zalewów bobrowych na rozmieszczenie, aktywność i bogactwo gatunkowe drobnych ssaków, odławiałam lądowe i ziemnowodne gryzonie oraz ryjówkowształtne na dziewięciu stanowiskach siedlisk podmokłych, również zlokalizowanych na Pojezierzu Pomorskim i Pobrzeżu Bałtyku. Pułapki stożkowe rozmieszczałam na transektach liniowych wzdłuż cieków, począwszy od bezpośredniego sąsiedztwa tamy. Łącznie odnotowałam 12 gatunków: cztery ryjówkowate i osiem gryzoni. Liczba osobników i gatunków drobnych ssaków była istotnie wyższa na

poletkach poddanych piętrzeniu przez bobry. Najwyższa liczebność i bogactwo gatunkowe były również stwierdzane blisko tamy i istotnie spadały wraz z odległością od niej. Liczebność pięciu gatunków także spadała wraz z dystansem od tamy, efekt ten był szczególnie wyraźny w przypadku rzęsorka rzeczka, badylarki *Micromys minutus* i myszarki leśnej *Apodemus flavicollis*. Ryjówka malutka *Sorex minutus* wykazywała największą różnicę w liczebności między zalanymi przez bobry i niezalanimi odcinkami transektów. Drugim gatunkiem silnie wpływającym na różnice w strukturze zgrupowania między obydwoma kategoriami siedlisk, okazała się myszarka leśna, wyraźnie preferująca odcinki wolne od zalewów. Interesujące różnice zaobserwowano w obrębie rodzaju *Neomys* – rzęsorek mniejszy *N. milleri* wyraźnie preferował siedliska podtopione na skutek tamowania, natomiast rzęsorek rzeczek był nieco częściej łowiony na odcinkach cieków wolnych od tego wpływu, zgodnie ze znanym już wzorcem przesunięcia konkurencyjnego obserwowanym w Europie Środkowej. Trzy gatunki (badylarka, rzęsorek mniejszy, karczownik ziemnowodny) były chwywane wyłącznie na poletkach podtopionych przez bobry, nie stwierdzono natomiast żadnego gatunku ograniczonego do odcinków transektów wolnych od wpływu bobra. Obserwowana pozytywna reakcja zgrupowania drobnych ssaków na działalność inżynierską bobra wynika prawdopodobnie z poprawy dostępności pokarmu (kaskada troficzna z dołu do góry spowodowana akumulacją biogenów w osadach stawu), stwarzania siedlisk wodno-błotnych dla wyspecjalizowanych gatunków ziemnowodnych oraz dostarczania dodatkowych schronień (wzrost pokrycia warstwy zielnej, obfitości martwego drewna i obecność tam).

Badania wchodzące w skład niniejszej rozprawy wykazały jako pierwsze, że żeremia bobrowe stanowią centra aktywności i wykorzystania przestrzeni całego zgrupowania ssaków na nizinnych terenach podmokłych, nawet jeśli funkcja tych struktur dla wybranych gatunków (wizon, piżmak) była wcześniej wzmiankowana. Zgromadzony materiał pozwolił także na wykrycie czasowo-przestrzennych zależności między gatunkami wchodzącymi w skład zgrupowania skupiającego swoją aktywność wokół

żeremi. Wykazałam również jako pierwsza pozytywną reakcję zgrupowania drobnych ssaków na budowę tam i powstawanie zalewów bobrowych, zarówno pod względem liczebności, jak i bogactwa gatunkowego, wreszcie istotną rolę tam bobrowych w utrzymaniu łączności ekologicznej dla ssaków w dolinach małych rzek. Dodatkowym efektem badań było przetestowanie nowego podłoża w tropoślupkach, co pozwoliło na udoskonalenie tej metody monitoringu aktywności ssaków w terenie.

Zebrane dane pozwoliły na potwierdzenie roli bobra europejskiego jako ważnego narzędzia zachowania różnorodności biologicznej, a zatem i ochrony przyrody, szczególnie w warunkach postępującej katastrofy klimatycznej. Jest to szczególnie silnie widoczne w przypadku drobnych gryzoni i ryjówkowształtnych, dla których utworzone przez bobry mokradła mogą stanowić ważne ostoje w przekształconym przez człowieka krajobrazie. Znamienne jest, że trzy gatunki ograniczone do powierzchni objętych zalewami bobrowymi należą do specjalistów siedliskowych, uważanych za zagrożone w niektórych krajach Europy. Badania roli żeremi dla pozostałych ssaków pokazują jednak, że możliwości wykorzystania bobra europejskiego w ochronie różnorodności biologicznej mają poważne ograniczenia, związane głównie z ekspansją obcych gatunków inwazyjnych, którą konstrukcje bobrowe mogą wspierać. Choć rodzime gatunki ssaków również wykazują zwiększoną aktywność i różnorodność na żeremiach, to introdukowany wizon amerykański i piżmak uzyskują ilościową dominację w powiązonym z bobrem zgrupowaniu teriofauny. Zjawisko to odtwarza ich pierwotną interakcję z bobrem kanadyjskim w rodzimym zasięgu wszystkich trzech gatunków, na opanowanych przez wizona terenach Europy. Może ono częściowo lub całkowicie eliminować potencjalne korzyści, jakie mogłyby odnieść z budowy żeremi pozostałe, rodzime gatunki łasicowatych czy karczownik ziemnowodny.

Summary

Keystone species are considered those organisms, which impact on the other taxa is disproportionately high, compared to their abundance and population density. One of their categories are modifiers, also classified as ecosystem engineers. They provide structures or materials altering habitat, modifying energy flow in the ecosystem and diversity of the other organisms. The exemplary keystone species and ecosystem engineers are North American *Castor canadensis* and European beavers *C. fiber*, which impact results mostly from their foraging on woody plants and damming of streams. Those activities lead to accumulation of deadwood, changes in vegetation structure and wetland creation. The impact of beaver activity includes also the other species of semiaquatic and terrestrial mammals. Despite numerous studies analysing that impact, several gaps in knowledge on that subject persist. Some of its aspects were studied only for North American beaver and/or beaver ponds, while previous research failed to address sufficiently the function of lodges as shelters or foraging sites for co-occurring species. Impact of both beaver species on small rodents and soricomorphs is especially poorly studied, despite their crucial function in terrestrial ecosystems of Holarctic region. Despite the fact, that beaver-altered habitats become centres of activity for the other semiaquatic mammals, knowledge on interactions among them in such sites remains scarce, although that groups include potential competitors, predators and their prey.

The aim of the studies included in the following dissertation was analysing the function of beaver-created structures, i.e. lodges and dams for semiaquatic and terrestrial mammals, as well as impact of that structures on mammalian diversity, abundance and interspecific interactions. They cover three aspects: 1) function of lodges as local centres of mammalian activity and nexuses of their interaction networks, 2) function of dams as dispersal corridors for small and medium-sized mammals, 3) impact of dams and beaver ponds on assemblage of small mammals.

I studied both activity and diversity of mammals visiting beaver lodges in nature reserve „Jeziro Drużno”, northern Poland. Mammalian activity was recorded with trail cameras located on lodges and in control points (surrounding wetland). Except beaver itself, I recorded at least 25 species, including seven invasive species. Share of the latter, especially American mink *Neogale vison* and muskrat *Ondatra zibethicus*, was significantly higher on lodges. Among native taxa, I found significantly higher frequency of occurrence on lodges for three species, particularly red fox *Vulpes vulpes*, while on controls for three others, particularly red deer *Cervus elaphus*. Species diversity of all recorded mammals did not differ significantly between lodges and controls during the whole year nor in winter, while it was significantly higher on lodges in spring and autumn. On contrary, it was significantly higher on controls in summer. Native species revealed the same, seasonal variation in diversity, as the whole mammal assemblage. I found significant differences in mammal activity between lodges and controls for almost every analysed taxon. For majority of them, both alien and native, the activity appeared higher on lodges. However, that differences were subjected to seasonal variation. The activity of native species co-occurring with beaver was significantly higher on lodges in summer and winter, while the activity of alien species – in spring, autumn and winter. Native mustelids revealed any significant differences only in summer and their activity was higher on controls in that period. Due to predominantly diurnal activity and convergent peaks of activity, temporal niches of American mink and red fox overlapped most strongly among all analysed pairs of taxa. Daily activity rhythms of muskrat and mink mismatched to a significant extent, due to predominance of nightly, crepuscular and dawn activity of the first species. However, activity maxima of the latter predator covered with smaller, diurnal activity peaks of its potential prey, resulting in relatively strong overlap of their temporal niches. Muskrats inhabited almost exclusively lodges that remained uninhabited and only rarely visited by minks. The species that visited lodges, used them for foraging (including scarce hunting), resting, olfactory marking and as vantage points. Five species used lodges as shelters,

these were American mink, muskrat, yellow-necked/wood mouse *Apodemus flavicollis/sylvaticus*, bank vole *Clethrionomys glareolus* and Eurasian water shrew *Neomys fodiens*.

To investigate the importance of beaver dams as communication routes for smaller semiaquatic and terrestrial mammals, we used tracking tunnels with kinetic sand as a medium to collect the tracks of animals crossing the three watercourses in Pomerania Lakelands and Baltic Sea Coast. I compared the dams with tree logs connecting the stream banks, while floating rafts were designated as control points. I identified the activity of at least five species of mammals, including three mustelids (stoat *Mustela erminea*, weasel *M. nivalis*, polecat/American mink *M. putorius/N. vison*), one larger rodent (water vole *Arvicola amphibius*), however, most of them were small, unidentified rodents or soricomorphs, lumped into one category (micromammalia). Logs were more often used by mustelids and dams by rodents and shrews. The highest species diversity was recorded on tree logs, followed by dams and control points. The highest activity was, however, recorded on the dams, when track counts were adjusted for dam width, pointing to the strong selection of that structures by mammals during stream crossing and/or when seeking shelter.

To investigate the effect of beaver damming and flooding on the small mammals' distribution, activity and species richness, I live-trapped terrestrial rodents and soricomorphs in nine wetland sites, located in Pomerania Lakelands and Baltic Sea Coast. Pitfall traps were arranged into transects alongside the watercourses, starting next to a beaver dam. In total, I recorded 12 species: four shrews and eight rodents. The number of captured small mammals and the number of their species were significantly higher on plots subjected to beaver damming. The highest abundance and species richness were found close to a dam and significantly decreased with the distance from a dam. Abundance of five species also declined with that distance, the effect was the most notable for Eurasian water shrew, harvest mouse *Micromys minutus* and yellow-necked mouse *Apodemus flavicollis*. Pygmy shrew *Sorex minutus* demonstrated the greatest

degree of dissimilarity in abundance between beaver-flooded and unflooded sections of the transect, clearly selecting the first group. The second most differentiating was *A. flavicollis*, which selected the unflooded plots. Interesting differences were found within the *Neomys* genus, where Mediterranean water shrew *N. milleri* clearly preferred habitats with damming, while Eurasian water shrew was slightly more often caught in habitats without damming, following the already known patterns of competitive displacement observed in Central Europe. Three species (harvest mouse, Mediterranean water shrew, water vole) were trapped solely on beaver-modified plots, while no species was restricted to beaver-free sections of the transects. The observed whole-community facilitation results probably from improved trophic conditions (bottom-up trophic cascade due to nutrient storage in pond sediments), provision of wetland conditions for specialized semiaquatic species and additional shelter (increased herbaceous cover, coarse woody debris, dams).

The studies included in the following dissertation revealed for the first time that beaver lodges act as nexuses of activity and space use by the whole mammal assemblage in lowland riparian habitats, even if their function for some species (mink, muskrat) was already noted in earlier papers. The collected material allowed to reveal spatio-temporal relations between species forming the assemblage focusing its activity around lodges. I provided also the first evidence for positive reaction of both abundance and species richness of small mammals on damming of streams by beavers, as well as for significant function of beaver dams in maintenance of habitat connectivity for mammals in small river valleys. The additional benefit of my study was testing new medium for tracking pads, which allowed to improve that method of field monitoring of mammal activity.

The collected data confirmed the function of Eurasian beaver as an important tool for maintenance of biological diversity and, therefore, biological conservation, especially during ongoing anthropogenic climate change. It is especially clear in case of small rodents and soricomorphs, as beaver-created wetlands might become significant refugia in human-

altered landscape. It is notable that the three species restricted to plots submerged by beaver dams are habitat specialists, already classified as threatened in some European countries. Study on function of lodges for the remaining mammals reveals, however, that opportunities to use Eurasian beaver in biological conservation have significant limits, associated mostly with expansion of alien invasive species, which might be facilitated by beaver constructions. Although native mammalian species are similarly more active and diverse on beaver lodges, it is introduced American mink and muskrat which quantitatively predominate in beaver-associated mammal assemblage. That phenomenon recreates their original interaction with North American beaver from the native range of all three species in the invaded areas of Palearctic. It may partially or completely eliminate potential benefits for remaining, native mustelids or water vole, which that species may obtain from lodge construction by beavers.

Podziękowania

Dziękuję mojemu promotorowi, dr. hab. Adrianowi Zwolickiemu, za wyrozumiałość, wsparcie merytoryczne, cenne porady i uwagi, a także za wykonanie analiz statystycznych do drugiego manuskryptu wchodzącego w skład rozprawy.

Dziękuję prof. Lechowi Stempniewiczowi za porady oraz pełnienie roli opiekuna naukowego przez cztery lata moich studiów doktoranckich.

Prof. Włodzimierzowi Meissnerowi dziękuję za sfinansowanie korekty językowej obydwu manuskryptów oraz publikacji w *Animals*.

Serdecznie dziękuję osobom, które pomogły mi w realizacji badań. Grażynie Sadowskiej, Grażynie Butrykowskiej, Elwirze Ahmad i Magdzie Jędro za wskazanie lokalizacji tam bobrowych. Michałowi Pawlikowi, Magdzie Jędro, Małgorzacie Goc i Katarzynie Borzym za udział w odłowach drobnych ssaków. Michałowi Pawlikowi dziękuję ponadto za pomoc w montowaniu tropołapek na Swelini. Julii Brachman, Wiktorii Ziegert, Natalii Maciejewskiej, Kamili Cymerman, Weronice Frańczak, Sebastianowi Szramowskiemu, Weronice Zagórskiej i Julii Figat dziękuję za pomoc w analizie nagrań z fotopułapek. Jakubowi Domańskiemu dziękuję za pomoc z analizami statystycznymi w R i wykonanie wykresów nakładania się nisz czasowych.

Poniższa praca nie powstałaby, gdyby nie wspaniała sieć wsparcia. Jestem niezmiernie wdzięczna moim przyjaciółkom, Marcie Wileczko, Ewie Strzeleckiej, Sarze Grześkowiak i Marcie Szurlej za wysłuchiwanie mnie, motywowanie do działania i troskę.

Dziękuję mojemu psychoterapeucie, dr. Piotrowi Kiembłowskiemu, za profesjonalną pomoc, ogrom empatii i dostarczenie mi odpowiednich narzędzi, dzięki którym byłam w stanie wy dostać się z bardzo złego stanu i podjąć niezbędne działania prowadzące do ukończenia badań i poniższej rozprawy.

Przede wszystkim dziękuję mojemu partnerowi, Mateuszowi Ciechanowskiemu, za pomoc we wszystkich pracach terenowych, wsparcie swoją wiedzą, motywowanie mnie do podążania obraną ścieżką naukową i nade wszystko za ogrom wsparcia emocjonalnego, szczególnie kiedy moje zdrowie psychiczne podupadało i nie wiedziałam, czy dam radę wytrwać przy czymkolwiek, a w szczególności przy doktoracie.

Spis treści

Streszczenie	3
Summary	8
Podziękowania	13
1. Wstęp	16
2. Aktywność, różnorodność gatunkowa i interakcje międzygatunkowe ssaków na żeremiach bobra europejskiego	22
1. Cel badań i hipotezy badawcze	22
2. Materiały i metody	22
3. Wyniki	34
3.1. <i>Skład gatunkowy i udział w zgrupowaniu</i>	34
3.2. <i>Różnorodność gatunkowa</i>	38
3.3. <i>Aktywność na żeremiach i punktach kontrolnych</i>	43
3.4. <i>Nisze czasowe i ich nakładanie się</i>	49
3.5. <i>Zachowania na żeremiach i punktach kontrolnych</i>	55
4. Dyskusja	64
4.1. <i>Aktywność i różnorodność ssaków na żeremiach i w ich otoczeniu</i>	64
4.2. <i>Znaczenie żeremi dla gatunków obcych</i>	67
4.3. <i>Znaczenie żeremi dla gatunków rodzimych</i>	71
4.4. <i>Podsumowanie</i>	75
Literatura	77
Aneks 1	88
Aneks 2	89
3. Tamy bobrowe i powalone drzewa jako korytarze ekologiczne umożliwiające przemieszczanie się ssaków przez bariery wodne – studium przypadku z wykorzystaniem nowego medium do tropolepek	90
Beaver dams and fallen trees as ecological corridors allowing movements of mammals across water barriers - a case study with the application of novel substrate for tracking tunnels	90
1. Introduction	91
2. Materials and Methods	94
2.1. <i>Study Area</i>	94
2.2. <i>Experimental Design</i>	95
2.3. <i>Analysis</i>	97
3. Results	99
4. Discussion	105

4.1.	<i>Method Limitations</i>	105
4.2.	<i>Functions of Beaver Dams and Tree Logs for Mammals</i>	106
5.	Conclusions.....	109
	References	110
4.	Pozytywna reakcja drobnych ssaków naziemnych i ziemnowodnych na piętrzenie cieków przez bobra.....	116
	The positive response of small terrestrial and semi-aquatic mammals to beaver damming.....	116
	Abstract.....	116
1.	Introduction	118
2.	Material and methods	121
2.1.	<i>Study area</i>	121
2.2.	<i>Fieldwork</i>	123
2.3.	<i>Statistical analyses</i>	124
3.	Results.....	125
3.1.	<i>Beaver influence on small mammal abundance and species composition</i>	125
3.2.	<i>Species-specific responses of small mammals to beaver impact on riparian habitat</i>	129
3.3.	<i>Taxonomic composition of the sample</i>	131
4.	Discussion	134
4.1.	<i>Factors behind the failure of previous attempts to document beaver-driven facilitation of small mammal assemblage</i>	134
4.2.	<i>Potential benefits of beaver ecosystem engineering for small mammals</i>	137
4.3.	<i>Conservation implications</i>	143
	Conclusions.....	144
	References	146
5.	Podsumowanie.....	156

1. Wstęp

Za gatunki zwornikowe uważane są organizmy, których wpływ na inne taksony jest nieproporcjonalnie duży w porównaniu do ich liczebności i zagęszczenia populacji, a od ich obecności uzależniona jest struktura zespołu w danym siedlisku (Paine 1969). Początkowo termin odnosił się do szczytowych drapieżników, które regulują zarówno liczebność swoich ofiar, jak i konkurentów (Paine 1966), jednak został on w późniejszych latach rozszerzony o kolejne kategorie gatunków zwornikowych oprócz drapieżników – ofiary, rośliny, łączniki (*links*, np. zapylacze, gatunki umożliwiające dyspersję nasion) oraz modyfikatorów (*modifiers*). Ostatnia kategoria gatunków zwornikowych dostarcza struktur lub materiałów, które wpływają na typ siedliska i przepływ energii, a ich usunięcie powoduje zanik gatunków zależnych od konkretnych stadiów sukcesji i zasobów siedliska (Mills i in. 1994). Takie organizmy są także kategoryzowane jako inżynierowie ekosystemów, ponieważ zdolne są do modyfikowania swojego środowiska w znaczącym stopniu i tym samym bezpośrednio lub pośrednio modulują dostępność zasobów dla innych gatunków oraz wpływają na ich rozmieszczenie (Jones i in. 1994). Do tej pory za inżynierów ekosystemów uznano co najmniej 121 gatunków, które oddziałują na otoczenie poprzez np. zgrzyzanie roślin, kopanie nor, budowę gniazd czy przekształcanie gleb i liści (Coggan i in. 2018). Przykładem inżynierii ekosystemu są gniazda orlika grubodziobego *Clanga clanga*, które wykorzystuje 67 gatunków ptaków i dwa gatunki ssaków. Zarejestrowano w nich m.in. współgniazdowanie, zbieranie materiału roślinnego i żerowanie (Maciorowski i in. 2020).

Zarówno bóbr kanadyjski *Castor canadensis*, jak i bóbr europejski *C. fiber* są uznane za gatunki zwornikowe oraz inżynierów ekosystemów, dzięki zdolności do tworzenia i utrzymywania silnie zmodyfikowanych przez siebie siedlisk (Rosell i in. 2005). Część ich wpływu wynika z żerowania na zdrewniałych roślinach, w tym ścinania dorosłych drzew (Nolet i in. 1994; Levine i Meyer 2019) i tworzenie tym samym luk w okapie lasu, które stają się dogodnymi siedliskami dla światłolubnych gatunków runa (Rosell i Campbell-Palmer 2022) oraz żerowiskami dla nietoperzy polujących

na otwartej przestrzeni (Ciechanowski i in. 2010). Zgryzanie i ścinanie, a także podtapianie drzew skutkujące ich zamieraniem zwiększają dostępność martwego drewna (Rosell i Campbell-Palmer 2022).

Najlepiej poznanym aspektem działalności bobrów pod kątem wpływu na szereg abiotycznych i biotycznych czynników jest piętrzenie cieków poprzez budowanie tam. Powstałe w ten sposób zalewy są niezbędne bobrom do utrzymywania pod wodą wejść do nor i żeremi na małych ciekach wodnych, gdzie poziom wody jest niski, zmieniając przy tym hydrologię tych cieków, zmniejszając siłę nurtu (Rosell i Campbell-Palmer 2022), zwiększając poziom wód gruntowych i powierzchnię terenów podmokłych (Johnston i Naiman 1987). Pozytywnie przekłada się to na retencję wody i jej dostępność podczas okresów suszy (Westbrook i in. 2006), a w rezultacie poprawia stosunki wodne, a nawet pozwala powstrzymać rozprzestrzenianie się pożarów lasów (Fairfax i Whittle 2020).

Tamy stanowią istotne siedlisko dla bezkręgowców. Wylot imagines owadów wodnych z tamy jest 3,5 razy większy niż z potoku i aż 5,5 razy większy niż ze stawu (Rolauuffs i in. 2001). Podtopione, ale nadal stojące drzewa są atrakcyjne dla dzięciołów żerujących i wykuwających w nich dziuple, co przyciąga też inne dziuplaki (Rosell i in. 2005) oraz zapewniają nietoperzom dzienne kryjówki pod odstającą korą (Menzel i in. 2001). Stawy bobrowe są ważnymi siedliskami dla ryb pełniącymi rolę schronień zimowych i źródeł rekolonizacji strumieni oraz tarlisk (Knudsen 1962; Schlosser 1995; Hägglund i Sjöberg 1999). Dzięki temu zalewy bobrowe przyciągają ptaki rybożerne, np. czaplę modrą *Ardea herodias* i rybaczkę popielatego *Ceryle alcyon* (Grover i Baldassarre 1991). Badania Grovera i Baldassarre'a (1991) wykazały również istotnie wyższe bogactwo gatunkowe ptaków wróblowych i blaszkodziobych na terenach wodno-błotnych zajętych przez bobry w porównaniu z niezajętymi o podobnej powierzchni. Stawy bobrowe, szczególnie stare, zapewniają również miejsca rozrodu i bytowania płazów (Dalbeck i in. 2007). Powstawanie stawów bobrowych zwiększa też różnorodność gatunkową oraz/lub liczebność chrząszczy wodnych (Nummi

i in. 2020), mięczaków (Bashinskiy i Stojko 2022), gadów (Russell i in. 1999) oraz roślin (Willby i in. 2018).

Wpływ działalności bobrów kanadyjskiego i europejskiego obejmuje również inne gatunki naziemnych i ziemnowodnych ssaków. Stawy oferują zerowiska dla łośi *Alces alces* żywiących się roślinami wodnymi, zaś jelenie szlachetne *Cervus elaphus* i sarny europejskie *Capreolus capreolus* żerują na drzewach ściętych przez bobry. Korzyści z wykorzystywania resztek pokarmu bobrów odnoszą także piżmak amerykański *Ondatra zibethicus* i karczownik ziemnowodny *Arvicola amphibius*. Korzystają one również z przerębli w lodzie robionych przez bobry (Rosell i in. 2005). Na żeremiach bobra europejskiego odławiano więcej drobnych ssaków naziemnych z większej liczby gatunków, niż w przyległym lesie (Samas i Ulevičius 2015). Zalewy bobrowe zwiększają zagęszczenia średnich oraz dużych ssaków lądowych i ziemnowodnych (Nummi i in. 2019; Fedyń i in. 2022). Często współwystępującymi z bobrem gatunkami są wydra europejska *Lutra lutra*, wizon amerykański (polskie nazewnictwo za Cichocki i in. 2015) *Neogale vison* (Patterson i in. 2021) i piżmak amerykański, a wysokie zagęszczenia populacji bobrów wpływają pozytywnie na zagęszczenia tych gatunków (Sidorovich i in. 1996; Ulevičius i Balčiauskas 1999.). Wizon i piżmak korzystają także z żeremi jako schronień (Rosell i in. 2005; Zalewski i Brzeziński 2014) i przynajmniej w przypadku piżmaka nie budzi to negatywnych reakcji bobrów (Mott i in. 2013). Wizon ponadto poluje w żeremiach i korytarzach wykopanych przez bobry (Sidorovich i MacDonald 2001).

Powyższe badania sugerują, że silny związek wizona i piżmaka z bobrem kanadyjskim w ich naturalnym zasięgu może się przenosić na bobra europejskiego w miejscach zawleczenia przez człowieka (Rosell i Campbell-Palmer 2022). Można więc spodziewać się, że bobry wspierają ekspansję obcych, inwazyjnych ssaków ziemnowodnych. Innym negatywnym skutkiem działalności inżynierskiej bobrów dla różnorodności biologicznej jest ułatwienie rozprzestrzeniania się obcych inwazyjnych roślin na terenach nadrzecznych, gdyż wkraczają we wczesnych stadiach sukcesji na porzucone

stanowiska bobrowe i spuszczone stawy (Perkins i Wilson 2005; Piętka i Misiukiewicz 2022). Także dla niektórych gatunków ryb działalność bobrów ma negatywne skutki – powstawanie zalewów powoduje zanik dogodnych tarlisk pstrągów (Knudsen 1962). Pomimo możliwych negatywnych skutków dla różnorodności w skali lokalnej, nadal bobry zwiększają różnorodność *gamma* (Washko i in. 2022).

Częstsze współwystępowanie ziemnowodnych ssaków związane z obecnością bobra może wpływać na interakcje między nimi. Wizon i wydra pomimo bardzo zbliżonych preferencji siedliskowych nie wykazują się silną konkurencją, m.in. dzięki częściowemu rozdziałowi nisz pokarmowych – wydra żywi się przede wszystkim rybami, podczas gdy wizon żeruje na znacznie szerszym spektrum ofiar (Zalewski i Brzeziński 2014). Zwiększona konkurencja między nimi obserwowana była w okresach ograniczonej dostępności ryb (Clode i Macdonald 1995). Pomędzy wydrą a tchórzem europejskim *Mustela putorius* również nie ma silnej konkurencji, różnice w składzie pokarmu są u nich jeszcze większe, niż w przypadku wydry i wizona, natomiast tchórz może być potencjalnie wypierany przez obcy gatunek. Brakuje jednoznacznych dowodów na negatywny wpływ wizona na tchórze, który cechuje się dużą plastycznością i występuje także w większych odległościach od zbiorników wodnych i cieków, jednak obserwowano rozmijanie się szczytów aktywności tych drapieżników, co pozwala minimalizować konkurencję (Zalewski i Brzeziński 2014).

Wspomniany wcześniej silny związek z bobrami zarówno wizona, jak i piżmaka, może mieć również znaczący wpływ na interakcje między tymi dwoma gatunkami. Piżmak jest ważnym składnikiem diety wizona w ich naturalnym zasięgu (Proulx i in. 1987; Hoffman i in. 2009), chociaż ten związek różni się w zależności o regionu (Ahlers i in. 2021). W Kanadzie populacje tych gatunków ulegają 8-9 letnim cyklom, które wykazują cechy typowego układu drapieżnik-ofiara, ze wzrostem liczebności populacji piżmaka wyprzedzającym wzrost liczebności wizona (Erb i in. 2001; Viljugrein i in. 2001; Zalewski i Brzeziński 2014). Na innych obszarach Ameryki Północnej dynamika populacji tych gatunków była silnie

zsynchronizowana i prawdopodobnie podlegała regulacji przez inne czynniki (Ahlers i in. 2021). W swoim naturalnym zasięgu gatunki te znajdują się więc w stanie płynnej równowagi, która nie miała przełożenia na warunki europejskie, gdzie zostały zawleczone przez człowieka w XX w. i zaczęły się gwałtownie rozprzestrzeniać (Zalewski i Brzeziński 2014). W Polsce wykazano drastyczny spadek liczebności piżmaka po introdukcji wizona (Brzeziński i in. 2010). Ze względu na większe zagęszczenia wizona w siedliskach zamieszkałych przez bobra, przy jednoczesnym chętnym wykorzystywaniu żeremi przez piżmaki, może potencjalnie dochodzić do większej presji drapieżniczej na preferowaną ofiarę, unikania żeremi przez piżmaka lub innych zmian w interakcjach między tymi trzema gatunkami lub rodzimymi ssakami.

Pomimo wielu badań wpływu obu gatunków bobrów na inne organizmy, w tym ssaki, nadal słabo poznane pozostają aspekty takie jak wpływ budowli bobrów na drobne ssaki naziemne, wykorzystanie tam jako potencjalnych korytarzy ekologicznych oraz interakcje czasowo-przestrzenne gatunków korzystających z żeremi i tam.

Celem badań wchodzących w skład tej rozprawy było poznanie roli budowli bobra europejskiego, żeremi oraz tam, dla ssaków ziemnowodnych i lądowych, a także jak wpływają one na aktywność i różnorodność gatunkową tych organizmów oraz interakcje między nimi. Postawiłam następującą główną hipotezę badawczą: konstrukcje bobrowe modyfikują rozmieszczenie innych ssaków skupiając wokół siebie całe ich zgrupowania, które odnoszą korzyści z bezpośredniej i pośredniej działalności bobrów zapewniającej schronienia, żerowiska, korytarze ekologiczne czy preferowane siedliska. Prowadzi to do zwiększenia różnorodności gatunkowej, zwiększonej aktywności ssaków oraz wzrostu natężenia interakcji komensalistycznych, drapieżniczych i konkurencyjnych na konstrukcjach i w płatach siedlisk będących pod ich bezpośrednim wpływem. W pierwszej części rozprawy (str. 22-89) zajęłam się tematem różnorodności, aktywności i interakcji ssaków na żeremiach w siedlisku o hydrologii niezmodyfikowanej przez bobra. W drugiej części (str. 90-115) porównałam wykorzystanie tam

bobrowych oraz powalonych drzew jako przejść przez cieki. Trzecia część (str. 116-155) skupia się na wpływie piętrzenia cieków oraz odległości od tam na różnorodność i liczebność drobnych ssaków naziemnych i ziemnowodnych.

2. Aktywność, różnorodność gatunkowa i interakcje międzygatunkowe ssaków na żeremiach bobra europejskiego

1. Cel badań i hipotezy badawcze

Celem badań było poznanie wykorzystania żeremi bobra europejskiego przez inne gatunki ssaków, ich aktywności, różnorodności gatunkowej, a także interakcji międzygatunkowych w warunkach braku hydrologicznych modyfikacji siedliska przez bobra.

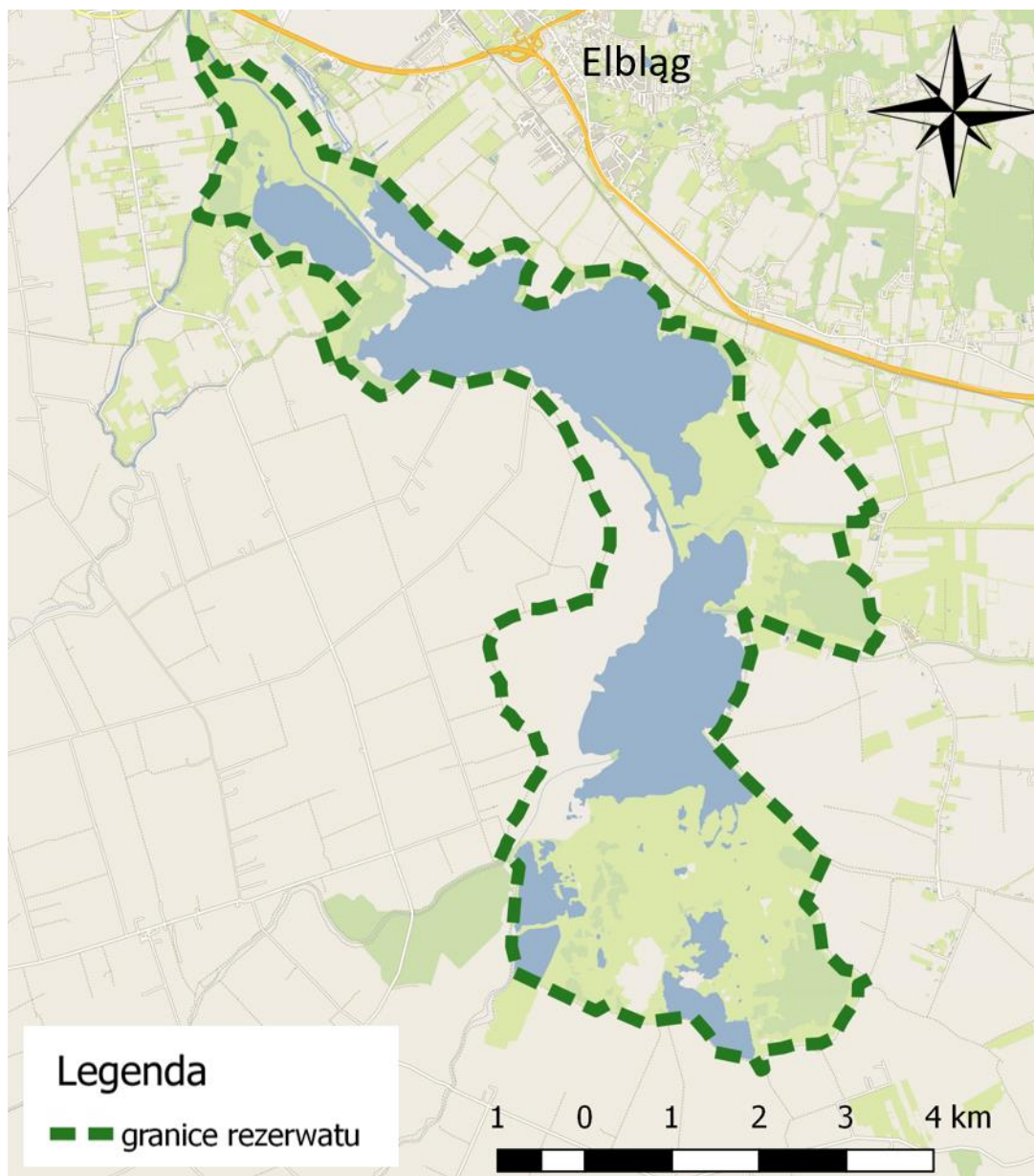
Postawiłam następujące hipotezy badawcze: 1) aktywność i różnorodność ssaków jest wyższa na żeremiach, niż w punktach kontrolnych, ponieważ dostarczają one potencjalnych schronień, miejsc żerowania oraz mogą służyć jako punkty obserwacyjne; 2) wykorzystanie żeremi zmienia się na przestrzeni roku ze względu na zmiany aktywności samych bobrów lub potrzeb pozostałych gatunków; 3) żeremia koncentrują aktywność ofiar i dzięki temu przyciągają także drapieżniki.

2. Materiały i metody

2.1. *Teren badań*

Badania aktywności i różnorodności ssaków na żeremiach bobrowych prowadziłam w rezerwacie przyrody „Jezioro Drużno” (54°04'54"N 19°28'30"E) położonym w województwie warmińsko-mazurskim (ryc. 1). Rezerwat został utworzony w 1966 r. w celu ochrony miejsc lęgowych ptaków wodno-błotnych. Jego powierzchnia wynosi 3021,6 ha i obejmuje akwen eutroficznego jeziora Drużno wraz z przyległymi płacami szuwarów, olsu i zarośli wierzbowych, a także fragmenty uchodzących do Drużna dziewięciu rzek, wypływającej z niego rzeki Elbląg oraz użytkowanego żeglugowo Kanału Elbląskiego (Nitecki 2013). Teren ten jest również objęty ochroną w ramach programu Natura 2000, sieci cennych obszarów na terytorium Unii Europejskiej), zarówno poprzez wpisanie do Dyrektywy Siedliskowej

(PLH280028), jak i Dyrektywy Ptasiej (PLB280013). W rezerwacie obowiązuje ochrona bierna, jednak dozwolone jest usuwanie roślinności wodnej na trasie Kanału Elbląskiego, a Wody Polskie prowadząc działalność tzw. „przeciwpowodziową” przycinają drzewa i krzewy, których gałęzie sięgają nad lustro wody Dzierzgonia, fragmentują obumarłe pnie znajdujące się w wodzie. Przez rzekę Elbląg, Dzierzgoń i Balewkę przebiega szlak kajakowy, który jest udostępniony do ruchu bez zezwolenia. Ruch łodzi motorowych dopuszczony jest pod warunkiem uzyskania zezwolenia Regionalnej Dyrekcji Środowiska w Olsztynie. W rezerwacie zakazany jest połów ryb, z wyjątkiem mieszkańców przyległych wsi, którym wydawane są zezwolenia RDOŚ.



Ryc. 1. Lokalizacja rezerwatu przyrody „Jeziro Drużno” (źródło podkładu: Open Street Map).

Teren rezerwatu znajduje się, wg klasyfikacji Köppena, w strefie klimatu wilgotnego kontynentalnego z łagodnym latem i opadami przez cały rok (*Dfb*) (Arnfield 2023). Średnia temperatura roczna w latach 1991-2020 w omawianym regionie wynosiła 8,0°C, średnia temperatura stycznia –2,0°C, zaś średnia temperatura lipca 18,3°C. Średnia roczna liczba dni z mrozem dla tego samego okresu wynosiła 36,3, średnia roczna liczba dni z pokrywą śnieżną (>0mm) 64,0, zaś średnia roczna suma opadów 642,4 mm (dane dla stacji meteorologicznej IMGW w Olsztynie; IMGW 2023).

Jeziorno Druzno i wpływające do niego rzeki charakteryzują się dużymi wahaniami stanów wody, których amplituda roczna w wieloleciu 1961 – 2000 wynosiła 146 cm. W tym okresie podwyższone stany występowały od lipca do lutego, a obniżone od marca do czerwca. Na stan wody w jeziorze wpływają wahania stanów wody Zalewu Wiślanego, z podpiętrzeniami w okresie jesiennych i zimowych sztormów, a także dopływ wód rzecznych uzależniony od gospodarki melioracyjnej (Fac-Beneda 2013).

Rezerwat „Jeziorno Druzno” jest bogaty w zróżnicowane zbiorowiska roślin wodnych i bagiennych. Powierzchnia Druzna zdominowana jest przez rozległe płaty zbiorowisk gatunków o liściach pływających – grzybienie białe *Nymphaea alba*, grązel żółty *Nuphar lutea* i grzybieńczyk wodny *Nymphoides peltata*. Częste są również fitocenozy zanurzonych makrofitów, m.in. osoki aloesowatej *Stratiotes aloides* czy rogatka sztywnego *Ceratophyllum demersum*. Część jeziora i przyległą powierzchnię pokrywają wielohektarowe płaty szuwarów, głównie z trzciną pospolitą *Phragmites australis* i pałką wąskolistną *Typha angustifolia*. Na ciekach uchodzących do jeziora licznie występują także salwinia pływająca *Salvinia natans* i rzęsa garbata *Lemna gibba*. Rezerwat wyróżnia się na tle poddanego silnej antropopresji, odlesionego krajobrazu rolniczego Żuław Wiślanych obecnością wielkoobszarowych lasów. Stwierdzono w nim występowanie 75 gatunków o pędach zdrewniałych – 34 drzew i 41 krzewów. Głównym gatunkiem lasotwórczym jest olsza czarna *Alnus glutinosa*. Groble oraz trudnodostępne obrzeża Druzna porasta głównie ols porzeczkowy *Ribeso nigri–Alnetum*, z mniejszym udziałem olsu torfowcowego *Sphagno squarrosi–Alnetum* i brzeziny mszarnej ze związku *Alnetea glutinosae*. Najrzadziej spotykany jest las łąkowy *Alno-Ulmion*. Na obrzeżach szuwarów i lasów obecne są fitocenozy ziołoroślone (Buliński i in. 2013).

Gęsta sieć cieków wodnych, bardzo bogata baza pokarmowa i stosunkowo niewielka presja ludzkiej działalności na tle reszty Żuław, stwarzają dogodne warunki dla bobra europejskiego. Rekolonizacja tego obszaru przez bobry nastąpiła prawdopodobnie dopiero na przełomie XX i XXI wieku. Ślady żerowania znaleziono w listopadzie 2001, następne zimą 2002 r.

Pierwsze żeremie zostało wykryte także w 2002 r. Podczas inwentaryzacji w latach 2012 – 2013 stwierdzono 31 czynnych stanowisk bobrów, a szacowana liczebność populacji wynosiła ok. 115 osobników (Ciechanowski i in. 2013). Zagęszczenie populacji w 2013 r. wynosiło na jeziorze 0,39, a na uchodzących do niego kanałach 0,86 kolonii na kilometr linii brzegowej, co stanowiło jedno z największych zagęszczeń populacji w regionie (Zwolicki i in. 2018). Aktywność inżynieryjna bobrów na terenie rezerwatu ogranicza się do budowania żeremi i kopania nor, nie budują one tam, nie tworząc przy tym stawów, które mogą być wykorzystywane przez inne ssaki (Nummi i in. 2019), ani nie zapewniają w ten sposób łączności pomiędzy brzegami cieków (Wikar i Ciechanowski 2023). Z tego względu jest to dobry obszar do badania znaczenia żeremi, ponieważ można wykluczyć ewentualny wpływ tam i zalewów bobrowych na aktywność i różnorodność ssaków pojawiających się na stanowiskach bobrów.

W rezerwacie oprócz bobra europejskiego stwierdzono 32 gatunki ssaków naziemnych. Fauna pozostałych gryzoni liczy 14 gatunków, w tym sześć nornikowatych Arvicolinae, sześć myszowatych Muridae, wiewiórkę *Sciurus vulgaris* i nutrię *Myocastor coypus*. Nutria po raz ostatni stwierdzona była w rezerwacie w latach 80. XX w. przy analizowaniu odchodów wizona amerykańskiego, w przeciwieństwie do pizmaka amerykańskiego, którego ślady aktywności odnotowywane były regularnie, chociaż w bardzo małych zagęszczeniach. Wśród obcych gatunków gryzoni stwierdzony był także szczur wędrowny *Rattus norvegicus*. Do zgrupowania drobnych ssaków naziemnych rezerwatu należą także cztery ryjówkokształtne Soricomorpha – kret *Talpa europaea*, ryjówka aksamitna *Sorex araneus* i malutka *S. minutus* oraz rzęsorek rzeczek *Neomys fodiens* (Ciechanowski i in. 2013).

Stwierdzono występowanie 10 gatunków drapieżnych Carnivora, dwa psowate Canidae i osiem łasicowatych Mustelidae, wśród których najliczniejszy jest inwazyjny wizon amerykański (Ciechanowski i in. 2013). Pierwszy raz gatunek został stwierdzony w rezerwacie w 1982 r. (Kaszuba i Schmidt 1985). Już w 1988 r. zagęszczenie populacji wynosiło 2,5 osobnika na km brzegu, zaś w 1989 r. 3,5 osobnika (Balerstet i in. 1990).

Fauna kopytnych obejmuje cztery gatunki – dzika euroazjatyckiego *Sus scrofa*, łosia, sarnę europejską oraz jelenia szlachetnego. Najliczniejsze są dziki i sarny, jednak jelenie pojawiały się w rezerwacie coraz częściej, między 1999 r., kiedy po raz pierwszy zaobserwowano rykowisko w granicach rezerwatu, a 2013 r. Łoś uznany był za gatunek regularnie występujący ale nieliczny (Ciechanowski i in. 2013.)

2.2. *Prace terenowe*

W celu rejestrowania aktywności ssaków na żeremiach bobrów europejskich od grudnia 2018 r. do lipca 2022 r. montowałam fotopułapki ustawione w trybie nagrywania 20 – 30 sekundowych filmów (Tab. 1). W badaniach wykorzystałam modele Bushnell Nature View, Bushnell HD 12MP, Bushnell Trophy Cam HD, Browning BTC-8A, Browning Apex Dark Ops, Tetrao Spromise S308, Moultrie M-550 i Ltl Acorn 5310 MG. Fotopułapki przy żeremiach w miarę możliwości montowałam tak, aby kadr obejmował jak największą ich powierzchnię oraz fragment brzegu i wody bezpośrednio przy nich. Warunki panujące w rezerwacie, a więc gęste zakrzaczenie, zarastanie trzcina i ograniczony wybór drzew w pobliżu żeremi, uniemożliwiały ujednoczenie wszystkich kadrów. Punkty kontrolne wybrałam arbitralnie. Każdy znajdował się minimum 40 m od najbliższych żeremi, aby ograniczyć potencjalny wpływ ich bliskości na aktywność i różnorodność gatunkową ssaków. Przy wyborze kierowałam się obecnością jak najmniejszej liczby śladów aktywności bobrów (ściętych i zgryzanych drzew), brakiem nor oraz aby kadr, w miarę możliwości, obejmował ład i fragment ciekłu, co było jednak limitowane dużym zagęszczeniem żeremi (ryc. 2).

W latach 2018 – 2020 monitoringiem objęte były trzy żeremia oraz pięć punktów kontrolnych (tab. 1), których lokalizacja zmieniała się ze względu na kradzieże fotopułapek. W latach 2021 – 2022 monitorowałam dziewięć żeremi i dziewięć punktów kontrolnych. Fotopułapki montowałam na wszystkich punktach tego samego dnia lub w niewielkim odstępie czasu w każdej porze

roku na ok. miesiąc (tab. 1). Fotopułapki nr 2 i F1, 3 i F2 oraz 6 i F3 monitorowały te same żeremia w różnych okresach. Okresy, w których niektóre fotopułapki nie uruchomiły się ze względu na awarie lub pliki zostały uszkodzone i nie dało się ich odtworzyć, nie zostały uwzględnione w tabeli 1.

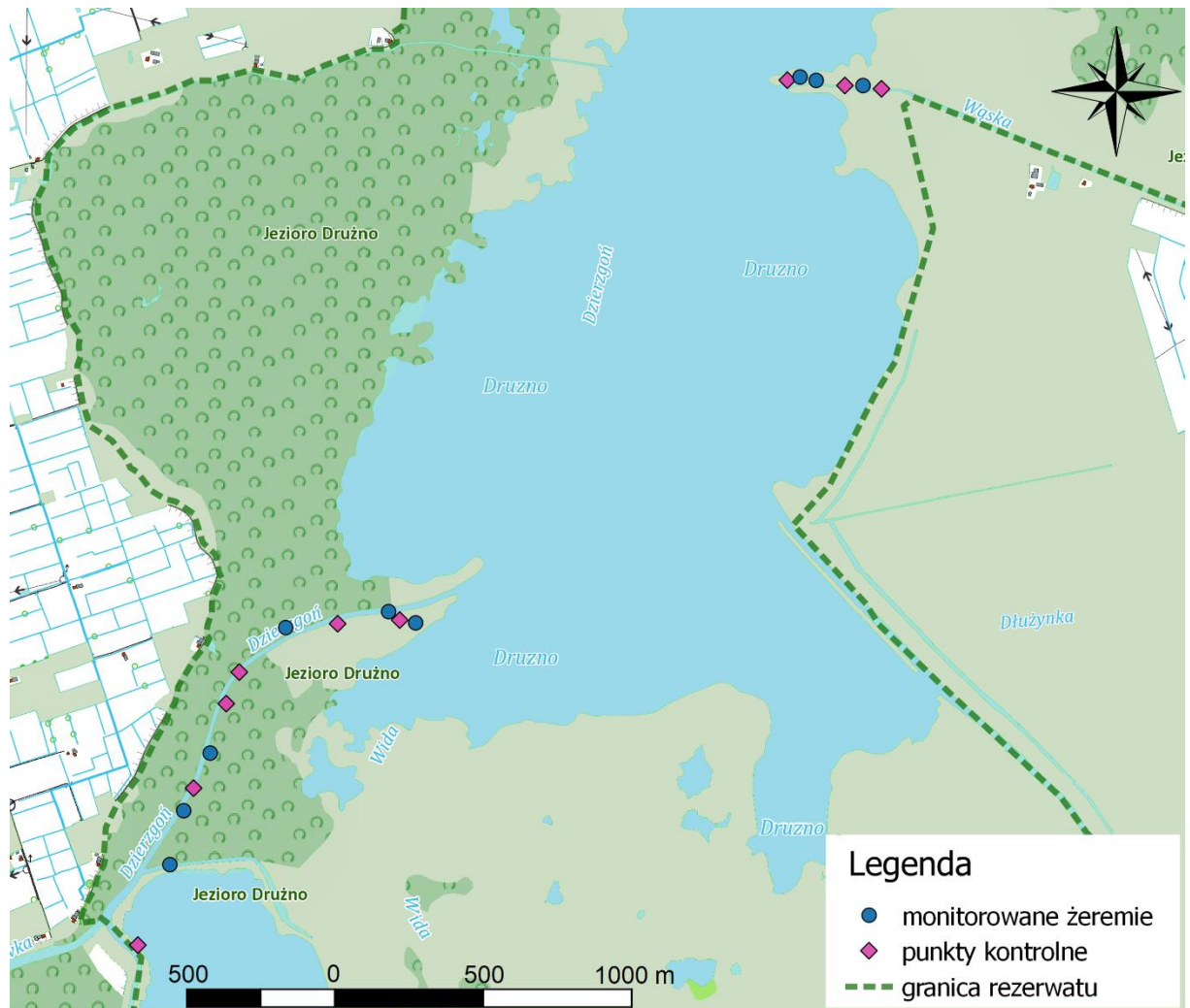
Badania zostały przeprowadzone za zgodą Regionalnej Dyrekcji Ochrony Środowiska (nr zezwolenia: WOPN.6205.1.64.2021.MH).

Tab. 1. Czas ekspozycji fotopułapek i uzyskana liczba nagrań na poszczególnych punktach badawczych.

ID	Żeremie/kontrola	Daty ekspozycji	Czas ekspozycji [liczba dni]	Liczba nagrań
1	Kontrola	01.12.2018 – 05.04.2019	127	44
		20.04. – 27.04.2019	8	31
2	Żeremie	01.12.2018 – 21.01.2019	52	46
		21.01. – 09.04.2019	79	47
		20.04. – 25.06.2019	62	10
		10.07. – 25.07.2019	16	0
		09.08. – 25.08.2019	17	0
		25.08. – 24.11.2019	92	12
3	Żeremie	27.04. – 20.05.2019	24	34
		10.07. – 12.07.2019	3	0
		25.08. – 03.10.2019	54	376
		24.11.2019 – 01.01.2020	39	255
		04.05. – 16.05.2020	13	199
		21.05. – 30.05.2020	10	128
4	Kontrola	16.08. – 26.11.2020	102	345
		21.01. – 10.02.2019	20	9
5	Kontrola	13.04. – 15.04.2019	3	0
		20.04. – 04.08.2019	121	41
6	Żeremie	27.04. – 04.06.2019	45	62
		10.07. – 23.11.2019	137	60
		01.12.2019 – 10.04.2020	132	97
		06.05. – 16.07.2020	72	313

ID	Żeremie/kontrola	Daty ekspozycji	Czas ekspozycji [liczba dni]	Liczba nagrań
		17.08. – 22.09.2020	37	9
7	Kontrola	22.04. – 24.04.2020	3	18
		17.07. – 28.07.2020	12	137
		16.08. – 05.09.2020	21	179
8	Kontrola	04.05. – 06.05.2020	3	2
		21.05. – 29.05.2020	9	11
		16.08. – 07.09.2020	23	71
F1	Żeremie	04.07. – 17.07.2021	14	1
K1	Kontrola	04.07. – 28.07.2021	25	9
F2	Żeremie	04.07. – 21.07.2021	18	53
		12.10. – 15.10.2021	4	12
		30.01. – 31.01.2022	2	3
		24.05. – 13.06.2022	21	19
K2	Kontrola	04.07. – 11.07.2021	8	28
		12.10. – 19.10.2021	8	0
		30.01. – 04.03.2022	34	51
F3	Żeremie	06.07. – 03.08.2021	29	0
		12.10. – 28.10.2021	17	90
		30.01. – 09.02.2022	11	16
		24.05. – 06.07.2022	44	14
K3	Kontrola	04.07. – 03.08.2021	31	30
		12.10. – 28.10.2021	17	72
		30.01. – 04.03.2022	34	9
F4	Żeremie	12.10. – 28.10.2021	17	25
		30.01. – 03.03.2022	33	31
		24.05. – 26.05.2022	3	3
K4	Kontrola	04.07. – 03.08.2021	31	26
		12.10. – 28.10.2021	17	8
		30.01. – 04.03.2022	33	18
		24.05. – 06.07.2022	44	44
F5	Żeremie	06.07. – 13.07.2021	8	25

ID	Żeremie/kontrola	Daty ekspozycji	Czas ekspozycji [liczba dni]	Liczba nagrań
		12.10. – 21.10.2021	10	4
K5	Kontrola	06.07. – 08.07.2021	3	3
		12.10. – 21.10.2021	10	2
F6	Żeremie	06.07. – 10.07.2021	25	94
		30.01. – 25.02.2022	27	74
		24.05. – 06.07.2022	44	29
K6	Kontrola	06.07. – 03.08.2021	29	0
		24.05. – 25.05.2022	2	2
F7	Żeremie	06.07. – 03.08.2021	31	150
		24.05. – 07.07.2022	45	155
K7	Kontrola	06.07. – 03.08.2021	29	2
		30.01. – 13.02.2022	15	12
F8	Żeremie	30.01.- 21.02.2022	24	246
		24.05. – 28.05.2022	5	16
K8	Kontrola	30.01. – 04.03.2022	34	26
		24.05. – 06.07.2022	44	0
F9	Żeremie	30.01. – 03.03.2022	33	70
		24.05. – 06.07.2022	44	108
K9	Kontrola	30.01. – 17.02.2022	19	0



Ryc. 2. Lokalizacja monitorowanych żeremi oraz punktów kontrolnych (źródło podkładu: Baza Danych Obiektów Topograficznych, Geoportal).

2.3. Analiza nagrań

Nagrania z fotonapędów były odtwarzane i dla każdego filmu, w którym zarejestrowana została aktywność ssaków zapisywano ID fotonapędu, nr nagrania, datę, porę roku, godzinę, gatunek, liczbę nagranych osobników, opis aktywności i czas jej trwania. Aktywność ssaków na potrzeby analizy podzieliłam na 22 kategorie: 1) bieganie, 2) chodzenie, 3) chodzenie po żeremiu, 4) pływanie, 5) wejście do żeremia, 6) opuszczanie żeremia, 7) odpoczynek, 8) zabawę, 9) węszenie, 10) obserwację, 11) nasłuchiwanie, 12) żerowanie, 13) picie, 14) pielęgnację, 15) znakowanie, 16) defekację, 17) polowanie, 18) zbieranie materiału roślinnego, 19) naprawianie i budowanie

żeremi, 20) wokalizację, 21) interakcje wewnątrzgatunkowe oraz 22) interakcje międzygatunkowe.

Ssaki oznaczałam do najniższego możliwego taksonu z pomocą przewodnika Macdonalda i Barret (1993). Do gatunku nie oznaczałam norników *Microtus sp.* Również oznaczenie myszarek leśnej *Apodemus flavicollis* i zaroślowej *A. sylvaticus* nie było możliwe, ponieważ oba gatunki występują w rezerwacie (Ciechanowski i in. 2013), a ich identyfikacja wymaga obejrzenia cech niewidocznych na nagraniach.

2.4. Analiza statystyczna

Różnorodność biologiczną na żeremiach i punktach kontrolnych porównałam obliczając współczynnik Shannona-Wienera z podziałem na pory roku oraz w całym okresie badań. Różnicę między współczynnikami przetestowałam za pomocą testu t Hutchesona. Drugą metodą oceny różnorodności ssaków nagrywanych na żeremiach i kontrolach było wykreślenie krzywych rarefakcji dla liczby rekordów w programie PAST 4.07b (Hammer i in. 2001).

Udziały w zgrupowaniu ssaków rejestrowanych na żeremiach i punktach kontrolnych przetestowałam za pomocą testu frekwencji chi-kwadrat lub testem dokładnym Fishera. Ze względu na różnice w liczbie fotopułapkodni na żeremiach i kontrolach, oczekiwaną liczbę rekordów wyliczyłam poprzez pomnożenie całkowitej liczby tropów przez udział danej kategorii w całości fotopułapkodni.

Aby porównać aktywność ssaków między żeremiami a punktami kontrolnymi w ciągu całego okresu badań i w poszczególnych porach roku, zsumowano liczbę obserwacji osobników zaklasyfikowanych do danego taksonu dla każdej doby w czasie ekspozycji danej fotopułapki. Każdy pułapkodzień został uznany za pojedynczy rekord w bazie danych. Porównano jedynie aktywność taksonów, których pojedyncze osobniki obserwowano co najmniej 100 razy. Były to bóbr europejski, lis rudy, myszarka leśna/zaroślowa, sarna europejska, jelen szlachetny, nornica ruda, wizon

europejski, piżmak amerykański, dzik euroazjatycki, a także wszystkie: ssaki łącznie, ssaki bez bobra, ssaki rodzime, ssaki obce i rodzime łasicowate. Z uwagi na skrajnie prawoskośne rozkłady różnice zostały przetestowane za pomocą testu U Manna Whitneya w programie Statistica 13.3 firmy TIBCO Software Inc.

Nakładanie się aktywności dobowej par gatunków oszacowano poprzez nieparametryczne obliczenie współczynnika nakładania się Δ (Ridout i Linkie 2009). Δ przyjmuje wartości od 0 (brak nakładania się) do 1 (całkowite nakładanie się) dla dwóch wzorców aktywności (Linkie i Ridout 2011). Współczynnik Δ_1 przyjmowano, gdy wielkość próby wynosiła $n < 50$, oraz Δ_4 gdy $n > 75$ (Ridout i Linkie 2009). Następnie wygenerowano wygładzony bootstrapping z 10 tysiącami powtórzeń, aby obliczyć przedziały ufności dla współczynników nakładania się (Meredith i Ridout 2018). Użyto funkcji `compareAct`, aby przetestować różnice w nakładaniu się aktywności dobowej za pomocą testu Wald'a. Analizy statystyczne wykonano w środowisku R Studio 3.4.2 (R Core Team 2020) przy użyciu pakietów „overlap” (Meredith i Ridout 2018) i „activity” (Rowcliffe 2023).

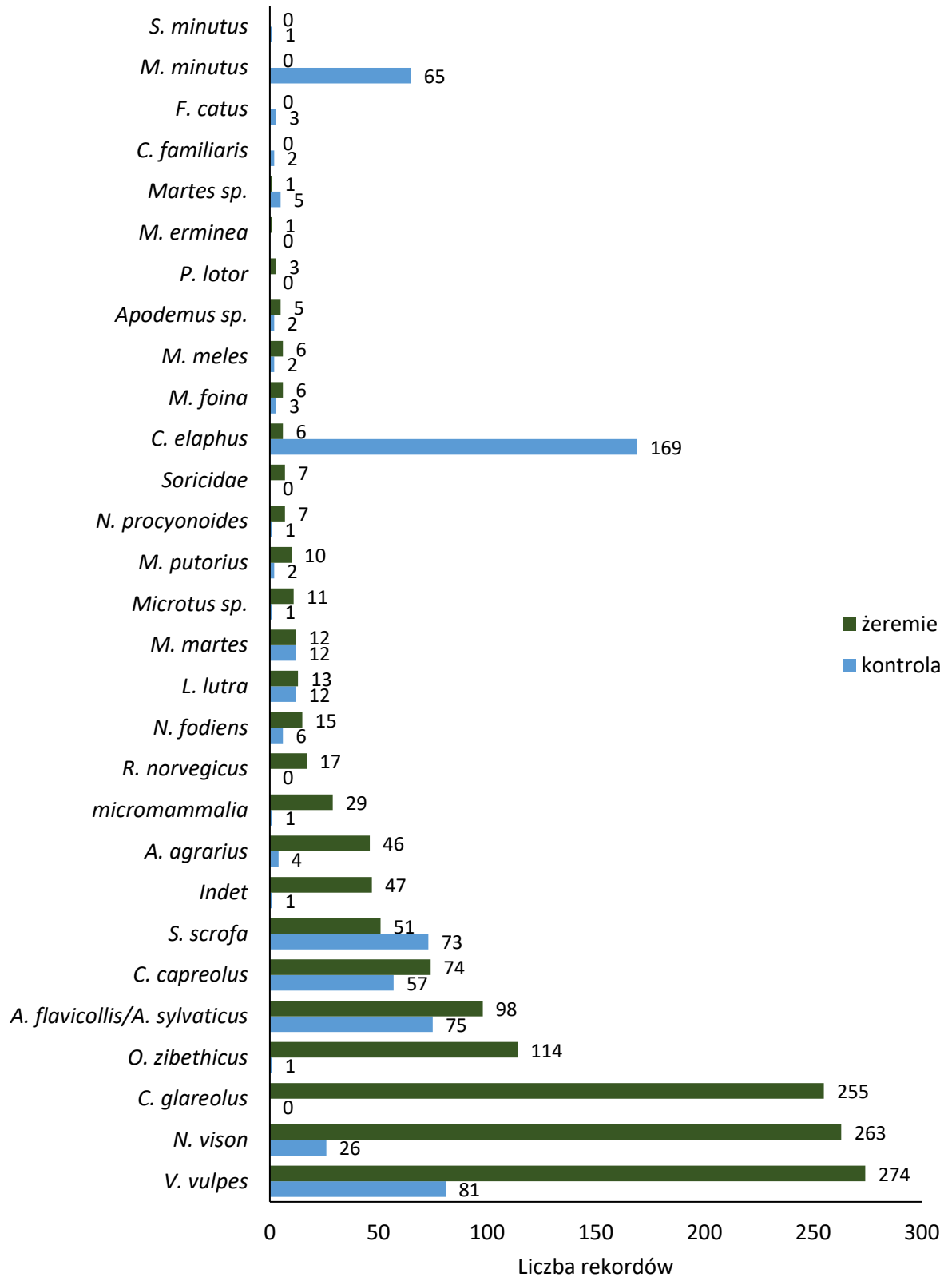
3. Wyniki

3.1. Skład gatunkowy i udział w zgrupowaniu

Na monitorowanych punktach łącznie udało się uzyskać 4016 nagrań i 84 zdjęcia ssaków z czego bóbr europejski został nagrany 2240 razy. Udział bobra w materiale badawczym pominęłam w większości analiz. Oprócz bobra stwierdziłam aktywność co najmniej 25 gatunków z czterech rzędów: dwa ryjówkokszałtne Soricomorpha, osiem gryzoni Rodentia, 12 drapieżnych Carnivora i trzy parzystokopytne Artiodactyla. W całym okresie badań na żeremiach i punktach kontrolnych zarejestrowałam po co najmniej 20 gatunków, ale wyłącznie na żeremiach nagrały się gronostaj *Mustela erminea*, szop pracz *Procyon lotor*, szczur wędrowny i nornica ruda *Clethrionomys glareolus*, zaś wyłącznie na kontrolach ryjówka malutka *S. minutus*, kot domowy *Felis catus* i pies domowy *Canis familiaris*, przy czym udomowione gatunki nagrały się tylko na punkcie zlokalizowanym najbliżej wsi Krzewsk. Stwierdziłam obecność łącznie siedmiu gatunków obcych – kota domowego, psa domowego, wizona amerykańskiego, jenota azjatyckiego, szopa pracza, piżmaka amerykańskiego oraz szczura wędrownego. Nagrałam po pięć z tych gatunków na żeremiach i punktach kontrolnych. Na żeremiach najczęściej rejestrowanym gatunkiem ssaka był, nie uwzględniając bobra, lis rudy *Vulpes vulpes*, a następnie wizon, nornica ruda i piżmak, zaś na kontrolach najczęściej nagrywanymi gatunkami były jelen szlachetny, lis, myszarka leśna/zaroślowa i dzik eurazjatycki (ryc. 3).

Udział obcych gatunków w zgrupowaniu rejestrowanych ssaków jest istotnie wyższy na żeremiach, ze szczególnym uwzględnieniem wizona i piżmaka. Wśród rodzimych gatunków istotnie większą frekwencję na żeremiach wykazałam dla lisa rudego, myszarki polnej *A. agrarius* i nornicy rudej, zaś na kontrolach dla jelenia szlachetnego, dzika eurazjatyckiego i badyłarki *Micromys minutus*. Nie zarejestrowałam istotnych różnic we frekwencji między żeremiami a kontrolami w przypadku zgrupowanych rodzimych gatunków, rodzimych łasicowatych, zarówno

zgrupowanych, jak i testowanych osobno, zgrupowanych ryjówkowatych, rżęsorka rzeczka *Neomys fodiens* oraz sarny europejskiej (tab. 2).



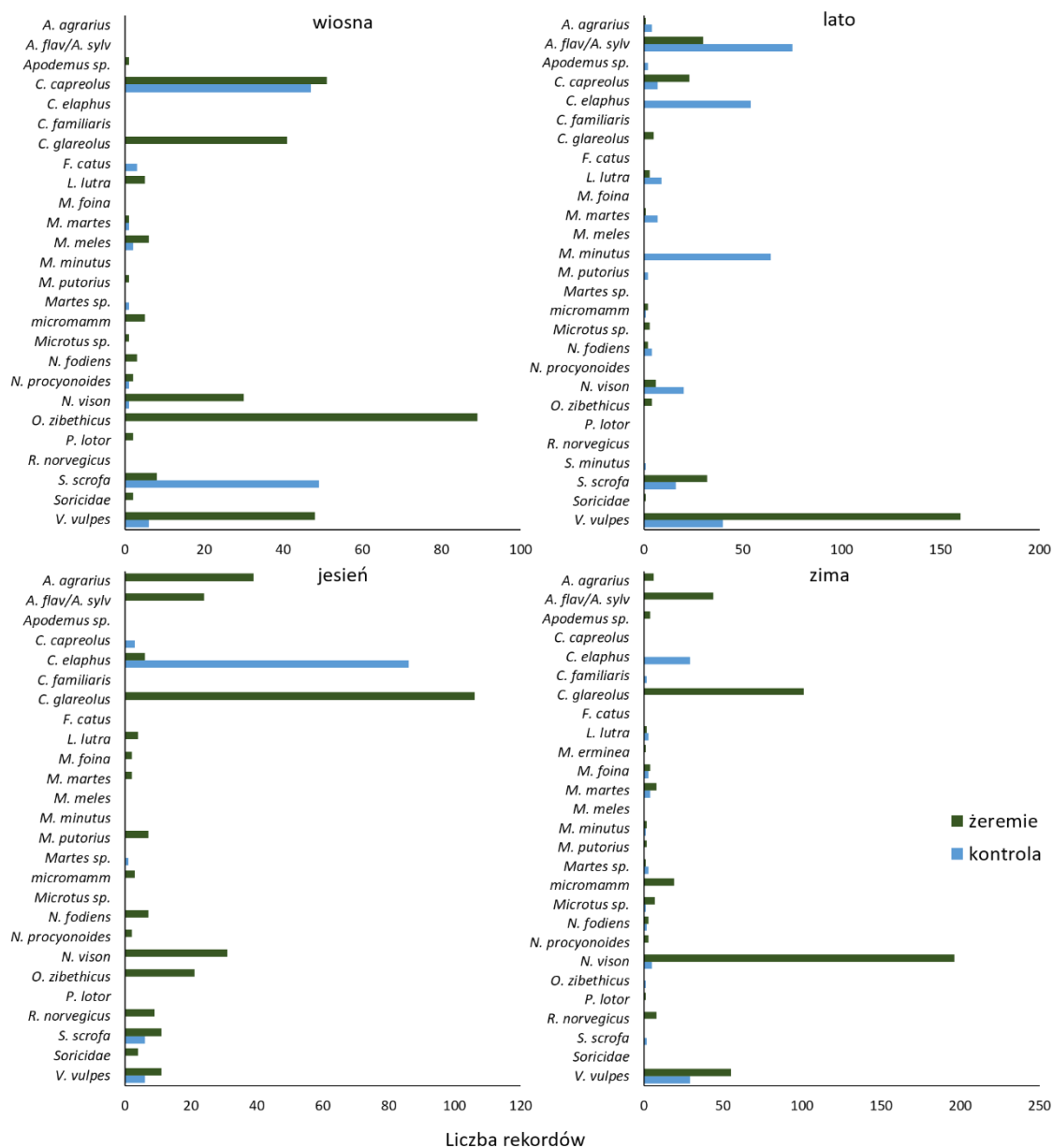
Ryc. 3. Skład gatunkowy i udział w zgrupowaniu ssaków rejestrowanych na żeremiach i punktach kontrolnych w całym okresie badań. W zestawieniu nie uwzględniono bobra europejskiego.

Tab. 2. Porównanie udziału poszczególnych gatunków lub grup gatunków w zgrupowaniu ssaków na żeremiach i kontrolach. χ^2 – wynik testu chi-kwadrat; * - istotnie wyższa frekwencja na żeremiach; # - istotnie wyższa frekwencja na punktach kontrolnych.

Gatunek	χ^2	Test dokładny Fishera
Rodzime (bez bobra)	0,52; p=0,47	–
Obce*	109,85; p<0,0001	–
<i>V. vulpes</i> *	16,81; p<0,0001	–
<i>N. vison</i> *	64,07; p<0,0001	–
<i>L. lutra</i>	0,74; p=0,39	–
<i>M. martes</i>	0,76, p=0,38	–
<i>M. putorius</i>	–	p=0,64
Rodzime łasicowate	0,39; p=0,53	–
<i>O. zibethicus</i> *	–	p<0,0001
<i>A. flavicollis/sylvaticus</i>	1,46; p = 0,23	–
<i>A. agrarius</i> *	–	p=0,0007
<i>C. glareolus</i> *	–	p<0,0001
<i>M. minutus</i> #	–	p<0,0001
<i>N. fodiens</i>	–	p=0,74
Soricidae razem	1,28; p=0,26	–
<i>C. capreolus</i>	1,29; p=0,26	–
<i>C. elaphus</i> #	139,46; p<0,0001	–
<i>S. scrofa</i> #	11,78; p=0,0006	–

Skład gatunkowy ssaków zmieniał się w ciągu roku. Lis najczęściej nagrywał się latem i wiosną. Wizon na żeremiach najczęściej obecny był zimą i wiosną, latem rejestrowany był sporadycznie, natomiast była to jedyna pora roku, kiedy liczba rekordów tego gatunku była wyższa na kontrolach. Większość rekordów piżmaków nagrałam wiosną, znacznie mniej jesienią,

latem nagrania były bardzo nieliczne, a zimą na żeremiach nie były obecne w ogóle, jedyny zimowy rekord pochodzi z punktu kontrolnego, będący jednocześnie jedynym nagraniem tego gatunku z kontroli. Nornica ruda była obecna na żeremiach w każdej porze roku, jednak latem jej rekordy były nieliczne w porównaniu z wiosną, jesienią i zimą. Myszarka leśna/zaroślowa najczęściej nagrywała się na żeremiach zimą oraz latem, choć dość liczna była również jesienią. Na punktach kontrolnych nagrywała się tylko latem i była tam liczniejsza niż na żeremiach. Myszarka polna również nagrywała się na kontrolach tylko latem, a na żeremiach najliczniejsza była jesienią. Rzęsorek rzeczek obecny był w każdej porze roku na żeremiach, a na punktach kontrolnych tylko latem. Wśród ssaków kopytnych tylko dzik był rejestrowany w każdej porze roku, jednak zimą był najrzadszy i nagrany wyłącznie na kontrolach. Jeleń nie został nagrany ani razu wiosną, w pozostałych porach roku był liczny na punktach kontrolnych, a na żeremiach obecny był tylko jesienią. Sarna najliczniejsza była wiosną zarówno na żeremiach, jak i kontrolach. Zimą nie została nagrana (ryc. 4).



Ryc. 4. Skład gatunkowy i udział w zgrupowaniu ssaków zarejestrowanych na żeremiach oraz punktach kontrolnych w poszczególnych porach roku. W zestawieniu nie uwzględniono bobra europejskiego.

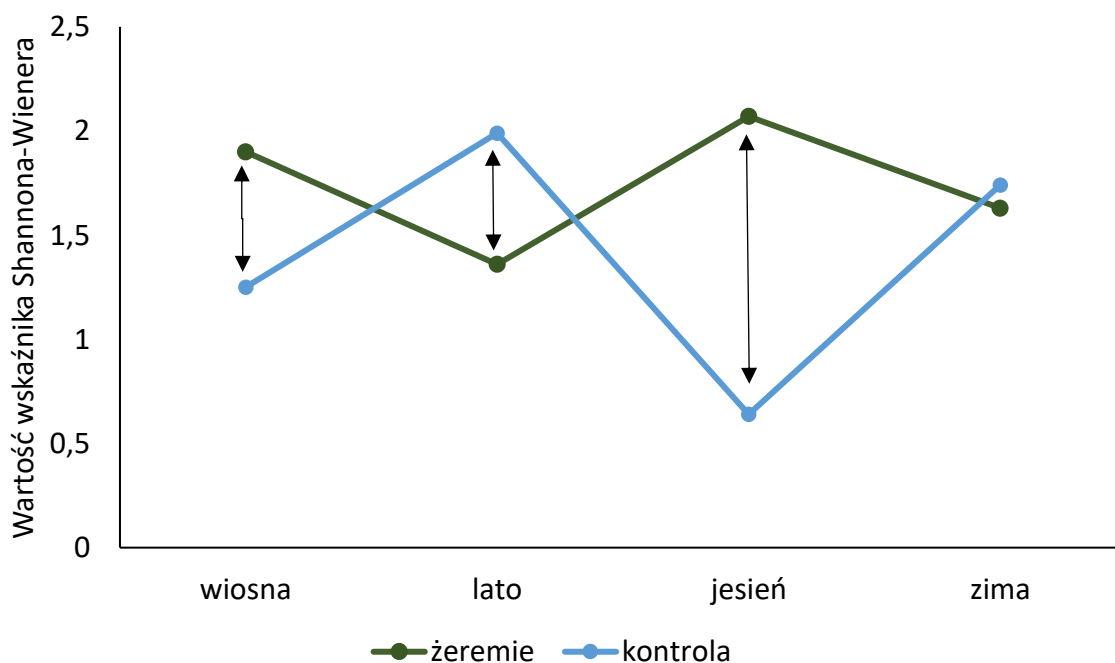
3.2. Różnorodność gatunkowa

Różnorodność gatunkowa wszystkich zarejestrowanych ssaków nie różniła się istotnie pomiędzy żeremiami a punktami kontrolnymi w ciągu roku oraz zimą, natomiast była ona istotnie wyższa na żeremiach wiosną i jesienią, a latem na kontrolach (tab. 3, ryc. 5). Rodzime gatunki wykazywały

takie same sezonowe zmiany różnorodności, co całe zgrupowanie ssaków (tab. 4).

Tab. 3. Różnorodność gatunkowa wszystkich ssaków łącznie (z wyłączeniem bobra) rejestrowanych na żeremiach bobrowych i na punktach kontrolnych w poszczególnych porach roku i w ciągu całego okresu badań. ż – żeremie, k – kontrola, s – liczba stwierdzonych gatunków; H' – wskaźnik różnorodności Shannona-Wienera; t – test t Hutchesona; p – istotność testu t Hutchesona.

	wiosna		lato		jesień		zima		razem	
	ż	k	ż	k	ż	k	ż	k	ż	k
s	14	8	12	13	15	4	15	12	20	20
H'	1,90	1,25	1,36	1,99	2,07	0,64	1,63	1,74	2,19	2,15
t	-5,56		6,44		-11,50		0,84		-0,73	
p	<0,001		<0,001		<0,001		0,40		0,47	

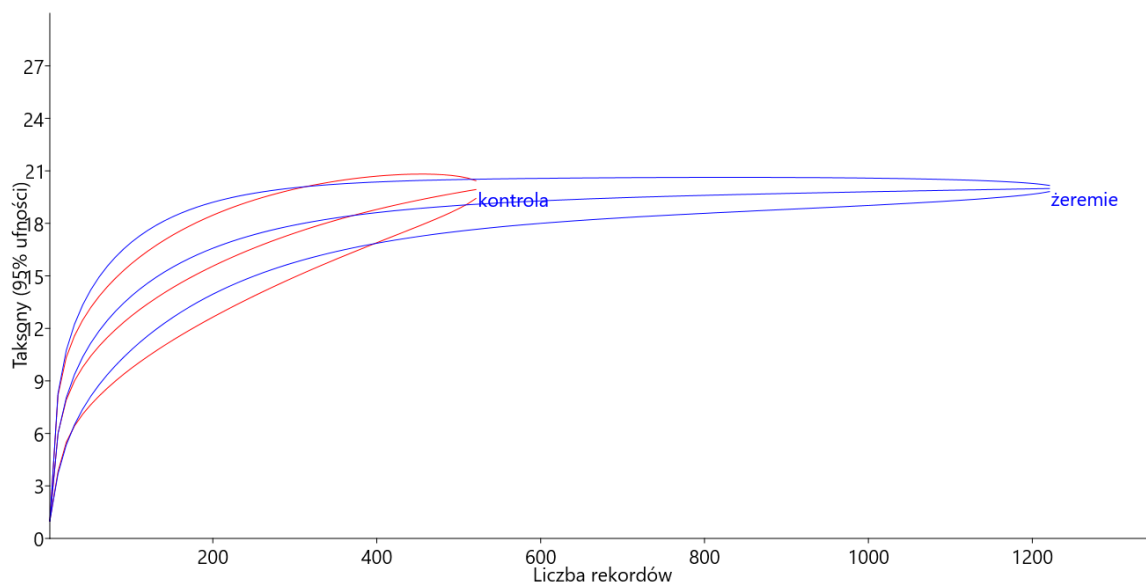


Ryc. 5. Zmiany różnorodności gatunkowej (wskaźnik Shannona-Wienera H') ssaków nagrywanych na żeremiach bobrowych i na kontrolach w poszczególnych porach roku. Wskaźniki różniące się istotnie statystycznie (test t Hutchesona) oznaczono strzałkami.

Tab. 4. Różnorodność gatunkowa rodzimych ssaków rejestrowanych na żeremiach bobrowych i na punktach kontrolnych w poszczególnych porach roku i w ciągu całego okresu badań. W zestawieniu nie uwzględniono bobra europejskiego. s – liczba stwierdzonych gatunków; H' – wskaźnik różnorodności Shannona-Wienera; t – test t Hutchesona; p – istotność testu t Hutchesona.

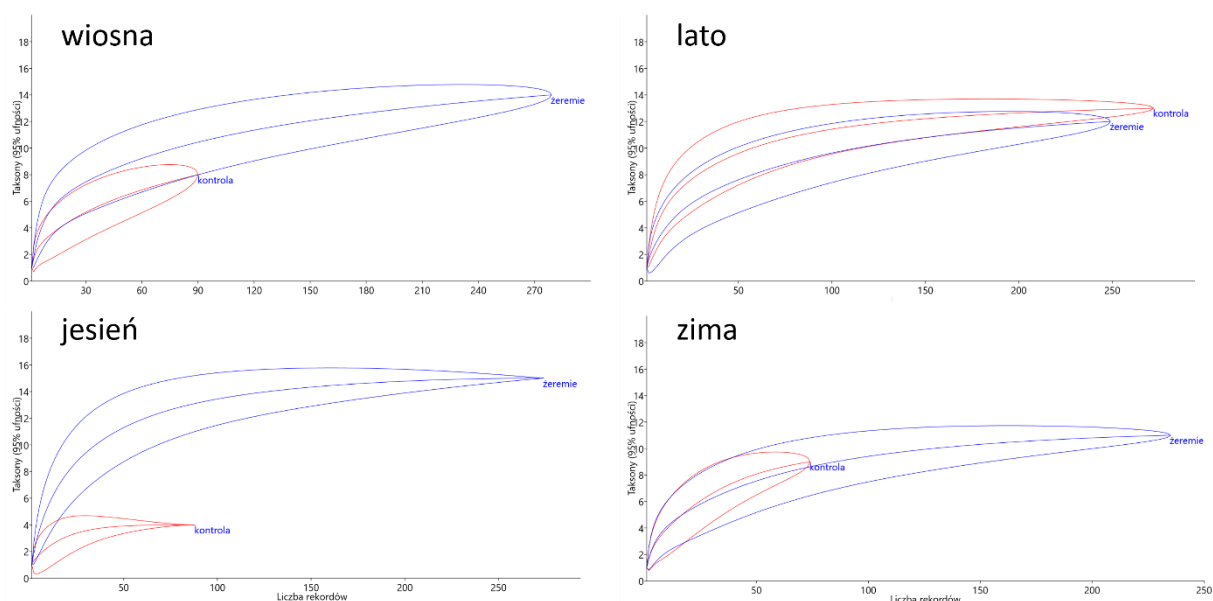
	wiosna		lato		jesień		zima		razem	
	ż	k	ż	k	ż	k	ż	k	ż	k
s	10	5	10	12	11	4	11	9	15	15
H'	1,61	0,99	1,27	1,91	1,68	0,58	1,56	1,46	1,90	1,99
t	249,37		7,43		-8,79		-0,68		-0,73	
p	<0,001		<0,001		<0,001		0,49		0,47	

Porównanie różnorodności gatunkowej wszystkich taksonów, rodzimych oraz obcych, za pomocą krzywych rarefakcji również wykazało brak różnic między żeremiami a kontrolami. W ciągu całego roku krzywa dla żeremi wypłaszcza się już poniżej 400 rekordów, nie można więc spodziewać się wzrostu różnorodności w tej kategorii przy dostępnej dokładności identyfikacji taksonów. Krzywa dla kontroli nie wypłaszcza się pomimo ponad 500 rekordów, jednak przedziały ufności bardzo silnie na siebie zachodzą, więc różnice w różnorodności nie są istotne (ryc. 6).



Ryc. 6. Krzywe rarefakcji różnorodności gatunkowej dla liczby rekordów na żeremiach bobrowych i kontrolach dla wszystkich ssaków i całego okresu badań. W zestawieniu nie uwzględniono bobra europejskiego.

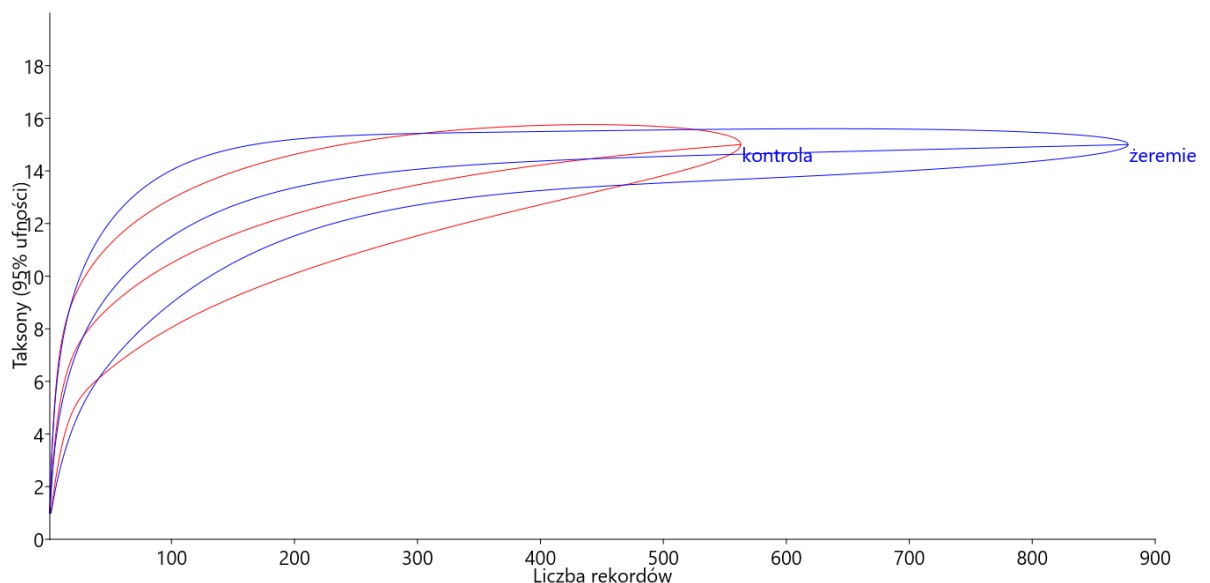
Wśród wszystkich pór roku wyłącznie jesień charakteryzuje się silnym rozdziałem krzywych rarefakcji z niezachodzącymi na siebie przedziałami ufności i wypłaszczeniem obu z nich. Pomimo małej liczby rekordów na kontrolach, nie można oczekiwać wzrostu różnorodności gatunkowej (ryc. 7).



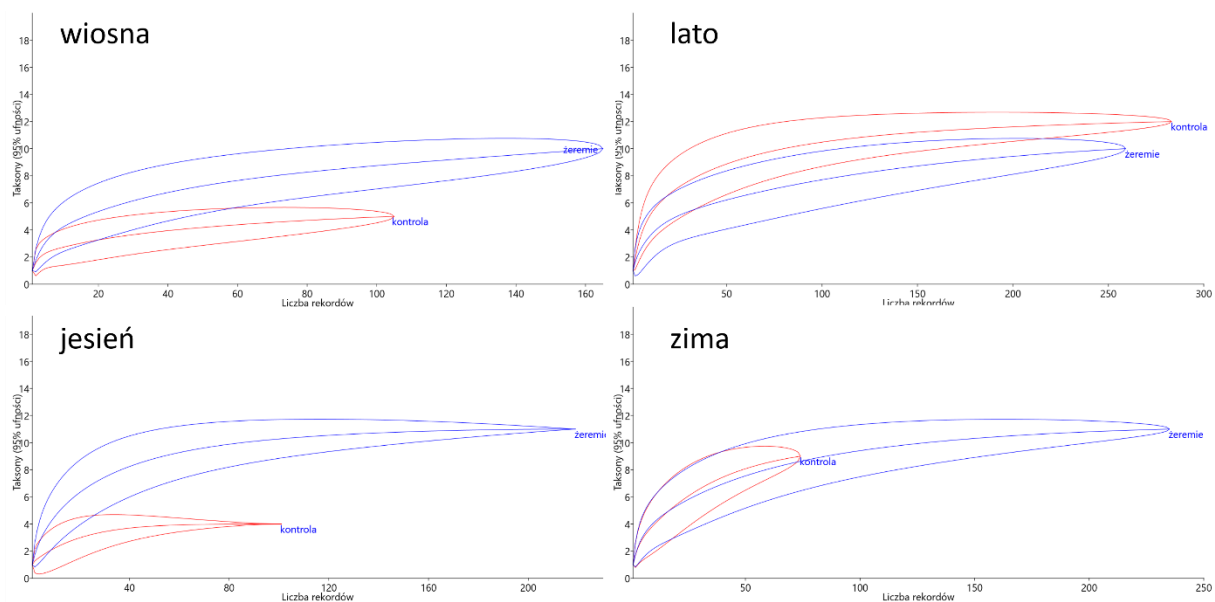
Ryc. 7. Krzywe rarefakcji różnorodności gatunkowej dla liczby rekordów wszystkich ssaków na żeremiach bobrowych i kontrolach w poszczególnych

porach roku. W zestawieniu nie uwzględniono bobra europejskiego. Linia niebieska – żeremie; linia czerwona – kontrola; oś x – liczba rekordów; oś y – taksony (95% ufności).

Dla samych rodzimych gatunków krzywe rarefakcji prezentują się podobnie. W całym okresie badań różnorodność gatunkowa jest taka sama z silnie nakładającymi się przedziałami ufności (ryc. 8). Podobnie jak przy krzywych dla wszystkich ssaków, jesienią różnica między obydwoma kategoriami punktów okazuje się największa, z wyższą różnorodnością na żeremiach, a krzywe się całkowicie wyplaszczają. Jediną różnicą między rodzimymi ssakami a wszystkimi gatunkami łącznie, jest większa rozbieżność krzywych wiosną – również wtedy różnorodność na żeremiach okazuje się wyższa, a przedziały ufności przestają się nakładać przy około 70 rekordach (ryc. 9).



Ryc. 8. Krzywe rarefakcji różnorodności gatunkowej dla liczby rekordów rodzimych ssaków na żeremiach bobrowych i kontrolach dla całego okresu badań. W zestawieniu nie uwzględniono bobra europejskiego.



Ryc. 9. Krzywe rarefakcji różnorodności gatunkowej dla liczby rekordów rodzimych ssaków na żeremiach bobrowych i kontrolach w poszczególnych porach roku. W zestawieniu nie uwzględniono bobra europejskiego. Linia niebieska – żeremie; linia czerwona – kontrola; oś x – liczba rekordów; oś y – taksony (95% ufności).

3.3. Aktywność na żeremiach i punktach kontrolnych

Średnia liczba rekordów na fotopułapkodzień w całym okresie badań była wyższa na żeremiach. Wartości te zmieniały się jednak na przestrzeni roku. Najwyższą średnią liczbę rekordów ssaków stwierdziłam jesienią na punktach kontrolnych, zaś najniższą zimą również na kontrolach. Na żeremiach najwyższa średnia została zarejestrowana jesienią, nieznacznie niższa zimą, następnie wiosną, a najniższa latem (tab. 5).

Tab. 5. Średnia dzienna liczba rekordów ssaków na żeremiach i punktach kontrolnych. W zestawieniu nie uwzględniono bobra europejskiego. ż – żeremie; k – kontrola.

	wiosna		lato		jesień		zima		razem	
	ż	k	ż	k	ż	k	ż	k	ż	k
fotopułapkodni	308	118	385	256	216	52	325	280	1182	708
liczba rekordów	313	112	274	306	317	102	467	85	1371	605
średnia	1,02	0,95	0,71	1,20	1,47	1,96	1,44	0,30	1,16	0,85

W skali całego roku wykazałam istotne różnice w aktywności ssaków między żeremiami a punktami kontrolnymi dla niemal wszystkich analizowanych taksonów i kategorii zbiorczych, za wyjątkiem sarny i rodzimych łasicowatych (tab. 6). Dla większości z nich, zarówno rodzimych, jak i obcych gatunków, aktywność ta okazała się wyższa na żeremiach, jedynie myszarki leśne/zaroślowe i jelenie szlachetne intensywniej wykorzystywały punkty kontrolne (tab. 7). Wzorce te ulegały jednak zmianom w ciągu sezonu. Wiosną wyższą aktywność na żeremiach wykazywało pięć gatunków, latem trzy, jesienią cztery zimą tylko dwa. Na punktach kontrolnych istotnie wyższą aktywność wykazywał zwykle jeden gatunek, jedynie zimą aż dwa. Sarna intensywniej wykorzystywała siedliska poza żeremiami wyłącznie jesienią, jelen – latem, jesienią i zimą, dzik – tylko wiosną. Bóbr wykazywał istotnie wyższą aktywność na żeremiach wiosną i jesienią, nornica ruda – przez cały rok, wizon – wiosną, jesienią i zimą, piżmak – wiosną i latem. Lis intensywniej penetrował żeremia wiosną i latem, zaś zimą siedliska poza nimi. Ogólnie całe zgrupowanie ssaków z wyłączeniem bobra wiosną cechowało się wyższą aktywnością w punktach kontrolnych, zaś latem i zimą – na żeremiach. Aktywność rodzimych gatunków współwystępujących z bobrem była istotnie wyższa na żeremiach latem i zimą, zaś gatunków obcych – wiosną, jesienią i zimą. Rodzime łasicowate wykazały jakiegokolwiek istotne różnice w aktywności jedynie latem i wykorzystywały one wówczas intensywniej punkty kontrolne (tab. 8, tab. 9).

Tab. 6. Wyniki testu U Manna-Whitneya dla porównań aktywności ssaków między żeremiami a punktami kontrolnymi dla całego roku.

Zmienna	Z popr	p	N kontr	N żer
wszystkie bez bobra	-7,98	<0,001	802	1148
wszystkie rodzime	-4,74	<0,001	802	1148
wszystkie obce	-8,62	<0,001	802	1148
wszystkie rodzime Mustelidae	0,28	0,78	802	1148
<i>V. vulpes</i>	-3,76	<0,001	802	1148
<i>A. flavicollis/sylvaticus</i>	-3,33	<0,001	802	1148
<i>C. capreolus</i>	0,60	0,55	802	1148
<i>C. elaphus</i>	5,74	<0,001	802	1148
<i>C. fiber</i>	-5,63	<0,001	802	1148
<i>C. glareolus</i>	-8,21	<0,001	802	1148
<i>N. vison</i>	-6,32	<0,001	802	1148
<i>O. zibethicus</i>	-6,01	<0,001	802	1148
<i>S. scrofa</i>	3,83	<0,001	802	1148
wszystkie	-9,37	<0,001	802	1148

Tab. 7. Wyniki testu U Manna-Whitneya dla porównań aktywności ssaków między żeremiami a punktami kontrolnymi w poszczególnych porach roku.

zmienna	wiosna				lato				jesień				zima			
	Z popr	p	N kontr	N żer	Z popr	p	N kontr	N żer	Z popr	p	N kontr	N żer	Z popr	p	N kontr	N żer
wszystkie bez bobra	-4,31	<0,01	160	294	-2,34	0,02	283	355	-0,58	0,56	53	236	-5,6	<0,01	306	263
wszystkie rodzime	-1,61	0,11	160	294	-2,08	0,04	283	355	0,54	0,59	53	236	-3	<0,01	306	263
wszystkie obce	-5,31	<0,01	160	294	-0,5	0,62	283	355	-2,88	<0,01	53	236	-6,89	<0,01	306	263
wszystkie rodzime Mustelidae	-0,88	0,38	160	294	1,99	0,05	283	355	-0,92	0,36	53	236	0,36	0,72	306	263
<i>V. vulpes</i>	-2,72	0,01	160	294	-3,68	<0,01	283	355	2,22	0,03	53	236	-1,19	0,24	306	263
<i>A. flav/sylv</i>	-	-	160	294	-1,37	0,17	283	355	-1,17	0,24	53	236	-4,37	<0,01	306	263
<i>C. capreolus</i>	1,9	0,06	160	294	-1,21	0,23	283	355	2,1	0,04	53	236	-	-	306	263
<i>C. elaphus</i>	-	-	160	294	3,74	<0,01	283	355	5,6	<0,01	53	236	2,64	0,01	306	263
<i>C. fiber</i>	-5,28	<0,01	160	294	0,71	0,48	283	355	-4,37	<0,01	53	236	0,56	0,58	306	263
<i>C. glareolus</i>	-3,62	<0,01	160	294	-2,98	<0,01	283	355	-3,12	<0,01	53	236	-4,9	<0,01	306	263
<i>N. vison</i>	-2,89	<0,01	160	294	0,99	0,32	283	355	-2,42	0,02	53	236	-7,05	<0,01	306	263
<i>O. zibethicus</i>	-4,94	<0,01	160	294	-2,19	0,03	283	355	-1,26	0,21	53	236	0,92	0,36	306	263
<i>S. scrofa</i>	4,04	<0,01	160	294	1,1	0,27	283	355	2,68	0,01	53	236	1,31	0,19	306	263
wszystkie	-6,53	<0,01	160	294	-2,93	<0,01	283	355	-2,37	0,02	53	236	-3,95	<0,01	306	263

Tab. 8. Porównanie aktywności najliczniejszych taksonów (n>100 obserwacji) między żeremiami a punktami kontrolnymi dla całego roku. Wszystkie mediany i wartości pierwszego kwartyłu wynoszą 0.

	kontrola		żeremie	
	Maks	75%	Maks	75%
<i>A. flavicollis/sylvaticus</i>	29	0	8	0
<i>C. capreolus</i>	19	0	11	0
<i>C. elaphus</i>	29	0	3	0
<i>C. fiber</i>	51	0	183	0
<i>C. glareolus</i>	0	0	15	0
<i>N. vison</i>	5	0	23	0
<i>O. zibethicus</i>	1	0	9	0
<i>S. scrofa</i>	12	0	31	0
<i>V. vulpes</i>	9	0	14	0
wszystkie	52	0	192	2
wszystkie bez bobra	31	0	34	1
wszystkie rodzime	31	0	34	1
wszystkie obce	5	0	23	0

Tab. 9. Porównanie aktywności najliczniejszych taksonów (n>100 obserwacji) między żeremiami a punktami kontrolnymi w poszczególnych porach roku. Wszystkie mediany i wartości pierwszego kwartyłu wynoszą 0.

	wiosna				lato				jesień				zima			
	kontrola		żeremie		kontrola		żeremie		kontrola		żeremie		kontrola		żeremie	
	Maks	75%	Maks	75%	Maks	75%	Maks	75%	Maks	75%	Maks	75%	Maks	75%	Maks	75%
<i>A. flavicollis/sylvaticus</i>	0	0	0	0	29	0	6	0	0	0	1	0	0	0	8	0
<i>C. capreolus</i>	19	0	11	0	4	0	5	0	3	0	0	0	0	0	0	0
<i>C. elaphus</i>	0	0	0	0	13	0	0	0	29	0	3	0	10	0	0	0
<i>C. fiber</i>	11	0	84	0	51	0	60	0	0	0	183	1	8	0	80	0
<i>C. glareolus</i>	0	0	4	0	0	0	10	0	0	0	7	0	0	0	15	0
<i>N. vison</i>	1	0	3	0	5	0	2	0	0	0	8	0	1	0	23	0
<i>O. zibethicus</i>	0	0	9	0	0	0	2	0	0	0	5	0	1	0	0	0
<i>S. scrofa</i>	12	0	3	0	7	0	31	0	2	0	2	0	1	0	0	0
<i>V. vulpes</i>	2	0	5	0	9	0	14	0	1	0	1	0	8	0	5	0
wszystkie	21	1	86	3	52	0	61	1	31	1	192	2,5	10	0	80	2
wszystkie bez bobra	21	0	12	1	31	0	34	1	31	1	11	2	10	0	23	1
wszystkie rodzime	21	0	12	1	31	0	34	1	31	1	10	1	10	0	18	0
wszystkie obce	2	0	9	0	5	0	2	0	0	0	8	0	2	0	23	0
wszystkie rodzime Mustelidae	1	0	2	0	7	0	1	0	1	0	2	0	3	0	3	0

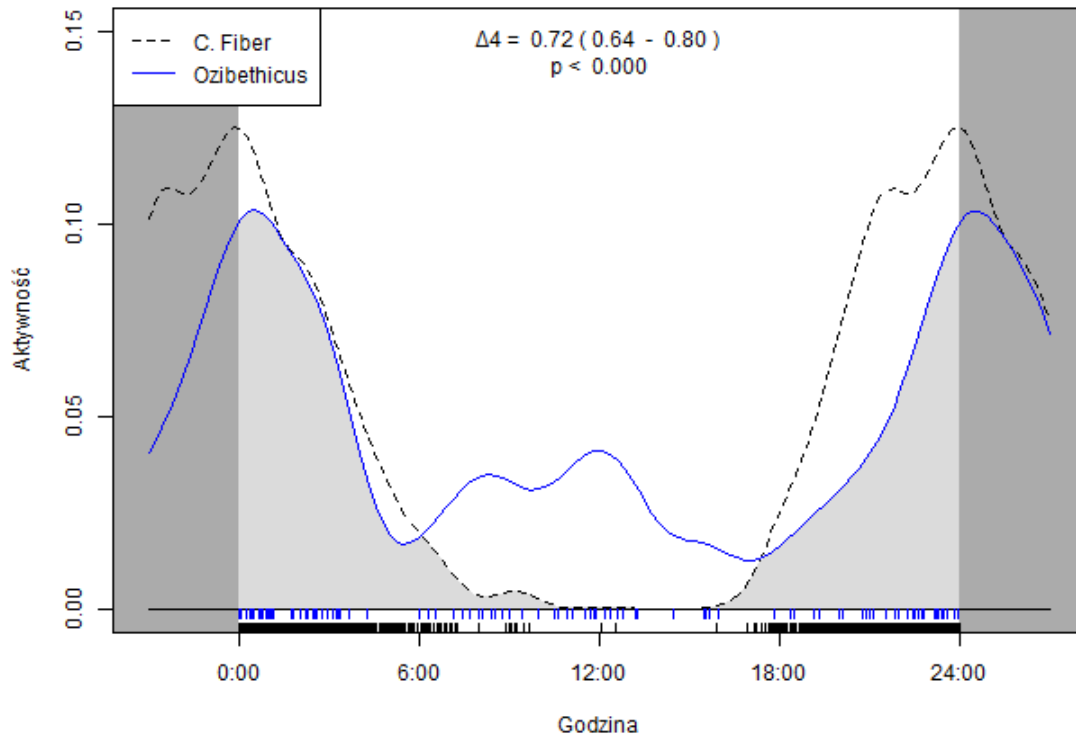
3.4. Nisze czasowe i ich nakładanie się

Spśród czterech gatunków najczęściej rejestrowanych na żeremiach, najsilniej pokrywały się nisze czasowe bobra i piżmaka. Szczyty aktywności obu gryzoni przypadają na godziny nocne, jednak piżmaki były aktywne również w ciągu dnia (ryc. 10). Nisze czasowe wizona oraz lisa pokrywały się z niszą bobra w stosunkowo niewielkim stopniu, ponieważ szczyty ich aktywności zarejestrowałam w ciągu dnia (ryc. 11, ryc. 12). Ze względu na silną aktywność dzienną i zbieżne szczyty aktywności, nisze wizona i lisa pokrywały się najsilniej ze wszystkich analizowanych par taksonów (ryc. 13). Rytmy aktywności dobowej piżmaka i wizona różniły się w znacznym stopniu, z uwagi na przewagę nocnej, zmierzchowej i wczesnorannej aktywności tego pierwszego. Jednak maksima aktywności tego drapieżnika pokrywały się z pomniejszych, dziennymi szczytami aktywności jego potencjalnej ofiary, co skutkowało relatywnie wysokim nakładaniem się ich nisz czasowych (ryc. 14).

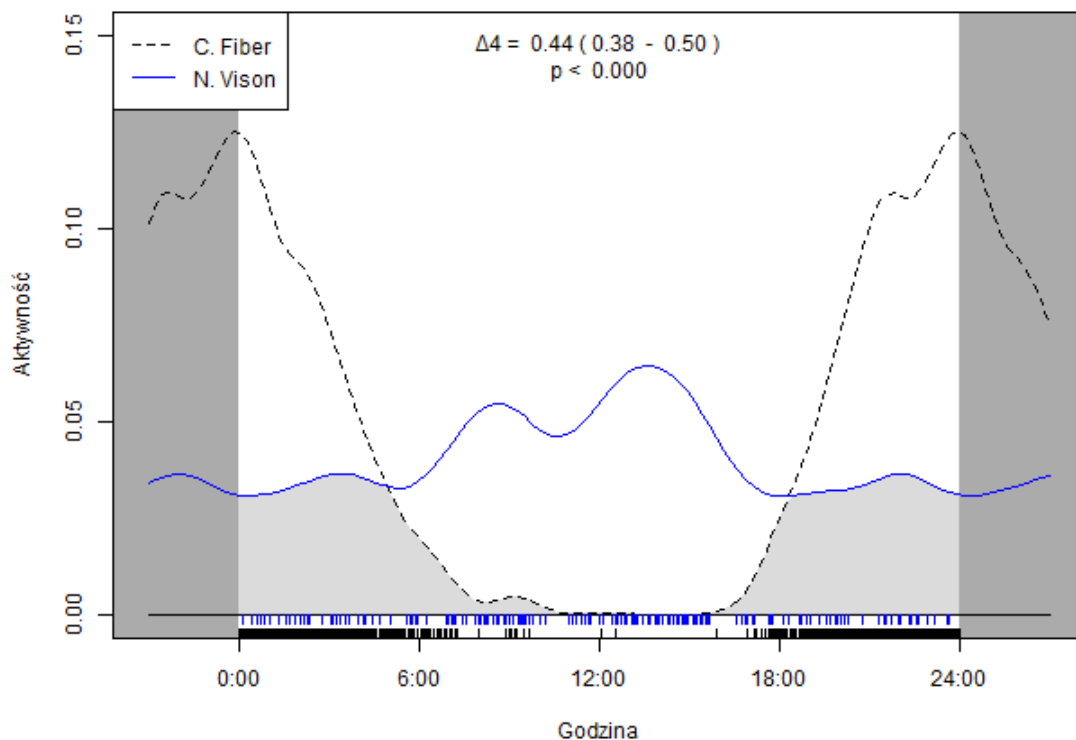
Zaobserwowałam słabe nakładanie się nisz czasowych lisa i wizona z niszami drobnych ssaków naziemnych stanowiących potencjalną bazę pokarmową. Drobne ssaki były najbardziej aktywne nocą, w ciągu dnia ich aktywność była znikoma (ryc. 15, ryc. 16).

Zarówno na żeremiach, jak i na kontrolach szczyty aktywności wizona i rodzimych łasicowatych różnią się. Rodzime łasicowate wykazywały większą aktywność nocną, a w ciągu dnia mniejsze szczyty poprzedzały lub następowały po szczytach aktywności wizona (ryc. 17, ryc. 18). Ze względu na małą próbę wyniki te są jednak nieistotne statystycznie.

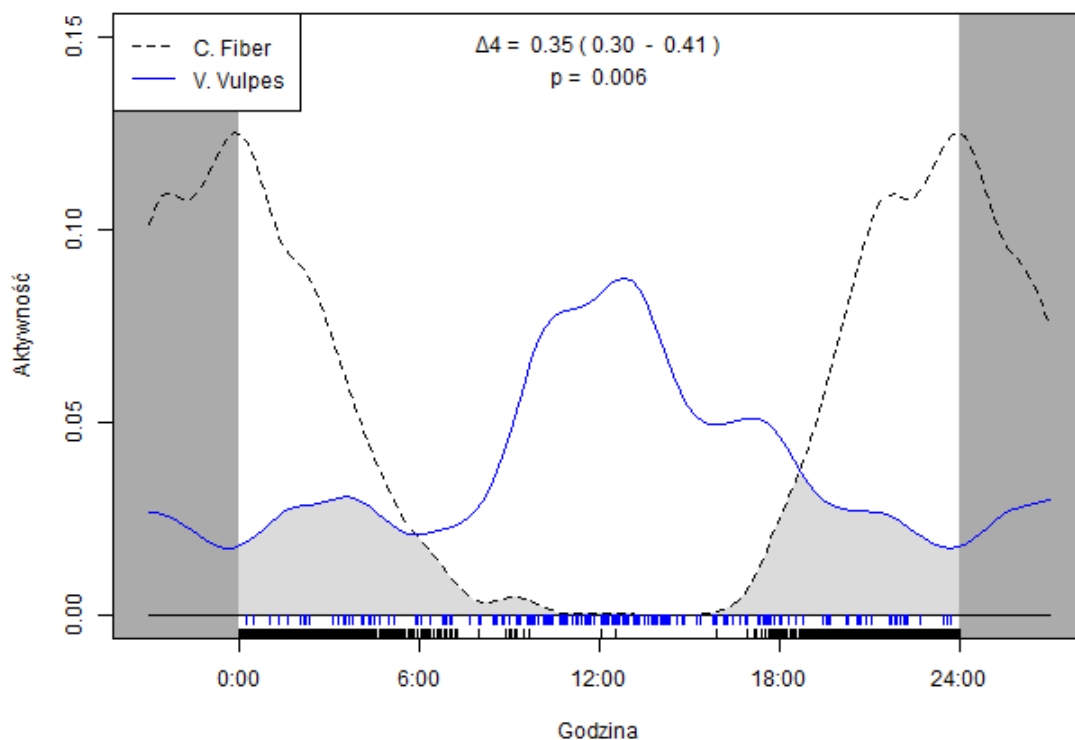
Po podzieleniu rekordów między pory roku próby były zbyt małe, aby móc uzyskać wiarygodne wyniki dla nakładania się nisz czasowych. Z tego względu nie można było również przeprowadzić osobnych analiz dla poszczególnych żeremi.



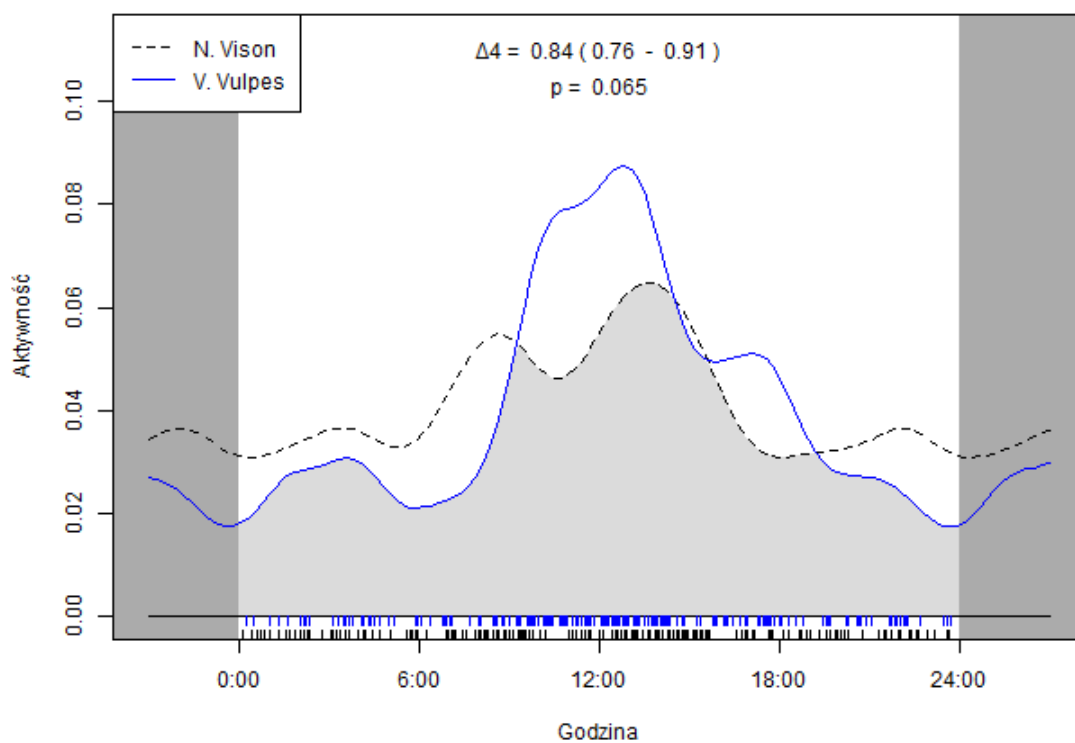
Ryc. 10. Nakładanie się nisz czasowych bobra europejskiego i pizmaka amerykańskiego na żeremiach w ciągu roku.



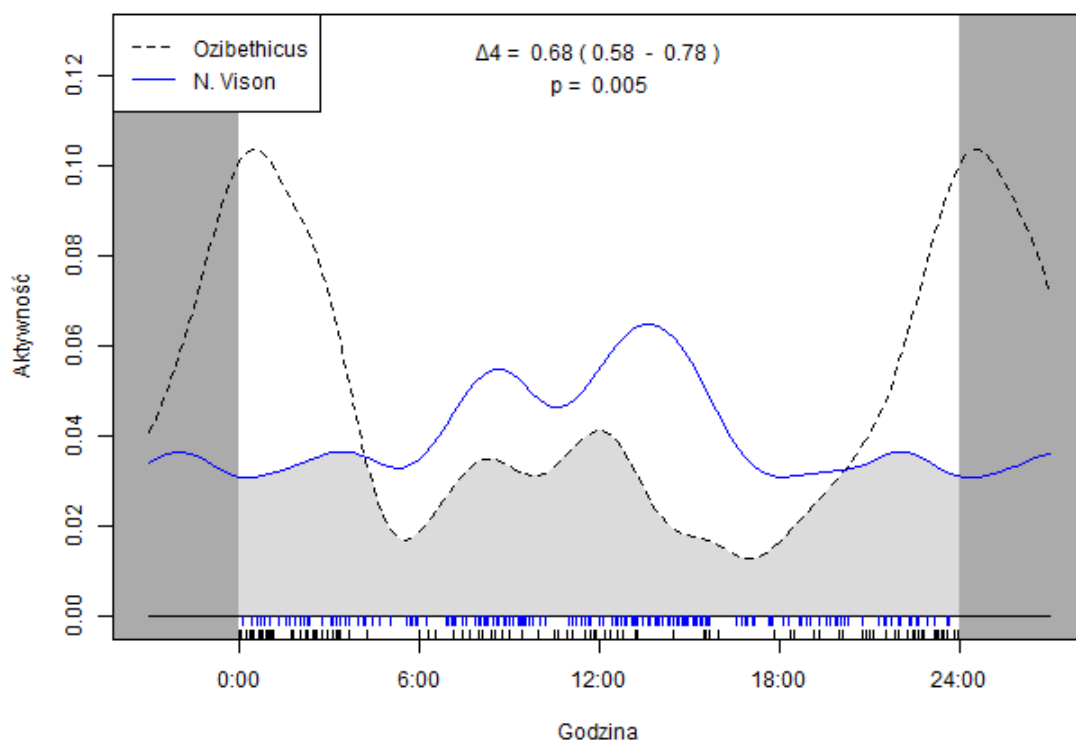
Ryc. 11. Nakładanie się nisz czasowych bobra europejskiego i wizona amerykańskiego na żeremiach w ciągu roku.



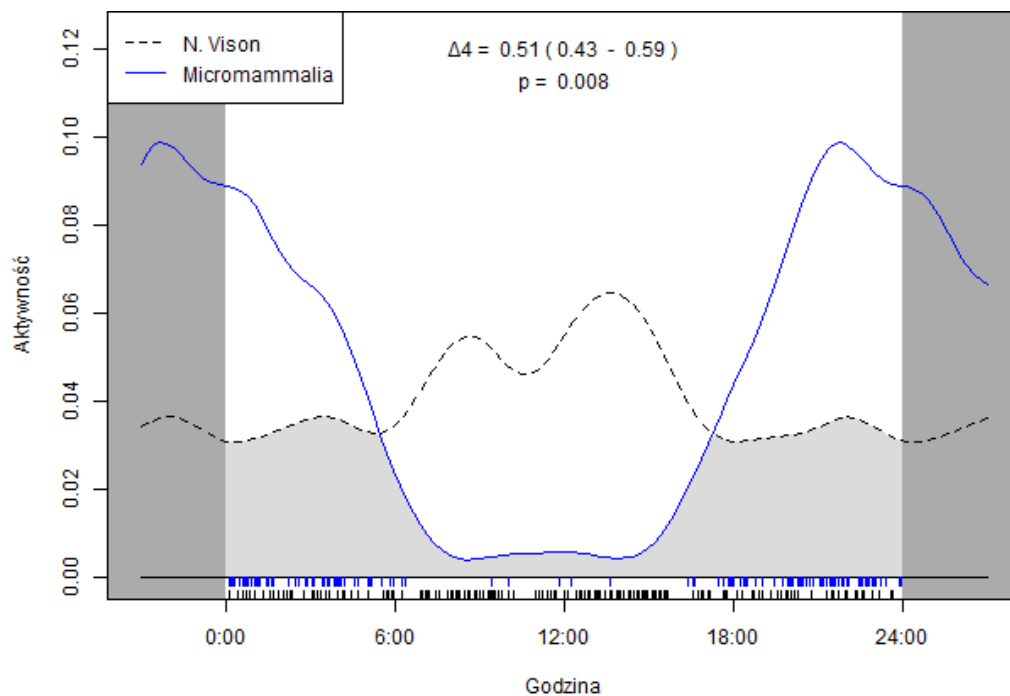
Ryc. 12. Nakładanie się nisz czasowych bobra europejskiego i lisa rudego na żeremiach w ciągu roku.



Ryc. 13. Nakładanie się nisz czasowych wizona amerykańskiego i lisa rudego na żeremiach w ciągu roku.

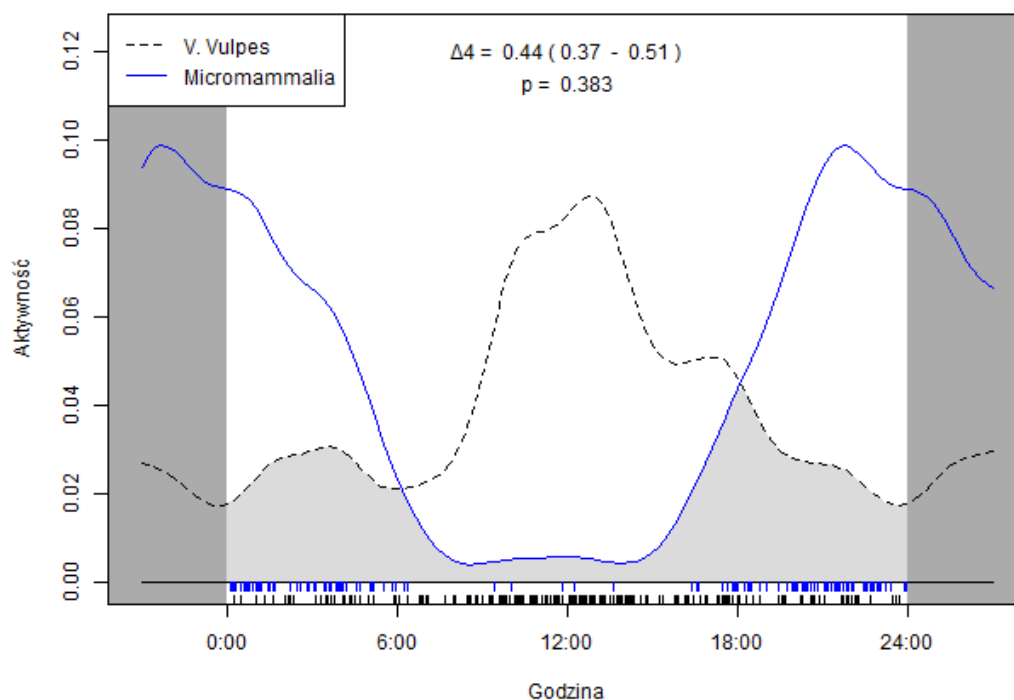


Ryc. 14. Nakładanie się nisz czasowych pizmaka amerykańskiego i wizona amerykańskiego na żeremiach w ciągu roku.

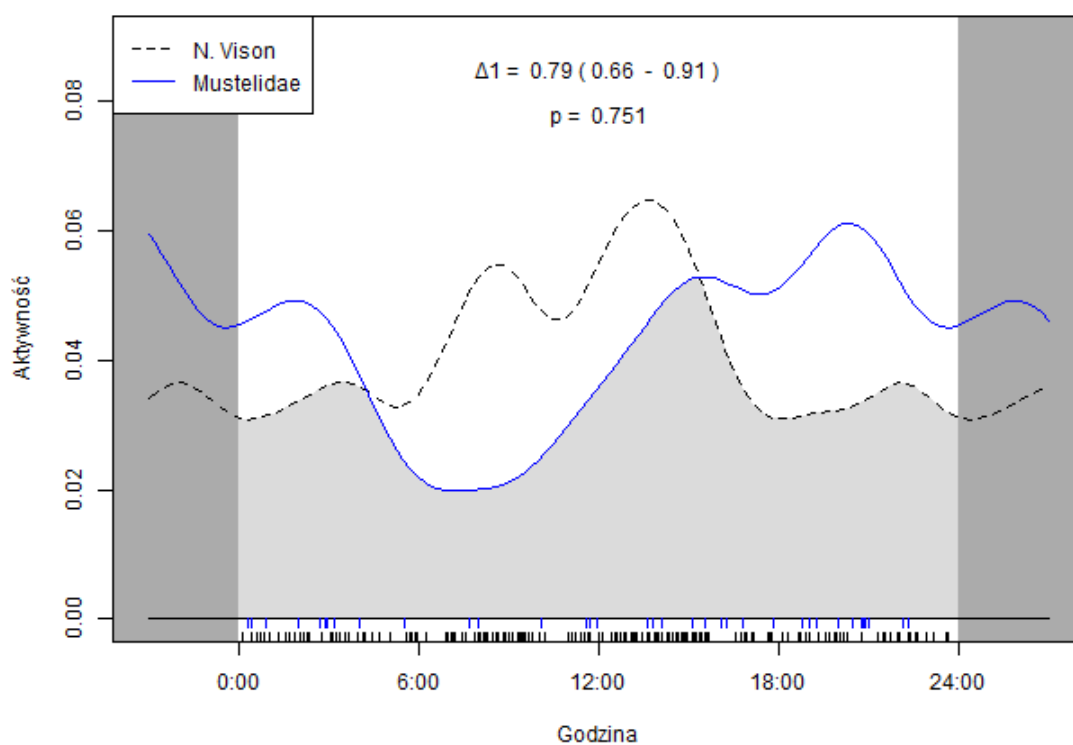


Ryc. 15. Nakładanie się nisz czasowych wizona amerykańskiego i drobnych ssaków naziemnych na żeremiach w ciągu roku. Zgrupowano myszarki

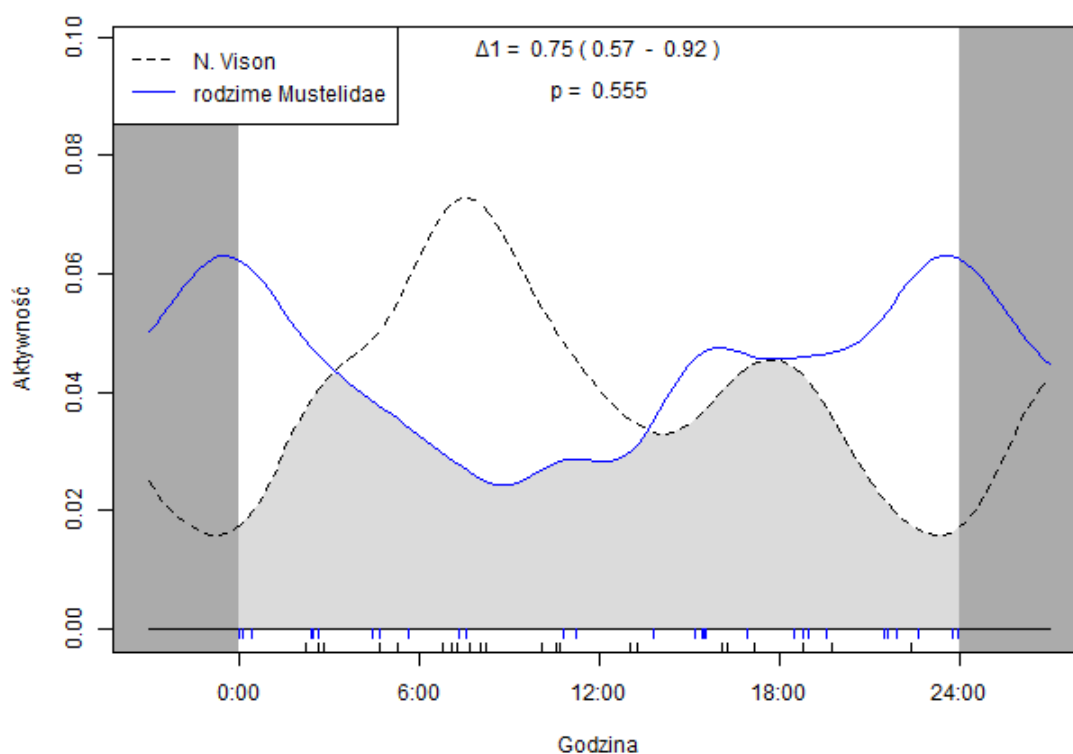
Apodemus, norniki *Microtus*, ryjówkowate Soricidae i nieznaczone drobne ssaki.



Ryc. 16. Nakładanie się nisz czasowych lisa rudego i drobnych ssaków naziemnych na żeremiach w ciągu roku. Zgrupowano myszarki *Apodemus*, norniki *Microtus*, ryjówkowate Soricidae i nieznaczone drobne ssaki.



Ryc. 17. Nakładanie się nisz czasowych wizona amerykańskiego i rodzimych łasicowatych na żeremiach w ciągu roku.



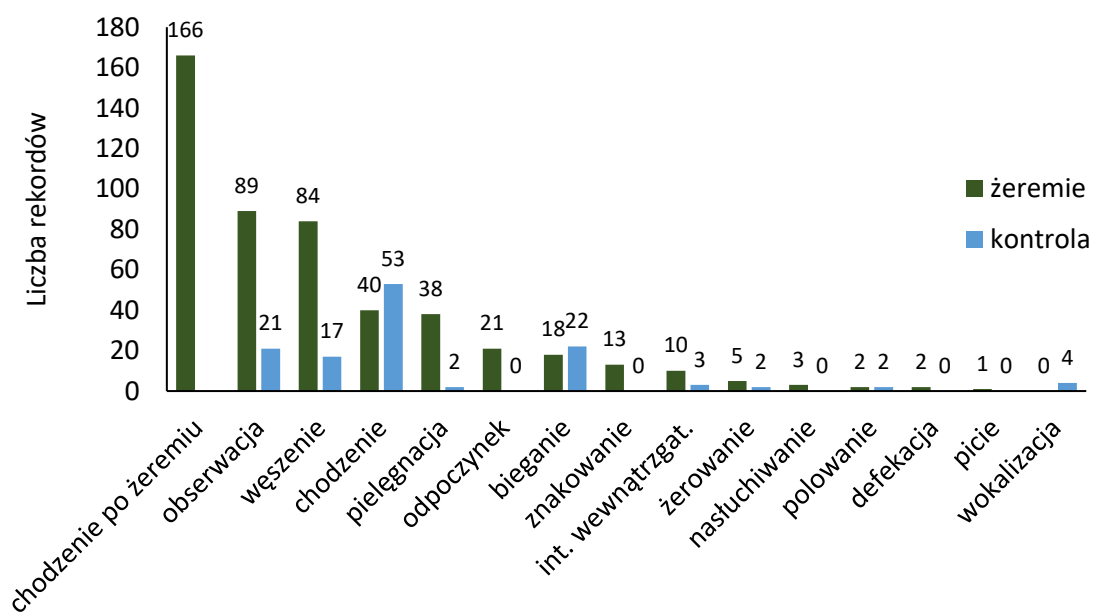
Ryc. 18. Nakładanie się nisz czasowych wizona amerykańskiego i rodzimych łasicowatych na punktach kontrolnych w ciągu roku.

Tab. 10. Porównanie aktywności par taksonów na żeremiach w ciągu roku oraz wizona amerykańskiego i rodzimych łasicowatych na punktach kontrolnych w ciągu roku.

Para taksonów	Różnica	SE	W	p
<i>C. fiber</i> × <i>O. zibethicus</i>	-0,31	0,074	17,57	<0,001
<i>C. fiber</i> × <i>N. vison</i>	-0,31	0,076	16,96	<0,001
<i>C. fiber</i> × <i>V. vulpes</i>	-0,14	0,052	7,67	0,06
<i>O. zibethicus</i> × <i>N. vison</i>	-0,24	0,086	7,85	0,05
<i>N. vison</i> × micromammalia	0,22	0,083	7,11	0,08
<i>V. vulpes</i> × micromammalia	0,05	0,062	0,76	0,38
<i>N. vison</i> × <i>V. vulpes</i>	0,16	0,09	3,42	0,06
<i>N. vison</i> × rodzime Mustelidae	-0,04	0,12	0,10	0,75
<i>N. vison</i> × rodzime Mustelidae (kontrola)	-0,09	0,15	0,35	0,56

3.5. Zachowania na żeremiach i punktach kontrolnych

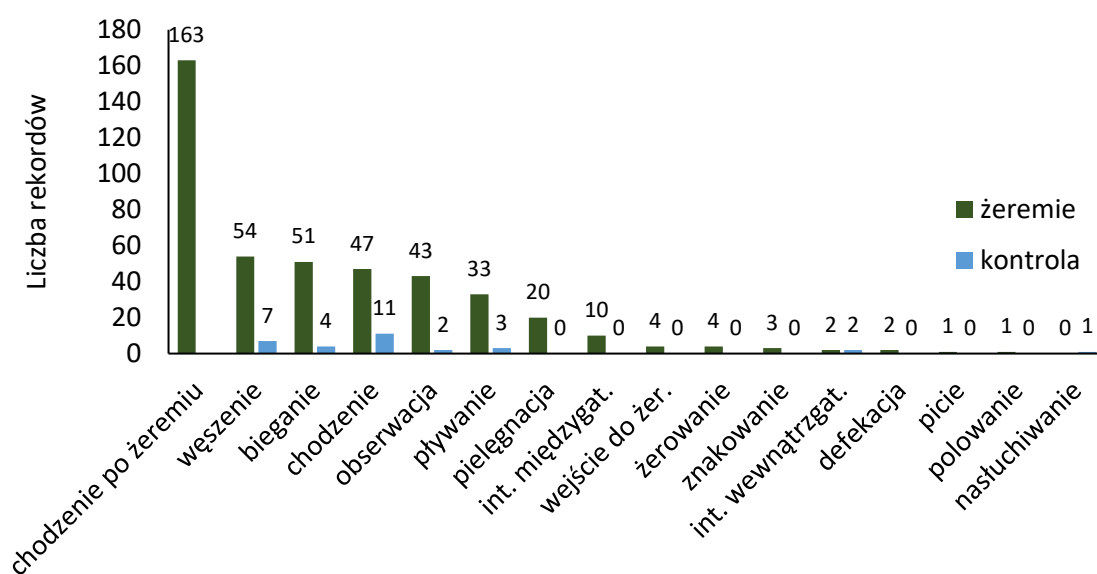
Najczęstszą aktywnością lisów rudych na żeremiach było przechodzenie po nich, często połączone z obserwowaniem otoczenia i węszeniem. Żeremia były również miejscami odpoczynku i pielęgnacji futra oraz czyszczenia łap. Zarejestrowałam znakowanie żeremi moczem i kałem, aktywność ta, podobnie jak odpoczynek, nie została udokumentowana na punktach kontrolnych. Na żeremiach częściej dochodziło do interakcji wewnątrzgatunkowych, głównie wspólnego przechodzenia, węszenia i obserwacji. Jedyne interakcje międzygatunkowe obejmowały po dwie udokumentowane próby polowania na żeremiach i kontrolach, jednak nie udało się nagrać ofiar. Poza żeremiami lisy najczęściej nagrywały się podczas przechodzenia lub przebiegania (ryc. 19).



Ryc. 19. Kategorie zachowań lisa rudego zarejestrowanych na żeremiach i punktach kontrolnych przez cały okres badań.

Wizony, podobnie jak lisy, najczęściej chodziły po żeremiach, węszyły po nich i obserwowały z nich otoczenie. Rejestrowana pielęgnacja najczęściej polegała na ocieraniu się o większe elementy żeremi lub pnie powalonych drzew przyległe do nich aby usunąć wodę z futra bezpośrednio po wynurzeniu z wody. Interakcje międzygatunkowe obejmowały głównie neutralne mijanie się lub

obwążiwanie z bobrami. Nawet kiedy bobry podczas prac naprawczych uszczelnili wejście do żeremia wykorzystywane przez wizona, drapieżnik który podszedł do bobra, nie został przegoniony. Zarejestrowałam obserwację piżmaka przez wizona i podjętą próbę polowania na niego na żeremiu. Wszystkie interakcje wewnątrzgatunkowe były neutralne – na żeremiach dwa osobniki przechodziły wspólnie przez nie, a na punktach kontrolnych grupa trzech osobników dwa razy podpłynęła do brzegu. Wizon to jeden z pięciu gatunków, dla których udało się udokumentować korzystanie z żeremi jako schronień (ryc. 20). Oprócz nagrań wchodzenia do górnej części dwóch z monitorowanych żeremi, potwierdza to także bezpośrednia obserwacja wizona chowającego się w żeremiu z ofiarą (ryc. 21) oraz obecność latryny na trzecim z nich, która świadczy o długim wykorzystywaniu tego żeremia (ryc. 22).



Ryc. 20. Kategorie zachowań wizona amerykańskiego zarejestrowanych na żeremiach i punktach kontrolnych w ciągu roku.

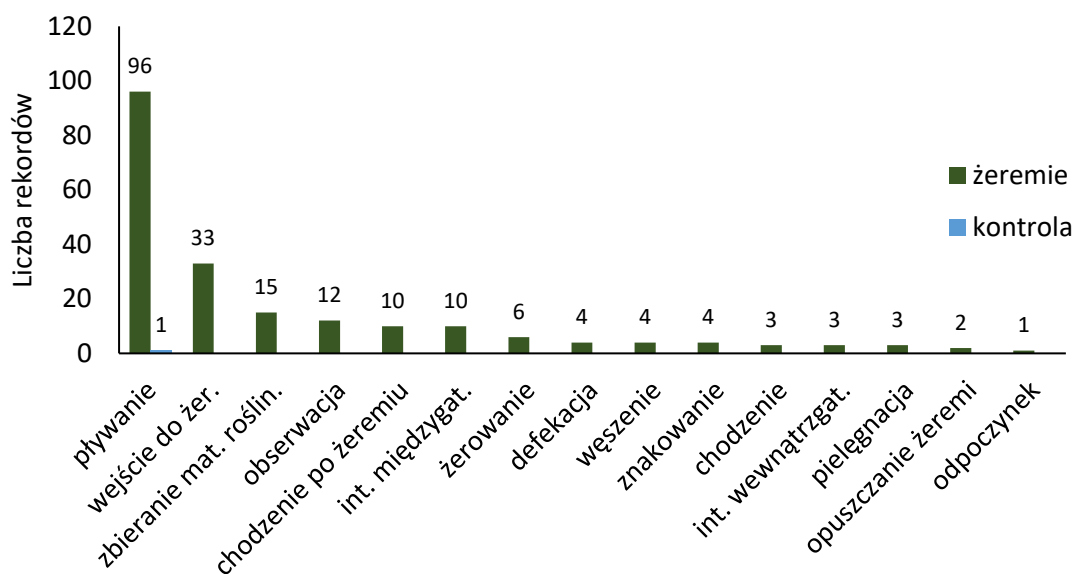


Ryc. 21. Wizon amerykański z ofiarą, okoniem pospolitym *Perca fluviatilis*, na jednym z zamieszkałych przez wizony źeremi. Niebieskie umaszczenie świadczy o pochodzeniu z fermy futrzarskiej (fot. ZW).



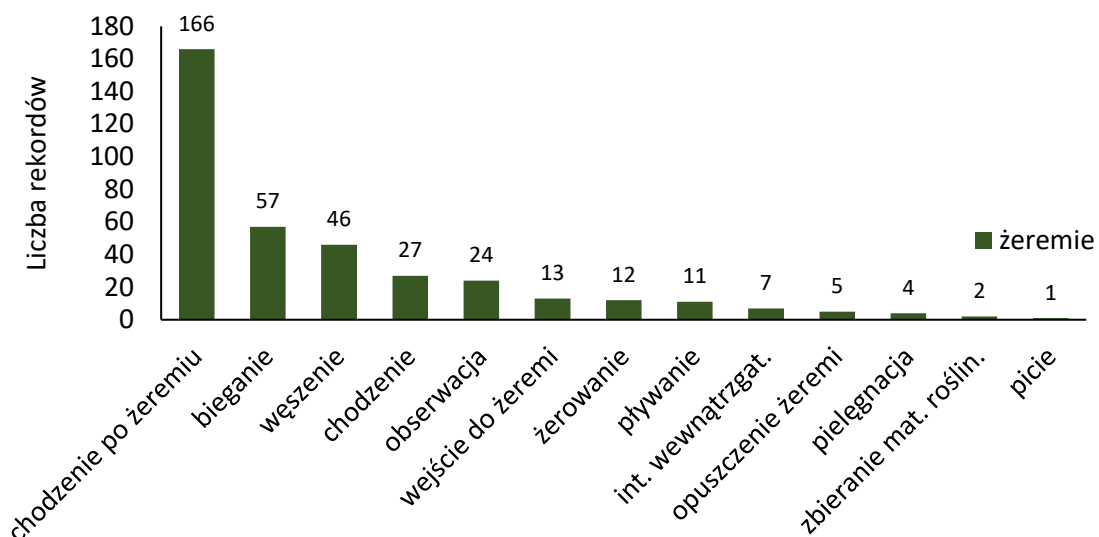
Ryc. 22. Latryna wizona amerykańskiego przy wyjściu z źeremia zamieszkanego przez ten gatunek (fot. ZW).

Udokumentowałam wykorzystywanie jednego z żeremi jako stałego schronienia przez pizniki amerykańskie, które najczęściej nagrywały się podczas podpływania i wpływania do niego, m.in. z zebrany materiałem roślinnym. Stosunkowo często chodziły po żeremiu, obserwowały z niego otoczenie, węszyły po nim i żerowały na roślinach zielnych u podstawy żeremi. Oprócz jednej ucieczki przed wizonem, interakcje międzygatunkowe obejmowały neutralne mijanie się z bobrem. Trzy razy pizniki wspólnie odpłynęły od żeremi. Jedyną zarejestrowaną aktywnością na punkcie kontrolnym było przepłynięcie (ryc. 23).



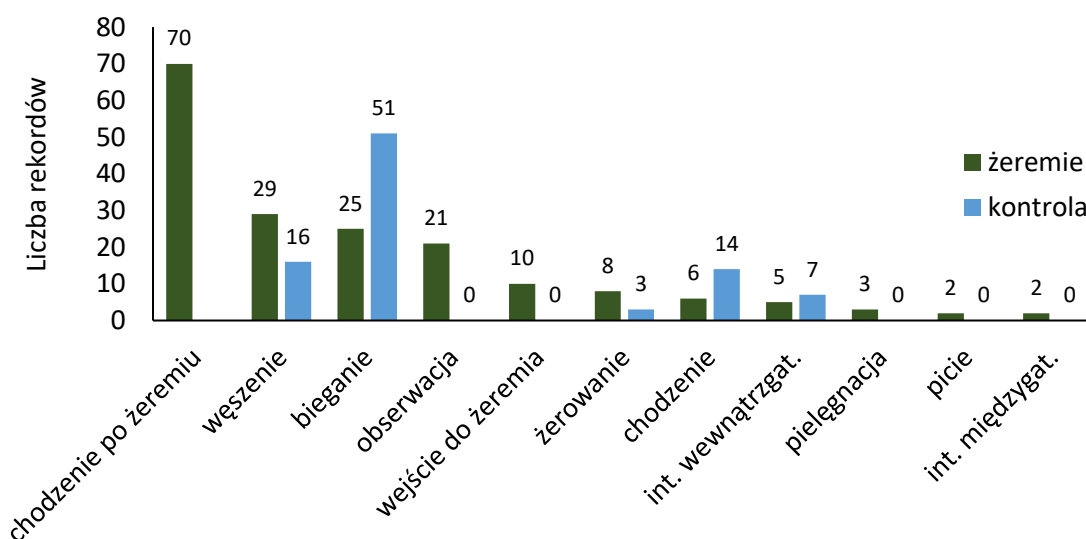
Ryc. 23. Kategorie zachowań piznika amerykańskiego zarejestrowanych na żeremiach i punktach kontrolnych przez cały okres badań.

Nornice rude również korzystały z żeremi jako schronień, nie byłam jednak w stanie ocenić, czy wyłącznie doraźnie, czy także przez dłuższy okres. Na drugą możliwość może wskazywać wchodzenie do żeremia z zebrany materiałem roślinnym, jednak zarejestrowałam tylko dwa takie zachowania. Najczęściej nornice rude chodziły i biegały po żeremiu lub bezpośrednio przy nim, czasem w kilka osobników, zachowując się wobec siebie neutralnie. Często węszyły i obserwowały otoczenie, rzadziej udawało się stwierdzić żerowanie (ryc. 24).



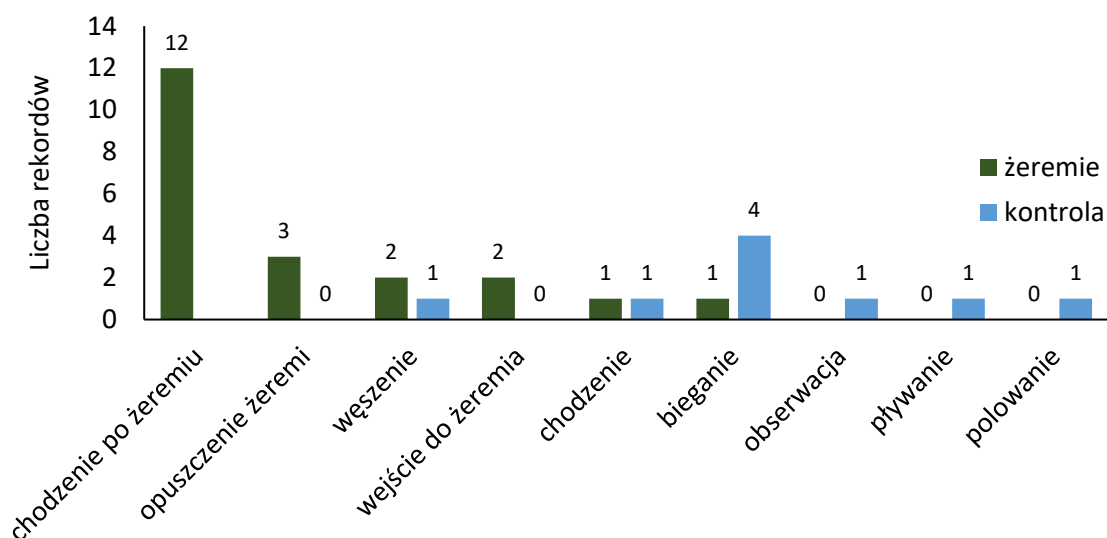
Ryc. 24. Kategorie zachowań nornicy rudej zarejestrowanych na żeremiach przez cały okres badań. Nornica ruda nie została odnotowana na punktach kontrolnych.

Myszarki leśne/zaroślowe także korzystały z żerem jako ze schronień. Część interakcji wewnątrzgatunkowych była neutralna, w innych przypadkach ciężko było ocenić, czy np. przebiegnięcie dwóch osobników jeden za drugim było neutralne, czy mogło być efektem przegania jednego z osobników. Dwie interakcje z bobrami były neutralne (ryc. 25).



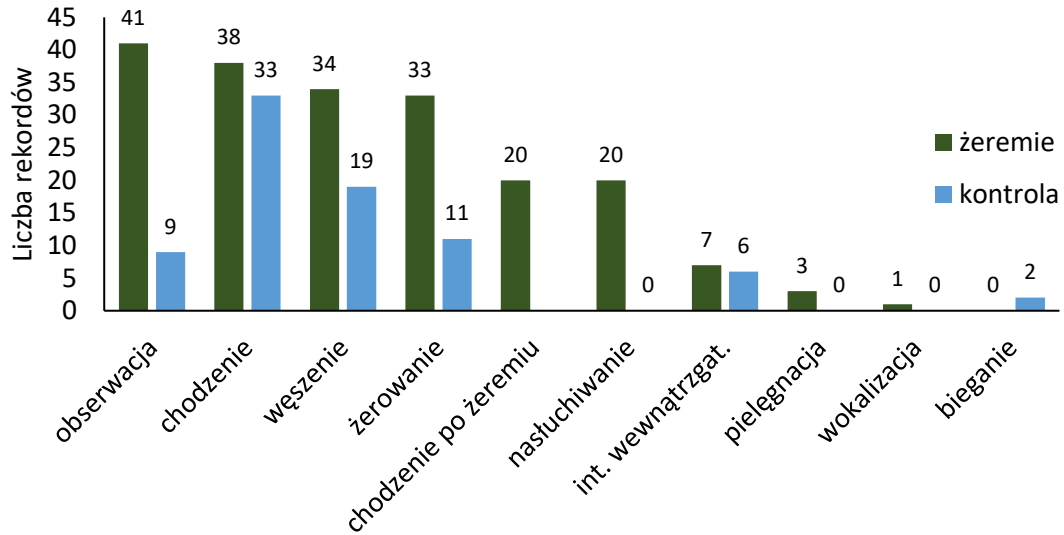
Ryc. 25. Kategorie zachowań myszarki leśnej/zaroślowej zarejestrowanych na żeremiach i punktach kontrolnych przez cały okres badań.

Udokumentowałam wchodzenie do żeremi przez rżęsortki rzeczki, jednak był to gatunek najrzadziej chroniący się w żeremiu spośród pozostałych taksonów, dla których zarejestrowałam to zachowanie (ryc. 26).



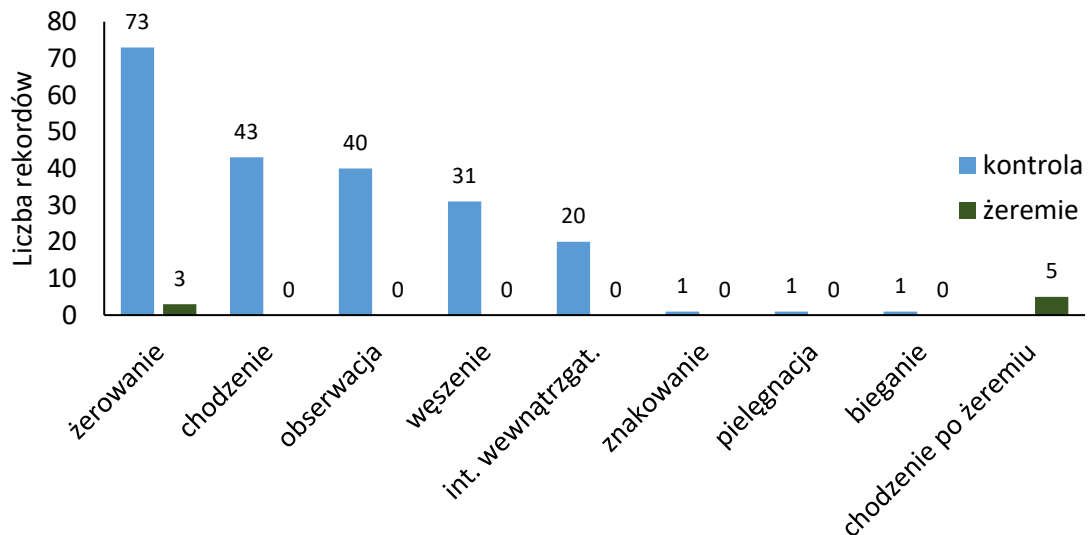
Ryc. 26. Kategorie zachowań rżęsortka rzeczka zarejestrowanych na żeremiach i punktach kontrolnych przez cały okres badań.

Sarny europejskie, najczęściej rejestrowane na żeremiach kopytne, korzystały z nich jako punktu obserwacyjnego, stojąc na nim węszyły w powietrzu i nasłuchiwały. Często żerowały na roślinach zielnych porastających żeremie i stojąc na nich dosięgały do liści drzew rosnących nad nimi. Czasami sarny przemieszczały się parami (ryc. 27).



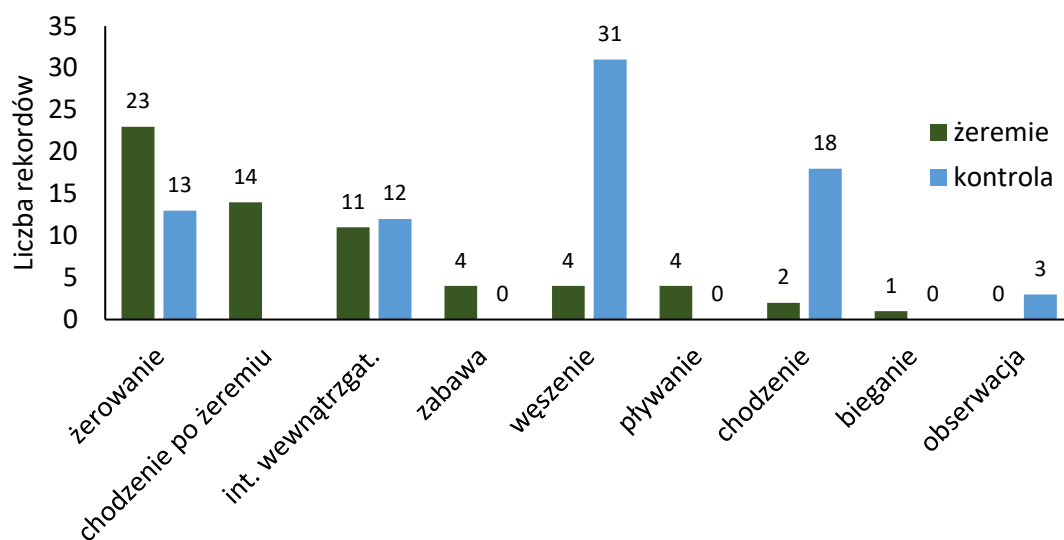
Ryc. 27. Kategorie zachowań sarny europejskiej zarejestrowanych na żeremiach i punktach kontrolnych przez cały okres badań.

Jelenie szlachetne najczęściej nagrywały się podczas żerowania, przemieszczania się, obserwowania otoczenia i węszenia, często grupami dwóch osobników. Nieliczne stwierdzenia na żeremiach obejmowały chodzenie po nich i żerowanie na porastających je roślinach zielnych (ryc. 28).



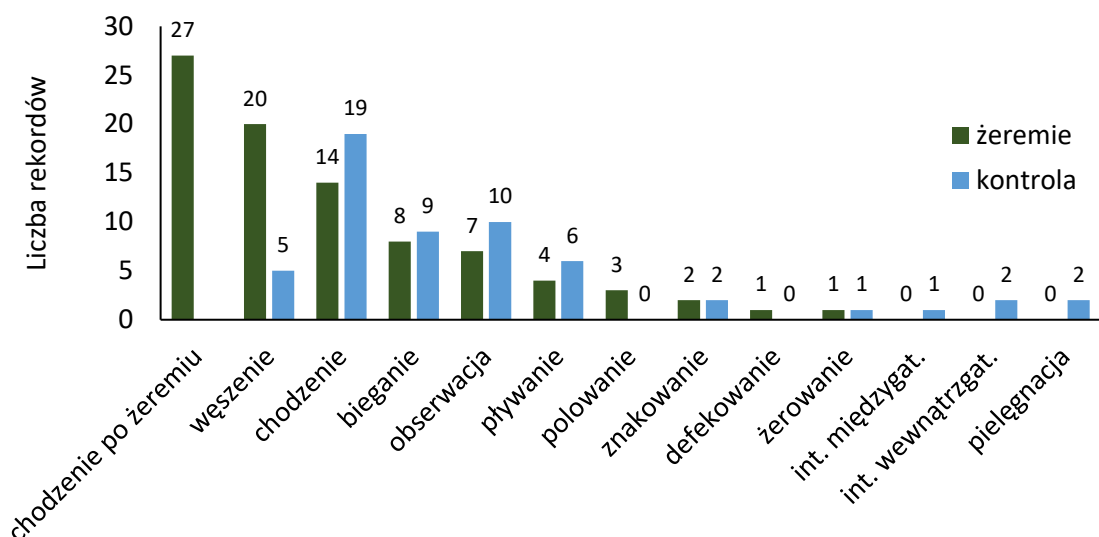
Ryc. 28. Kategorie zachowań jelenia szlachetnego zarejestrowanych na żeremiach i punktach kontrolnych przez cały okres badań.

Dziki euroazjatyckie z żeremi korzystały głównie jako z żerowiska. Młode osobniki także bawiły się na nich. Zarówno na żeremiach, jak i na kontrolach dziki najczęściej nagrywały się w kilka osobników razem przemieszczając się, węsząc czy żerując (ryc. 29).



Ryc. 29. Kategorie zachowań dzika eurazjatyckiego zarejestrowanych na żeremiach i punktach kontrolnych przez cały okres badań.

W przypadku rodzimych łasicowatych na żeremiach zaobserwowałam próby polowania, odnotowałam także pojedynczą obserwację zjadania ofiary. Kiedy osobniki chodziły po żeremiach najczęściej towarzyszyło temu węszenie. Liczba rekordów znakowania nie różniła się między żeremiami a kontrolami. Nie zaobserwowałam wykorzystania żeremi jako chociaż krótkotrwałego schronienia przez żaden z gatunków rodzimych łasicowatych (ryc. 30).

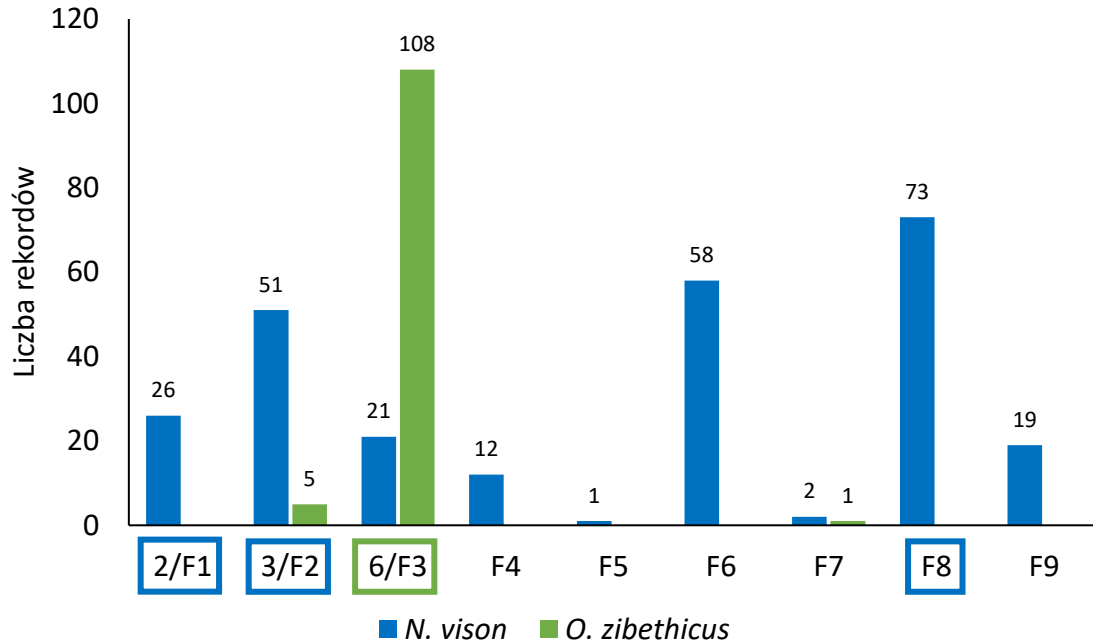


Ryc. 30. Kategorie zachowań rodzimych łasicowatych (wydry, kuny leśnej, kuny domowej, borsuka, tchórza i gronostaja) zarejestrowanych na żeremiach i punktach kontrolnych przez cały okres badań.

Zestawienie zachowań pozostałych gatunków i grup taksonów zamieściłam w aneksie 1. oraz 2.

3.6. *Relacje przestrzenne wizona amerykańskiego i piżmaka amerykańskiego*

Wizony amerykańskie zarejestrowałam na wszystkich monitorowanych żeremiach, tylko na dwóch z nich stwierdzenia były bardzo nieliczne. Piżmaki natomiast nagrywały się niemal wyłącznie na żeremiu zasiedlonym przez ten gatunek. Na dwóch z trzech żeremi zamieszkałych przez wizony nie nagrały się ani razu przez cały okres badań (ryc. 31).



Ryc. 31. Liczba rekordów wizona i piżmaka na poszczególnych żeremiach. Niebieska ramka – żeremie zasiedlone przez wizony; zielona ramka – żeremie zasiedlone przez piżmaki.

4. Dyskusja

4.1. Aktywność i różnorodność ssaków na żeremiach i w ich otoczeniu

Zrealizowane badania jako pierwsze dowodzą znaczenia żeremi bobrowych dla całego zgrupowania ssaków zasiedlających nizinny kompleks siedlisk bagiennych. Udało się również wykazać, że różnice różnorodności gatunkowej i aktywności między żeremiami a ich otoczeniem zmieniają się w zależności od pory roku. Wyniki te mogą być jednak obarczone pewnymi błędami ze względu na dużą różnicę w wielkości próby badawczej mierzonej fotopułapkami na żeremiach (63%) i punktach kontrolnych (37%). Wynika ona przede wszystkim z utraty sprzętu na skutek kradzieży. W całym okresie badań z żeremi skradziono dwie fotopułapki, zaś z punktów kontrolnych aż pięć. Ponadto fotopułapki z żeremi zniknęły po dłuższym czasie ekspozycji, kiedy udało już się uzyskać dużo materiału badawczego, a na punktach kontrolnych były kradzione znacznie szybciej, w dwóch przypadkach przed pierwszą wymianą kart pamięci. Żeremia zazwyczaj były trudniej dostępne,

otoczone gęstą roślinnością, a bezpośrednio otoczenie zalane. Dobranie punktów kontrolnych tak, aby kadry obejmowały zarówno łąd, jak i fragment ciekłu i nie były przy tym całkowicie zakryte roślinnością, eksponowały fotopułapki i były łatwiejsze do znalezienia przez osoby nielegalnie penetrujące teren rezerwatu. Kradzieże sprzętu prowadziły do ostrożniejszego dobierania lokalizacji punktów kontrolnych w kolejnych sezonach badawczych kosztem ujednoliconych kadrów. Drugą ważną przyczyną różnic w liczbie fotopułapkodni jest szybsze wyczerpywanie baterii i zapelnianie kart pamięci w fotopułapkach kontrolnych przez większe narażenie na zarastanie i uruchamianie czujnika kamery przez ruszające się liście i gałęzie. Przy żeremiach ten problem także występował, ale na punktach kontrolnych zdarzało się to znacznie częściej.

Pomimo różnic w pozyskanym materiale badawczym, ilość nagrań uzyskanych z obu kategorii powierzchni pozwoliła uzyskać istotne wyniki i wiarygodnie je porównać. Hipoteza dotycząca większej różnorodności gatunkowej ssaków na żeremiach nie została potwierdzona dla całego okresu badań, jednak obserwowany brak różnic może wynikać z tego, że przy długotrwałym monitoringu na stosunkowo małym obszarze znacząco wzrastała szansa na zarejestrowanie większości występujących na terenie rezerwatu ssaków przy obecnej dokładności oznaczeń. Odległości między poszczególnymi fotopułapkami były jednak mniejsze, niż rozmiary arealów osobniczych wszystkich zarejestrowanych drapieżników (Halbrook i Petach 2018; Erlinge 1967; Hellstedt i Henttonen 2006; Walton i in. 2017; Zalewski i in. 2004; López-Martín i in. 1992; Kowalczyk i in. 2006; Süld i in. 2017; Beasley i in. 2007; Brzeziński i in. 1992) i kopytnych (Janoska i in. 2018; Cederlund 1983; Kamler i in. 2008). Niewykluczone, że możliwość oznaczenia wszystkich osobników drobnych gryzoni i ryjówek pozwoliłaby uzyskać istotne różnice również dla całego okresu badań, skoro wyniki odłowów na Litwie wskazują, że różnorodność gatunkowa tych ssaków na żeremiach jest wyższa, niż w otaczających lasach (Samas i Ulevičius 2015). Możliwe jest jednak również to, że zmiany różnorodności w poszczególnych porach roku, z wyższą wiosną

i jesienią na żeremiach, a latem na kontrolach i brakiem różnic zimą, są na tyle silne, że w całym okresie znoszą się one nawzajem.

Znaczenie żeremi bobrowych jako centrów aktywności i różnorodności ssaków w ekosystemie wodno-błotnym zmienia się silnie w cyklu rocznym, co nie zostało wykazane w żadnej z wcześniejszych prac. Różnorodność ssaków odwiedzających żeremia najwyższa jest wiosną i jesienią, a więc w okresach, kiedy bobry intensywnie ścinają drzewa i krzewy, jako podstawowe rośliny pokarmowe, zaś w drugim przypadku również prowadzą prace remontowe samego schronienia, uzupełniając konstrukcję m. in. błotem i fragmentami gałęzi (Rosell i Campbell-Palmer 2022). Może to dostarczać łatwo dostępnych zasobów pokarmowych roślinożercom, ale też – z uwagi na duże natężenie zaburzeń – gatunkom żywiącym się bezkręgowcami (wyplaszanymi z roślinności, zawlekanymi ze ściętymi pędami czy wydobywanymi wraz z osadami dennymi). Wreszcie przyciąga drapieżniki, polujące na przedstawicieli pierwszych dwóch grup, a także zwierzęta zainteresowane samym błotem jako źródłem minerałów (zjawisko geofagii) i środkiem do pielęgnacji sierści. Względnie niski stopień rozwoju roślinności w tym okresie zwiększa też atrakcyjność żeremi jako punktów obserwacyjnych. Wszystkie te funkcje prowadzą do koncentracji całego zgrupowania ssaków na żeremiach. Zimą jednak aktywność bobrów znacząco maleje (Rosell i Campbell-Palmer 2022), przez co przestają one dostarczać tak wielu atrakcyjnych dla innych gatunków zasobów, a różnorodność gatunkowa przy ich konstrukcjach nie jest większa niż w otaczających siedliskach. Nadal istotnie wyższa, niż w otoczeniu, aktywność innych ssaków na żeremiach związana może być głównie z osobnikami, które i tak wykorzystują te konstrukcje jako schronienia przez cały rok. Również latem bobry ścinają fanerofity jedynie w ograniczonym stopniu, żerując głównie na roślinności zielnej (Rosell i Campbell-Palmer 2022), która jest bujnie rozwinięta również poza żeremiami, toteż wiele gatunków być może przenosi się ze swoją aktywnością żerowiskową w otaczające olsy i szuwary. Obniżona w stosunku do otoczenia, różnorodność ssaków, zwłaszcza drobnych, w sezonie letnim, może jednak częściowo być artefaktem,

spowodowanym zarośnięciem gęstą wegetacją samych żeremi, co obniża znacząco ilość zarejestrowanych obserwacji w tym okresie.

4.2. Znaczenie żeremi dla gatunków obcych

Frekwencja oraz aktywność obcych gatunków inwazyjnych na żeremiach były istotnie wyższe niż na punktach kontrolnych, w szczególności dotyczy to wizona i piżmaka. Potwierdza to wcześniejsze obserwacje zarówno w przypadku bobra kanadyjskiego z terenu Ameryki Północnej (McKinstry i in. 1997; Mott i in. 2013), w rodzimym zasięgu tych trzech gatunków, oraz Ziemi Ognistej w Ameryce Południowej, gdzie wszystkie trzy zostały zawleczone i czynią poważne szkody w rodzimych ekosystemach (Crego i in. 2016), jak i bobra europejskiego (Sidorovich i in. 1996; Zalewski i Brzeziński 2014). Silny związek między tymi gatunkami, którego wzorzec powtarza się niezależnie od lokalizacji tam, gdzie występuje jeden z bobrów, może mieć kilka przyczyn. Żeremia, dzięki często wielokomorowej budowie z korytarzami, są atrakcyjnym schronieniem, szczególnie że nie obserwuje się antagonistycznych interakcji między bobrami, a innymi mieszkańcami. W przypadku piżmaków wykazano, że osobniki zamieszkujące żeremie przeznaczały 34,4% budżetu czasowego na ich naprawy, a przy opuszczaniu schronienia rozmijały się z bobrami (Mott i in. 2013). Również w moich badaniach nie wykazałam negatywnych interakcji bobra z współmieszkańcami żeremi. Zimą, kiedy cieki i zbiorniki wodne mogą zamarzać, trzymanie się stanowisk bobrowych zapewnia dostęp do przerębli, z których korzystają zarówno wizony (Zalewski i Brzeziński 2014), jak i piżmaki (Rosell i in. 2005), a mniejsze gryzonie mogą korzystać także z magazynów zimowych i resztek pokarmu bobrów (Rosell i Campbell-Palmer 2022). Co stanowi niespodziewaną obserwację, wizon raczej na tym obszarze nie korzysta silnie z bogatej bazy pokarmowej, jaką zapewniają drobne gryzonie i ryjówkowate także często odwiedzające żeremie, ponieważ nagrania prób polowania były nieliczne. Możliwe, że ze względu na bardzo dużą plastyczność pokarmową tego gatunku (Zalewski i Brzeziński 2014), dieta wizona na tym obszarze bardziej opiera się na rybach, płazach i ptakach. Jeziora eutroficzne to, obok stawów hodowlanych, siedliska, w których udział

ryb w pokarmie wizona jest wysoki. Obecność dużych kolonii lęgowych ptaków z kolei znacząco zwiększa udział tych kręgowców w diecie (Brzeziński 2008).

Warte uwagi są interakcje między samymi piżmakami a wizonami. W naturalnym zasięgu tych gatunków piżmak jest preferowaną ofiarą wizona (Errington 1963), w Polsce, po ich introdukcji, również wykształciła się i utrzymała ta relacja drapieżnik-ofiara. Brzeziński i in. (2010) wykazali, że po introdukcji i rozprzestrzenieniu się wizona na terenie kraju, liczebność populacji piżmaka drastycznie spadła. Inwazje tych gatunków dzieliło kilkadziesiąt lat i piżmaki nie były narażone na drapieżnictwo ze strony wizonów, które są w stanie polować na nie i na lądzie, i w wodzie, więc okazały się łatwymi ofiarami (Zalewski i Brzeziński 2014). Uzyskane przeze mnie dane o rytmach dobowych obydwu gatunków również wskazują na silną zależność drapieżnika od preferowanej ofiary – pomimo, że piżmak charakteryzował się przede wszystkim aktywnością nocną, to jego aktywność w ciągu dnia silnie nakładała się z rytmem dobowym wizona. Piżmak, jeszcze we wczesnych latach dwutysięcznych uważany za gatunek bardzo rzadki w rezerwacie, po spadku liczebności związanym z introdukcją wizona (Ciechanowski i in. 2013), obecnie prawdopodobnie utrzymuje stabilną populację. Jego pojedyncza obecność w nagraniach na punktach kontrolnych oraz stwierdzenie na tylko jednym żeremiu zasiedlonym przez wizony, może wskazywać na ograniczanie aktywności do bliskiego sąsiedztwa żeremi będących schronieniem. Świadczyć to może o tym, że oprócz ustabilizowania się relacji drapieżnik-ofiara z wizonem po kilkadziesiąt lat współwystępowania w nowym zasięgu, to również obecność bobra może zapewniać parasol ochronny dla mniejszego gryzonia. Możliwe także, że podczas badań faunistycznych prowadzonych w latach 2012 – 2013 na potrzeby planu ochrony oraz monografii, nie doszacowano liczebności populacji tego gatunku ze względu na metodykę opartą o tropienie i wyszukiwanie kopców mieszkalnych piżmaka, dawniej obserwowanych na terenie rezerwatu. Znaleziono wówczas tylko jeden kopiec (Ciechanowski i in. 2013). Możliwe, że już wtedy piżmaki przeniosły się do żeremi bobrowych, przez co były trudniejsze do wykrycia. Obecność żeremi najprawdopodobniej modyfikuje więc krajobraz strachu (Gaynor i in. 2019) piżmaka kształtowany

przez wizona amerykańskiego, tworząc trwale refugia w krajobrazie wodno-błotnym. Konstrukcje bobrowe mogą więc dla ofiar wizona pełnić podobną rolę, co w krajobrazie otwartym Narktyki płaty lasów dla kopytnych poddanych presji drapieżniczej wilka szarego *Canis lupus* (Schmidt i Kuijper 2015).

Niepokojące jest stwierdzenie szopa pracza, który jest nowym gatunkiem dla rezerwatu i w przypadku wzrostu populacji może stanowić poważne zagrożenie dla lokalnego ekosystemu, szczególnie dla ptaków i płazów (Bartoszewicz i in. 2008; Ikeda i in. 2004; Salgado 2018). Bardzo rzadkie nagrania szopa, tylko trzy w całym okresie badań, jedno w 2019 a dwa w 2022 r., sugerują, że na razie nie rozwinęła się tam populacja tego gatunku. Możliwe wręcz, że nagrania reprezentują jednego osobnika, więc nadal można by zapobiec potencjalnej inwazji przez odłowienie szopa lub szopów żyjących na terenie rezerwatu oraz dalszy monitoring ich pojawów i podejmowanie działań ochroniarskich na bieżąco. Jest to gatunek, który w naturalnym zasięgu pojawia się na żeremiach relatywnie często, szczególnie jesienią (Razik i Sagot 2020), więc, podobnie jak w przypadku wizona i piżmaka, żeremia mogą być dobrymi punktami odłowu szopów.

Tak silny związek wizona i piżmaka z bobrem oraz pojawienie się kolejnego inwazyjnego gatunku, szopa, który może być promowany przez działalność inżynieryjną bobrów, stanowi ważną informację, którą można przełożyć na praktyczne działania w ochronie przyrody, poprzez skupienie wysiłków w usuwaniu ich ze środowiska naturalnego właśnie na stanowiskach bobrowych. Wspieranie obcych gatunków może znacząco obniżać pozytywny wpływ działalności bobra na rodzime ssaki i ograniczać możliwość – tak często proponowanego - wykorzystania tego gatunku jako narzędzia w ochronie różnorodności biologicznej (Stringer i Gaywood 2016; Gaywood 2017), szczególnie w siedliskach wodno-błotnych o dużym znaczeniu dla populacji ptaków. Nie jest to jedyny przykład wspierania ekspansji obcych gatunków inwazyjnych – porzucone stanowiska bobrowe i spuszczone stawy umożliwiają szybsze rozprzestrzenianie się inwazyjnych roślin na terenach nadrzecznych, które wkraczają na nie we wczesnych stadiach sukcesji (Perkins i Wilson 2005; Piętka i Misiukiewicz 2022). Nadal rodzime gatunki odnoszą korzyści z żeremi,

jednak mogłyby one wzrosnąć, gdyby skutecznie wyeliminować obce gatunki, co jednak jest bardzo trudne poza ekosystemami wyspowymi (Zalewski i Brzeziński 2014). Ustalenie tego wymagałoby przeprowadzenia badań na obszarze niezajętym przez wizona, piżmaka lub obydwie te gatunki, a przy obecnym rozprzestrzenieniu się obcego drapieżnika może się to okazać bardzo trudne do zrealizowania.

Przewidywane obecnie scenariusze antropogenicznego ocieplenia klimatu mogą w niedalekiej przyszłości zmodyfikować interakcje w obrębie gildii ssaków ziemnowodnych Europy Środkowej, których kluczowym elementem jest bóbr europejski. Zmiany temperatury umożliwiają bowiem stopniową ekspansję nutrii (Schertler i in. 2020), choć do niedawna uważano, że jej, złożone z uciekinierów z hodowli, populacje rzadko utrzymują się w Polsce w stanie dzikim, z uwagi na niską przeżywalność zimową (Lewartowski i Zimowski 1986). Gatunek ten postrzegany jest niekiedy jako konkurent pokarmowy bobra, z uwagi na bardzo podobną dietę, choć brak dotąd jednoznacznych przesłanek wspierających tę hipotezę. Z uwagi na mniejsze rozmiary ciała należy jednak podejrzewać, że to nutria może podlegać wypieraniu konkurencyjnemu ze strony bobra, co sugerują zmiany rytmu dobowego, a więc i przesunięcia niszy czasowej nutrii po rekolonizacji cieku przez bobry (Mori i in. 2022). Z uwagi na podobną niszę siedliskową, jak w przypadku piżmaka i bobra w Europie (Ruys i in. 2011), można spodziewać się zajmowania przez nutrię terenów wodno-błotnych o bardzo podobnej charakterystyce. W rezerwacie przyrody „Jezioro Druzno” gatunek ten obserwowano sporadycznie w latach 80., a nawet odnotowano jego obecność w pokarmie wizona amerykańskiego (Ciechanowski i in. 2013). Moje obecne badania sugerują jednak, że nutrii nie udało się utworzyć trwałej populacji, skoro nie pojawia się w ogóle w zgromadzonych nagraniach.

Zwierzęta domowe, kot i pies, nie penetrowały terenu badań, ich obecność ograniczała się do fragmentu rezerwatu w pobliżu wsi, do którego dostęp nie wymagał przepłynięcia Dzierzgonia. Można więc wnioskować, że presja ze strony tych gatunków nie dotyka w dużym stopniu populacji dzikich ssaków i nie wpływa na ich aktywność i rozmieszczenie w obszarze badań, co

jest powszechnym zjawiskiem (Hughes i Macdonald 2013; Parsons i in. 2016; Wierzbowska i in. 2012; Trouwborst i in. 2020).

4.3. Znaczenie żeremi dla gatunków rodzimych

Bardzo silna presja drapieżnicza ze strony wizona dotyka karczownika ziemnowodnego, który unika obszarów zajętych przez tego drapieżnika (Woodroffe i Lawton 1990; Brzeziński i in. 2017) lub zanika na nich całkowicie (Aars i in. 2001). Presja wizona występującego w rezerwacie w bardzo dużych zagęszczeniach (Balerstet i in. 1990) wobec karczownika może tłumaczyć zanik tego gatunku na terenie badań. Dawniej stwierdzany był na tym obszarze regularnie (Ciechanowski i in. 2013), ale w moich badaniach nie stwierdziłam go ani razu. Karczownik ziemnowodny jest stosunkowo łatwym gatunkiem do oznaczenia, także z nagrań fotopułapkowych, ze względu na duży rozmiar ciała względem norników i nornicy rudej, duże łapy oraz długi ogon, jednocześnie znacznie mniejsze rozmiary od piżmaka (Macdonald i Barret 1993), wydaje się więc mało prawdopodobne, że jego nieobecność w próbie badawczej wynika z błędnego oznaczenia. Niewykluczone, że populacja karczownika utrzymuje się w innych częściach rezerwatu rzadziej penetrowanych przez wizona, wymagałoby to dalszych badań, w tym odłowów, nadal wskazuje to na silny negatywny efekt obecności inwazyjnego drapieżnika. Presja ze strony wizona oraz potencjalna konkurencja z piżmakiem, obserwowana na niektórych obszarach (Danell 1996), mogą tłumaczyć brak wykorzystania żeremi jako schronień i brak jego obecności w ich pobliżu na punktach kontrolnych, mimo że jest to również gatunek odnoszący korzyści z aktywności bobra (Rosell i in. 2005).

Wydra europejska, która również często współwystępuje z bobrem na rzekach (Sidorovich i in. 1996; Ulevičius i Balčiauskas 1999), w warunkach rezerwatu „Jezioro Drużno” nie wykazała żadnego istotnego związku z tym gatunkiem. Również na punktach kontrolnych była nieliczna, podobnie jak pozostałe rodzime łasicowate. Konkurencja wydry z wizonem zazwyczaj jest niewielka ze względu na silny rozdział nisz pokarmowych (Zalewski

i Brzeziński 2014), jednak kiedy występuje, np. na skutek zwiększenia zagęszczenia populacji wydry, to liczebność mniejszego łasicowatego gwałtownie spada (Bonesi i Macdonald 2004). Kiedy to liczebność wizona wzrasta, nie obserwuje się zmian w aktywności wydry europejskiej (Sidorovich i Macdonald 2001). Rzadkie przypadki rejestracji wydry w rezerwacie w trakcie badań mogą więc mieć inne przyczyny, szczególnie, że na długo po pojawieniu się na tym obszarze wizona, w latach dwutysięcznych, obserwowano wzrost liczebności tego gatunku w porównaniu ze wczesnymi latami 90-tymi (Ciechanowski i in. 2013). Możliwe również, że bóbr utrudnia wypieranie wizona przez wydrę, poprzez zapewnianie schronień, jeśli nie występuje konkurencja o zasoby pokarmowe, ale występują zachowania antagonistyczne.

Preferencje siedliskowe tchórza zwyczajnego są szersze od preferencji wizona, jednak może między nimi występować silna konkurencja skutkująca wypieraniem rodzimego łasicowatego przez obcy gatunek z siedlisk nadrzecznych (Zalewski i Brzeziński 2014). Prawdopodobnie taka sytuacja ma miejsce w rezerwacie i tłumaczy to rzadkie rekordy tchórza na żeremiach i kontrolach, ale nie musi to świadczyć o zmniejszeniu się populacji tego gatunku. Przyległe do jeziora Druzno olsy, obecność mniejszych cieków i obszarów wiejskich zapewnia możliwość wycofania się w siedliska z mniejszą presją wizona. Jest to jednak gatunek zdolny także do zabijania tchórzy, szczególnie wśród populacji o mniejszych rozmiarach ciała, co ma miejsce np. na Białorusi (Zalewski i Brzeziński 2014). Może to tłumaczyć zanik mniejszych łasicowatych – gronostaja, nagranego tylko raz, oraz łasicy, która nie została stwierdzona ani razu, choć notowano ją wcześniej w rezerwacie i jego otoczeniu. Możliwe też, że silny związek wizona z żeremiami bobra sprawia, że pozostałe łasicowate podobnych rozmiarów i mniejsze unikają samych żeremi i ich okolicy. Można wręcz podejrzewać, że dla niektórych rodzimych, potencjalnych beneficjentów konstrukcji bobra europejskiego, rekolonizacja terenów wodno-błotnych przez tego ostatniego może wręcz pogorszyć ich status ochronny, w sytuacjach, gdy wspiera inwazję wizona. Przykładem takiego gatunku jest skrajnie zagrożona w skali globalnej, zaś wymarła w Polsce, norka europejska *Mustela lutreola*, dla której jednym z głównych czynników ograniczających jest

właśnie drapieżnictwo w obrębie gildii i wypieranie konkurencyjne ze strony wizona (Põdra i in. 2013, Croose i in. 2023). Podobnie jak wydry, presja ze strony wizona raczej nie dotyczy również obydwu gatunków kun, które pojawiały się na żeremiach i punktach kontrolnych rzadko, ale na przestrzeni całego okresu badań i które zawsze były uważane za nieliczne elementy teriofauny badanego obszaru (Ciechanowski i in. 2013).

Zaskakującym wynikiem jest wysoka frekwencja i aktywność lisa rudego na żeremiach. W zdominowanym przez podmokłe, płaskie siedliska terenie żeremia są atrakcyjnymi punktami obserwacyjnymi oraz umożliwiają efektywne znakowanie terytorium, a także pełnią rolę miejsca odpoczynku. Pomimo dużej dostępności potencjalnych ofiar, żeremia nie pełnią jednak regularnej funkcji żerowiska, a dobową aktywność lisa i drobnych ssaków bardzo silnie się rozmią. W Ameryce Północnej nie odnotowano aby żeremia pełniły istotne funkcje dla lisów rudych. W badaniach Motta i in. (2013) nie wykryto aktywności tego gatunku, natomiast u Razika i Sagot (2020) na jednym z dwóch monitorowanych żeremi był to trzeci najliczniejszy gatunek, ale liczba rekordów była niska, zaś na drugim żeremiu był siódmym najliczniejszym gatunkiem z jeszcze niższą liczbą rekordów. Do tej pory w Europie również nie wykazano znaczenia żeremi dla lisów. We Włoszech na 12 stanowiskach bobrowych, w tym czterech żeremiach, nie zarejestrowano ich ani razu (Viviano i in. 2022). Bardzo silne nakładanie się nisz czasowych lisa i wizona ze zbieżnymi szczytami aktywności w ciągu dnia wskazują na brak lub bardzo słabą konkurencję między tymi gatunkami. Zarówno lis, jak i wizon charakteryzują się zmianami rytmów dobowych w zależności od różnych czynników. Lisy zwiększają nocną aktywność wraz ze wzrostem presji ze strony człowieka (Díaz-Ruiz i in. 2015), natomiast u wizonów występują różnice między płciami – samice są bardziej aktywne w ciągu dnia, samce nocą (Zschille i in. 2009). Stosunkowo niska antropopresja oraz, w przypadku lisa, brak większych drapieżników (Ferretti i in. 2023), umożliwiają tym gatunkom utrzymanie głównie dziennej aktywności. Silne rozmiąanie się nisz czasowych lisa i bobra nie jest prawdopodobnie skutkiem jakichkolwiek interakcji antagonistycznych między użytkownikiem żeremia, a jego twórcą, ale

przejawem całkowicie odmiennych potrzeb behawioralnych. W przypadku większej antropopresji, a także presji drapieżniczej wilka, szczyty aktywności lisa mogą pokrywać się ze szczytami aktywności bobra w znacznie większym stopniu, choć nawet wtedy lis utrzymuje przynajmniej ograniczony poziom aktywności dziennej, który u bobra w ogóle nie występuje (Mori i in. 2022).

W rezerwacie „Jezioro Drużno” udało się potwierdzić wykorzystanie żeremi jako kryjówek przez nornicę rudą i myszarkę leśną/zaroślową, co zostało wykazane wcześniej tylko we Włoszech (Viviano i in. 2022) dla nornicy i myszarki leśnej. Rzęsorek rzeczek był kolejnym gatunkiem korzystającym z żeremi jako przynajmniej przejściowych kryjówek. Jego wysoka aktywność na budowlach i w norach bobrów była wcześniej wykazywana w oparciu o odłowy (Samas i Ulevičius 2015; Rosell i Campbell-Palmer 2022), nie znalazłam jednak w literaturze potwierdzenia wykorzystania żeremi jako schronienia przez ten gatunek. Pomimo regularnego nagrywania się na żeremiach myszarek polnych nie zarejestrowałam wchodzenia lub opuszczania żeremi przez nie. Nie można jednak wykluczyć, że również wykorzystują żeremia jako kryjówki, przynajmniej krótkotrwałe, ale korzystają z innych wejść, niż te które wykorzystywały myszarki leśne/zaroślowe czy rzęsorki rzeczki.

Wśród kopytnych stwierdzonych wcześniej w granicach rezerwatu ani razu nie zarejestrowałam łosia, który prawdopodobnie zanikł na tym obszarze, co zbiegło się ze wzrostem populacji jelenia szlachetnego (Ciechanowski i in. 2013). Niewykluczone, że zanik ów może być przejawem sugerowanej już wcześniej konkurencji między obydwoma gatunkami (Johnsen 2012). We wcześniejszych publikacjach dotyczących aktywności zwierząt na żeremiach bobra czy to kanadyjskiego, czy europejskiego, nie wykazano aktywności ssaków kopytnych (Mott i in. 2013; Razik i Sagot 2020; Viviano i in. 2022). Są to gatunki odnoszące korzyści z innych form działalności inżynieryjnej bobrów, przede wszystkim piętrzenia cieków (Nummi i in. 2019; Fedyn i in. 2022), a co za tym idzie wzrostu biomasy roślin wodnych, ale też ścinania drzew, których kora i łyko stają się łatwiejsze do zgryzania (Rosell i Campbell-Palmer 2022). Pierwsza z wymienionych aktywności nie ma jednak znaczenia w przypadku dużych obszarów bagiennych, takich jak Jezioro Drużno, gdzie działalność

konstrukcyjna bobrów jest ograniczona właśnie do budowy żeremi. Same żeremia mogą być trudno dostępne dla większych kopytnych i z tego względu rzadziej odwiedzane. Sarny żerowały na żeremiach w okresie wegetacyjnym, kiedy zarastały one roślinnością zielną, natomiast dziki ryły na niezarośniętych fragmentach żeremia prawdopodobnie w poszukiwaniu owadów lub innych bezkręgowców, które mogą na nich występować (Mott i in. 2013; Rosell i Campbell-Palmer 2022). Jeleń szlachetny był jedynym gatunkiem, który mimo dużego udziału w próbie badawczej, wyraźnie unikał żeremi. Ze względu na duże rozmiary ciała, a u samców także obecność rozłożystych poroży, przemieszczanie się na terenach zdominowanych przez gęste zarośla może być znacznie trudniejsze, niż przypadku pozostałych stwierdzonych kopytnych. Świadczyć o tym może to, że jelenie nagrywały się głównie na terenach mniej podmokłych i pozbawionych gęstej roślinności krzewiastej. Tymczasem selektywne żerowanie bobrów na wierzbach *Salix* spp. zwiększa produktywność tych ostatnich i stymuluje je do szybkiego odrastania ze zgryzanych pędów (Peinetti i in. 2009), a największego natężenia tego zjawiska można się spodziewać właśnie w centrach terytoriów rodzin bobrowych, tj. w pobliżu żeremi. Co więcej, to samo otoczenie żeremi obfituje zwykle w wyjątkowo duże nagromadzenie ściętych przez bobry pni drzew (Raffel i in. 2009), zaś leżące kłody stanowią zwykle istotną przeszkodę w poruszaniu się jeleni, ograniczając wręcz dostępność dla nich określonych płatów lasu (Whyte i Lusk 2019).

4.4. Podsumowanie

Bóbr, poprzez swoją działalność inżynierską, stanowi centrum sieci interakcji międzygatunkowych, co jest szczególnie wyraźne w przypadku zwierząt ziemnowodnych. Ssaki wchodzące z nim w relację komensalistyczną, czy to przez zamieszkiwanie żeremi, nor lub tam, czy wykorzystywanie resztek pokarmowych, czy też wykorzystywanie stawów bobrowych jako żerowisk lub wodopojów, często przejawiają silne powiązania między sobą. Siedliska bobrowe przyciągają innych roślinożerców, od drobnych ssaków po duże

kopytne, np. łosia, a co za tym idzie, stają się atrakcyjne również dla drapieżników. Aktywność bobra może znacząco wpływać na przebieg tych interakcji poprzez ograniczanie efektów krajobrazu strachu na skutek zapewniania schronień i przeszkód utrudniających polowanie, np. zwalonych drzew i gęstszego zakrzaczenia. Część gatunków odnoszących korzyści z działalności bobra, może także z nim konkurować o pokarm i tym samym ograniczać efekty inżynierii ekosystemu.

Żeremia bobrowe są punktowymi miejscami koncentracji aktywności różnych gatunków w przestrzeni. Innymi przykładami takich obiektów są wypełnione wodą zagłębienia w pniach i korzeniach drzew, służące przede wszystkim jako wodopoje dla ptaków i ssaków w lasach (Kirsch i in. 2021), czy też pojedyncze elementy pochodzenia antropogenicznego, np. słupy, krzyże, stogi siana, stosy kamieni czy przyzmy gnoju, które koncentrują aktywność ptaków w krajobrazie rolniczym (Pustkowiak i in. 2021). Obiekty te utrudniają często interpretację danych o preferencjach siedliskowych, także uzyskanych dzięki radiotelemetrii, ponieważ nie są widoczne na podkładach mapowych, przez co nie są uwzględniane w analizach opartych o Systemy Informacji Geograficznej.

Podsumowując, pomimo znacznego wzrostu zainteresowania naukowców tematem wykorzystania żeremi bobrów przez inne ssaki i uzupełnienia części luk w wiedzy istniejących, kiedy podejmowałam własne badania, prezentowane w tej części rozprawy wyniki wnoszą nowe informacje. Istotne dla zrozumienia znaczenia żeremi jest zestawienie różnorodności i aktywności ssaków na nich, ale też na punktach kontrolnych. Wykazałam, że różnorodność gatunkowa i aktywność ssaków na żeremiach zmienia się w ciągu roku. Większość taksonów jest bardziej aktywna na żeremiach, niż w oddaleniu od nich. Udało się potwierdzić wykorzystanie żeremi jako kryjówek przez pięć gatunków. Gatunkami najczęściej korzystającymi z żeremi były lis rudy, wizon amerykański i piżmak amerykański, ale liczne były także drobne ssaki naziemne. Żeremia bobrowe stanowią centra aktywności w ekosystemie o hydrologii niezależnej od działalności bobra, co jasno wskazuje, że jego rola jako gatunku zwornikowego nie ogranicza się do przekształcania cieków

i tworzenia zalewów, na których do tej pory skupiała się większość badań dotycząca jego wpływu.

Literatura

- Aars J., Lambin X., Denny R., Griffin A.C. 2001. Water vole in the Scottish uplands: distribution patterns of disturbed and pristine populations ahead and behind the American mink invasion front. *Animal Conservation* **4**: 187-194.
- Ahlers A., Lyons T., Heske E. 2021. Population dynamics of muskrats (*Ondatra zibethicus*) and American mink (*Neovison vison*): investigating contemporary patterns in a classic predator–prey system. *Canadian Journal of Zoology* **99**(8): 681-688.
- Arnfield, A. J. 2023. Köppen climate classification. *Encyclopedia Britannica*, 16 May. 2023, <https://www.britannica.com/science/Koppen-climate-classification>. Dostęp 28 maja 2023.
- Balerstet J., Balerstet T., Wargacki K., Żurowski W. 1990. Piżmak, *Ondatra zibethicus* Linnaeus, 1766 i norka amerykańska, *Mustela vison* Schreber, 1777 w rezerwacie "Jezioro Drużno". *Przegląd Zoologiczny* **34**: 2-3.
- Bartoszewicz M., Okarma H., Zalewski A., Szczesna J. 2008. Ecology of the Raccoon (*Procyon lotor*) from Western Poland. *Annales Zoologici Fennici* **45**: 291-298.
- Bashinskiy I.W., Stojko T.G. 2022. The more Diverse Beaver Ponds are Better – a Case Study of Mollusc Communities of Steppe Streams. *Wetlands* **42**: 104.
- Beasley J. C., Devault T. L., Rhodes O. E. 2007. Home-Range Attributes of Raccoons in a Fragmented Agricultural Region of Northern Indiana. *The Journal of Wildlife Management* **71**: 844–850.
- Bonesi L., Macdonald D. 2004. Impact of released Eurasian otters on a population of American mink: A test using an experimental approach. *Oikos* **106**: 9-18.

- Brzeziński M., Jędrzejewski W., Jędrzejewska B. 1992. Winter home ranges and polecats *Mustela putorius* in Białowieża Primeval Forest, Poland. *Acta Theriologica* **37**: 181-191.
- Brzeziński M. 2008. Food habits of the American mink *Mustela vison* in the Mazurian Lakeland, Northeastern Poland. *Mammalian Biology* **73**(3): 177-188.
- Brzeziński M., Romanowski J., Żmihorski M., Karpowicz K. 2010. Muskrat (*Ondatra zibethicus*) decline after the expansion of American mink (*Neovison vison*) in Poland. *European Journal of Wildlife Research*. **56**(3): 341-348.
- Brzeziński M., Ignatiuk P., Żmihorski M., Zalewski A. 2017. An invasive predator affects habitat use by native prey: American mink and water vole co-existence in riparian habitats. *Journal of Zoology*. **304**(2): 109-116.
- Buliński M., Markowski R., Sagin P. 2013. Szata roślinna rezerwatu przyrody „Jezioro Drużno”. W: Cz. Nitecki (red.). Jezioro Drużno – Monografia Przyrodnicza. Wyd. Mantis, Olsztyn.
- Cederlund G. 1983. Home range dynamics and habitat selection by roe deer in a boreal area in Central Sweden. *Acta Theriologica* **28**: 443-460.
- Cichocki W., Ważna A., Cichocki J., Rajska-Jurgiel E., Jasiński A., Bogdanowicz W. 2015. Polskie nazewnictwo ssaków świata. Muzeum i Instytut Zoologii PAN, Warszawa.
- Ciechanowski M., Kubic W., Rynkiewicz A., Zwolicki A. 2010. Reintroduction of beavers *Castor fiber* may improve habitat quality for vespertilionid bats foraging in small river valleys. *European Journal of Wildlife Research* **57**: 737–747.
- Ciechanowski M., Cieśliński R., Kamińska K., Kaszuba S., Komar J., Mączyńska M., Saath S., Zwolicki A. 2013. Fauna ssaków rezerwatu „Jezioro Drużno”. W: Cz. Nitecki (red.). Jezioro Drużno – Monografia Przyrodnicza. Wyd. Mantis, Olsztyn.

- Clode D., Macdonald, D. W. 1995. Evidence for food competition between mink (*Mustela vison*) and otter (*Lutra lutra*) on Scottish islands. *Journal of Zoology* **237**(3): 435-444.
- Coggan N.V., Hayward M.W., Gibb H. 2018. A global database and “state of the field” review of research into ecosystem engineering by land animals. *Journal of Animal Ecology* **87**, 974– 994.
- Crego R.D., Jiménez J.E., Rozzi R. 2016. A synergistic trio of invasive mammals? Facilitative interactions among beavers, muskrats, and mink at the southern end of the Americas. *Biological Invasions* **18**: 1923–1938.
- Croose E., Hanniffy R., Harrington A., Põdra M., Gómez A., Bolton P. L., Lavin J. V., Browett S. S., Pinedo J., Lacanal D., Galdos I., Ugarte J., Torre A., Wright P., MacPherson J., McDevitt A. D., Carter S. P., Harrington L. A. 2023. Mink on the brink: comparing survey methods for detecting a critically endangered carnivore, the European mink *Mustela lutreola*. *European Journal of Wildlife Research* **69**: 34
- Dalbeck L., Lüscher B., Ohlhoff, D. 2007. Beaver ponds as habitat of amphibian communities in a central European highland. *Amphibia-reptilia* **28**: 493-501.
- Danell K. 1996. Introductions of aquatic rodents: lessons of the muskrat *Ondatra zibethicus* invasion. *Wildlife biology* **2**(3): 213-220.
- Díaz-Ruiz F., Caro J., Delibes-Mateos M., Arroyo B., Ferreras P. 2015. Drivers of red fox (*Vulpes vulpes*) daily activity: prey availability, human disturbance or habitat structure? *Journal of Zoology* **298**(2): 128-138.
- Erb J., Boyce M. S., Stenseth N. C. 2001. Spatial variation in mink and muskrat interactions in Canada. *Oikos* **93**(3), 365-375.
- Erlinge S. 1967. Home Range of the Otter *Lutra lutra* L. in Southern Sweden. *Oikos* **18**: 186-209.
- Errington P. L., Siglin R. J., Clark R. C. 1963. The decline of a muskrat population. *The Journal of Wildlife Management*, 1-8.
- Fac-Benda J. 2013. Charakterystyka hydrologiczna jeziora Druzno. W: Cz. Nitecki (red.). Jezioro Druzno – Monografia Przyrodnicza. Wyd. Mantis, Olsztyn.

- Fairfax, E., Whittle, A., 2020. Smokey the Beaver: beaver-dammed riparian corridors stay green during wildfire throughout the western USA. *Ecological Applications* 30. e02225. 10.1002/eap.2225
- Fedyń I., Przepióra F., Sobociński, W., Wyka J., Ciach, M. 2022. Eurasian beaver – A semi-aquatic ecosystem engineer rearranges the assemblage of terrestrial mammals in winter. *Science of the Total Environment* **831**, 154919.
- Ferretti F., Oliveira R., Rossa M., Belardi I., Pacini G., Mugnai S., Fattorini N., Lazzeri L. 2023. Interactions between carnivore species: limited spatiotemporal partitioning between apex predator and smaller carnivores in a Mediterranean protected area. *Frontiers in Zoology* **20**(1): 1-15.
- Gaynor K.M., Brown J.S., Middleton A.D., Power M.E., Brashares J.S. 2019. Landscapes of Fear: Spatial Patterns of Risk Perception and Response. *Trends in Ecology & Evolution* **34**(4): 355-368.
- Gaywood M.J. 2018. Reintroducing the Eurasian beaver *Castor fiber* to Scotland. *Mammal Review* **48**(1): 48-61.
- Grover A., Baldassarre G. 1995. Bird species richness within beaver ponds in south-central New York. *Wetlands* **15**: 108–118.
- Hägglund Å., Sjöberg G. 1999. Effects of beaver dams on the fish fauna of forest streams. *Forest Ecology and Management*, **115**(2-3): 259-266.
- Halbrook R. S., Petach M. 2018. Estimated Mink Home Ranges Using Various Home-Range Estimators. *Wildlife Society Bulletin* **42**: 656-666.
- Hammer Ø, Harper D.A.T., Ryan P.D. 2001. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1): 9.
- Harrington L., Macdonald D. 2008. Spatial and Temporal Relationships Between Invasive American Mink and Native European Polecats in the Southern United Kingdom. *Journal of Mammalogy* **89**(4): 991-1000.
- Hellstedt P., Henttonen H. 2006. Home range, habitat choice and activity of stoats (*Mustela erminea*) in a subarctic area. *Journal of Zoology* **269**: 205-212.

- Hoffman J. D., Genoways H. H., Wilson S. 2009. Historical winter diets of mink (*Mustela vison*) in Nebraska. Transactions of the Kansas Academy of Science **112**(1/2): 119-122.
- Hughes J., Macdonald D. 2013. A review of the interactions between free-roaming domestic dogs and wildlife, Biological Conservation **157**: 341-351.
- Ikeda T., Asano M., Matoba Y., Abe G. 2004. Present Status of Invasive Alien Raccoon and its Impact in Japan. Global Environmental Research **8**(2): 125-131.
- IMGW 2023. Normy klimatyczne 1991-2020. Instytut Meteorologii i Gospodarki Wodnej Państwowy Instytut Badawczy. https://klimat.imgw.pl/pl/climate-normals/TSR_AVE. Dostęp 28 maja 2023.
- Janoska F., Farkas A., Marosan M., Fodor J.-T. 2018. Wild Boar (*Sus scrofa*) Home Range and Habitat Use in Two Romanian Habitats. Acta Silvatica et Lignaria Hungarica **14**: 51-63.
- Johnsen K. 2012. Moose (*Alces alces*) and red deer (*Cervus elaphus*) at winter feeding stations: interspecific avoidance in space and time? Master Thesis at Faculty of Applied Ecology and Agricultural Sciences. Hedmark University College.
- Johnston C.A., Naiman R.J. 1990. Browse selection by beaver: effects on riparian forest composition. Canadian Journal of Forest Research **20**: 1036-1043.
- Jones C.G., Lawton J.H., Shachak M. 1994. Organisms as ecosystem engineers. Oikos **69**: 373-386.
- Kamler J. F., Jędrzejewski W., Jędrzejewska B. 2008. Home Ranges of Red Deer in a European Old-Growth Forest. The American Midland Naturalist **159**: 75–82.
- Kaszuba S., Schmidt K. 1985. Autointrodukcja norki amerykańskiej (*Mustela vison*) w rezerwacie faunistycznym Jezioro Drużno. Chronimy Przyrodę Ojczyzną **2**: 68-71.

- Kirsch J.J., Sermon J., Jonker M., Asbeck T., Gossner M.M., Petermann J.S., Basile M. 2021. The use of water-filled tree holes by vertebrates in temperate forests. *Wildlife Biology* **1**: wlb.00786.
- Knudsen J. Relationship of beaver to forests, trout and wildlife in Wisconsin. No. 25. Wisconsin State Conservation Department, 1962.
- Kowalczyk R., Zalewski A., Jędrzejewska B. 2006. Daily movement and territory use by badgers *Meles meles* in Białowieża Primeval Forest, Poland. *Wildlife Biology* **12**: 385-391.
- Levine R., Meyer G.A. 2019. Beaver-generated disturbance extends beyond active dam sites to enhance stream morphodynamics and riparian plant recruitment. *Scientific Reports* **9**: 8124.
- Lewartowski Z., Zimowski M. 1986. Obserwacje nutrii, *Myocastor coypus* (Molina 1972) poza fermami hodowlanymi. *Przegląd Zoologiczny* **30**: 111-113.
- Linkie M., Ridout M.S. 2011. Assessing tiger-prey interactions in Sumatran rainforests. *Journal of Zoology* **284**: 224– 229.
- López-Martín J., Ruiz-Olmo J., Cahill S. 2008. Autumn home range and activity of a stone marten (*Martes foina* Erxleben 1777) in northeastern Spain. *Miscellània Zoològica* **16**: 258-260.
- Macdonald D. W., Barret P. 1993. Mammals of Britain and Europe.(Eds.). Collins Field Guide Series. HarperCollinsPublishers, London.
- Maciorowski G., Jankowiak Ł., Sparks T. H., Polakowski M., Tryjanowski P. 2021. Biodiversity hotspots at a small scale: the importance of eagles' nests to many other animals. *Ecology* **102**(1).
- McKinstry M., Karhu R., Anderson S. 1997. Use of active Beaver, *Castor canadensis*, lodges by Muskrats, *Ondatra zibethicus*, in Wyoming. *The Canadian Field-Naturalist* **111**: 310-311.
- Menzel M., Carter T., Ford W., Chapman B. 2001. Tree-roost Characteristics of Subadult and Female Adult Evening Bats (*Nycticeius humeralis*) in the Upper Coastal Plain of South Carolina. *The American Midland Naturalist* **145**(1): 112-119.

- Meredith M., Ridout M. S. 2018. Overview of the overlap package. R Project, 1–9.
- Mills L. S., Doak D. F. 1993. The Keystone-Species Concept in Ecology and Conservation. *BioScience* **43**(4), 219–224.
- Mori E., Mazza G., Pucci C., Senserini D., Campbell-Palmer R., Contaldo M., Viviano A. 2022. Temporal Activity Patterns of the Eurasian Beaver and Coexisting Species in a Mediterranean Ecosystem. *Animals* **12**(15):1961
- Mott C.L., Bloomquist C.K., Nielsen C.K. 2013. Within-lodge interactions between two ecosystem engineers, beavers (*Castor canadensis*) and muskrats (*Ondatra zibethicus*). *Behaviour*. **150**: 1325–1344.
- Nitecki C. (red.) 2013. Jezioro Druzno – Monografia Przyrodnicza. Wyd. Mantis, Olsztyn.
- Nolet B.A., Hoekstra A., Ottenheim M.M. 1994. Selective foraging on woody species by the beaver *Castor fiber*, and its impact on a riparian willow forest. *Biological Conservation* **70**: 117-128.
- Nummi P., Holopainen S. 2020. Restoring wetland biodiversity using research: Whole-community facilitation by beaver as framework. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* **30**: 1798– 1802.
- Nummi P., Liao W., Huet O., Scarpulla E., Sundell J. 2019. The beaver facilitates species richness and abundance of terrestrial and semi-aquatic mammals. *Global Ecology and Conservation* **847**: e00701.
- Paine R.T. 1966. Food web complexity and species diversity. *The American Naturalist* **100**(910): 65-75.
- Paine R.T. 1969. The Pisaster-Tegula Interaction: Prey Patches, Predator Food Preference, and Intertidal Community Structure. *Ecology* **50**(6): 950–961.
- Parsons A.W., Bland C., Forrester T., Baker-Whatton M.C., Schuttler S.G., McShea W.J., Costello R., Kays R. 2016. The ecological impact of humans and dogs on wildlife in protected areas in eastern North America. *Biological Conservation*. **203**: 75-88.

- Patterson B.D., Ramírez-Chaves H.E., Vilela J.F., Soares, A.E.R., Grewe, F. 2021. On the nomenclature of the American clade of weasels (Carnivora: Mustelidae). *Journal of Animal Diversity* **3**: 1–8.
- Perkins T.E., Wilson M.V. 2005. The impacts of *Phalaris arundinacea* (reed canarygrass) invasion on wetland plant richness in the Oregon Coast Range, USA depend on beavers. *Biological Conservation* **124**: 291-295.
- Piętka S., Misiukiewicz W. 2022. Impact of European Beaver (*Castor fiber* L.) on Vegetation Diversity in Protected Area River Valleys. *Conservation* **2**: 613-626.
- Põdra M., Gómez A., Palazón S. 2013. Do American mink kill European mink? Cautionary message for future recovery efforts. *European Journal of Wildlife Research* **59**: 431–440.
- Proulx G., McDonnell J., Gilbert F. 1987. Effect of water level fluctuations on muskrat, *Ondatra zibethicus*, predation by mink, *Mustela vison*. *The Canadian Field-Naturalist* **101**: 89–92.
- Pustkowiak S., Kwieciński Z., Lenda M., Żmihorski M., Rosin Z. M., Tryjanowski P., Skórka P. 2021. Small things are important: the value of singular point elements for birds in agricultural landscapes. *Biological Review* **96**: 1386-1403.
- R Core Team. 2021. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>
- Raffel, T., Smith, N., Cortright, C., Gatz, J., 2009. Central Place Foraging by Beavers (*Castor canadensis*) in a Complex Lake Habitat. *American Midland Naturalist* **162**: 62-73.
- Razik I., Sagot M. 2020. Vertebrate species richness at littoral beaver lodges in a temperate artificial pond. *Journal of Fish and Wildlife Management* **11**(2).
- Ridout M. S., Linkie M. 2009. Estimating overlap of daily activity patterns from camera trap data. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics* **14**(3), 322– 337.

- Rolauffs P., Hering D., Lohse S. 2001. Composition, invertebrate community and productivity of a beaver dam in comparison to other stream habitat types. *Hydrobiologia* **459**: 201-212.
- Rosell F., Bozser O., Collen P., Parker, H. 2005. Ecological impact of beavers *Castor fiber* and *Castor canadensis* and their ability to modify ecosystems. *Mammal Review* **35**: 248–276.
- Rosell F., Campbell-Palmer R. 2022. Beavers. Ecology, behaviour, conservation and management. Oxford University Press, Oxford.
- Rowcliffe M., Rowcliffe M. M. 2016. Package ‘activity’. Animal activity statistics R Package Version 1.3.
- Russell K.R., Moorman C.E., Edwards J.K., Metts B.S., Guynn D.C. 1999. Amphibian and Reptile Communities Associated with Beaver (*Castor canadensis*) Ponds and Unimpounded Streams in the Piedmont of South Carolina. *Journal of Freshwater Ecology* **14**: 149-158.
- Ruys T., Lorvelec O., Marre A., Bernez I. 2011. River management and habitat characteristics of three sympatric aquatic rodents: Common muskrat, coypu and European beaver. *European Journal of Wildlife Research* **57**: 851-864
- Salgado I. 2018. Is the raccoon (*Procyon lotor*) out of control in Europe? *Biodiversity and Conservation* **27**: 2243–2256.
- Samas A., Ulevičius A. 2015. Eurasian Beaver Building Activity Favours Small Mammals Common for the Forest. *Baltic Forestry* **21**: 244-252.
- Schertler A., Rabitsch W., Moser D., Wessely J., Essl F. 2020. The potential current distribution of the coypu (*Myocastor coypus*) in Europe and climate change induced shifts in the near future. *NeoBiota* **58**: 129-160.
- Schlosser J. 1995. Dispersal, boundary processes, and trophic-level interactions in streams adjacent to beaver ponds. *Ecology* **76**(3): 908-925.
- Schmidt K., Kuijper D. P. J. 2015. A “death trap” in the landscape of fear. *Mammal Research* **60**: 275–284.
- Sidorovich V. E., Jędrzejewska B., Jędrzejewski W. 1996. Winter distribution and abundance of mustelids and beavers in the river valleys of Białowieża Primeval Forest. *Acta Theriologica* **41**(2): 155-170.

- Sidorovich V., Macdonald D. 2001. Density dynamics and changes in habitat use by the European mink and other native mustelids in connection with the American mink expansion in Belarus. *Netherlands Journal of Zoology* **51**(1): 107-126.
- Stringer A.P., Gaywood, M. J. 2016. The impacts of beavers *Castor* spp. on biodiversity and the ecological basis for their reintroduction to Scotland, UK. *Mammal Review* **46**(4): 270-283.
- Trouwborst A., McCormack P.C., Martínez Camacho E. 2020. Domestic cats and their impacts on biodiversity: A blind spot in the application of nature conservation law. *People and Nature* **2**(1): 235-250.
- Ulevičius A., Balčiauskas, L. 2002. Changes in the territory use by semi-aquatic mammals in some of rivers in Lithuania. *Acta Zoologica Lituanica* **12**(2): 151-158.
- Viljugrein H., Chr O., Chr N., Boyce M. S. 2001. Spatio-temporal patterns of mink and muskrat in Canada during a quarter century. *Journal of Animal Ecology* **70**(4): 671-682.
- Viviano A., Mazza G., Di Lorenzo T., Mori E. 2022. Housed in a lodge: occurrence of animal species within Eurasian beaver constructions in Central Italy. *European Journal of Wildlife Research*. **68**: 75.
- Walton Z., Samelius G., Odden M., Willebrand T. 2017. Variation in home range size of red foxes *Vulpes vulpes* along a gradient of productivity and human landscape alteration. *PLOS One* **12**: e0175291.
- Washko S., Willby N., Law A. 2022. How beavers affect riverine aquatic macroinvertebrates: a review. *PeerJ*. 10:e13180.
- Westbrook C.J., Cooper D.J., Baker B.W. 2006. Beaver dams and overbank floods influence groundwater–surface water interactions of a Rocky Mountain riparian area. *Water Resources Research* **42**: W06404.
- Wierzbowska I.A., Olko J., Hędrzak M., Crooks K.R. 2012. Free-ranging domestic cats reduce the effective protected area of a Polish national park. *Mammalian Biology* **77**(3): 204-210.
- Wikar Z., Ciechanowski M. 2023. Beaver dams and fallen trees as ecological corridors allowing movements of mammals across water barriers—a

- case study with the application of novel substrate for tracking tunnels. *Animals*. 13, 1302.960.
- Willby N., Law A., Levanoni O., Foster G., Ecke F. 2018. Rewilding wetlands: beaver as agents of within-habitat heterogeneity and the responses of contrasting biota. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* **373**: 20170444.
- Whyte H. D., Lusk C. H. 2019. Woody debris in treefall gaps shelters palatable plant species from deer browsing, in an old-growth temperate forest. *Forest Ecology and Management* **448**: 198-207.
- Woodroffe G. L., Lawton J. H., Davidson W. L. 1990. The impact of feral mink *Mustela vison* on water voles *Arvicola terrestris* in the North Yorkshire Moors National Park. *Biological Conservation* **51**(1): 49-62.
- Zalewski A., Jedrzejewski W., Jedrzejewska B. 2004. Mobility and home range use by pine martens (*Martes martes*) in a Polish primeval forest. *Ecoscience* **11**: 113-122.
- Zalewski A., Brzeziński M. 2014. Norzka amerykańska. Biologia gatunku inwazyjnego. Instytut Biologii Ssaków Polskiej Akademii Nauk, Białawieża.
- Zschille J., Stier N., Roth M. 2009. Gender differences in activity patterns of American mink *Neovison vison* in Germany. *European Journal of Wildlife Research* **56**: 187–194.
- Zwolicki A., Pudełko E., Moskal K., Świdzka J., Saath S., Weydmann A. 2018. The importance of spatial scale in habitat selection by European beaver. *Ecography* **42**(1): 187-200.

Aneks 1. Zachowania ssaków (bez bobra) zarejestrowane na żeremiach. 1 – bieganie; 2 – chodzenie; 3 - chodzenie po żeremiu; 4 – defekacja; 5 - interakcje międzygatunkowe; 6 – interakcje wewnątrzgatunkowe; 7 – nasłuchiwanie; 8 – obserwacja; 9 – odpoczynek; 10 – picie; 11 – pielęgnacja; 12 – polowanie; 13 – wejście/wpłynięcie do żeremi; 14 – węszenie; 15 – opuszczenie żeremi; 16 – zbieranie materiału roślinnego; 17 – znakowanie; 18 – żerowanie; 19 – zabawa.

	Aag	Afl/sy	Apsp	Cca	Cel	Cgl	Llu	Mer	Mfo	Mma	Mme	Mmi	Mpu	Masp	micr	Micsp.	Nfo	Npr	Nvi	Ozi	Plo	Rno	Ssc	Sori	Vvu
1	1	25	1	-	-	57	1	-	3	1	-	-	2	1	6	-	1	-	51	-	-	2	1	-	18
2	-	6	-	38	-	27	3	-	2	5	4	2	-	-	1	-	1	5	47	3	3	1	2	2	4-
3	44	7-	4	2-	5	166	6	1	2	7	3	2	8	-	23	1-	12	4	163	1-	-	9	14	5	166
4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	2	4	-	-	-	-	2
5	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1-	1-	-	-	-	-	-
6	-	5	-	7	-	7	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	2	3	-	-	11	-	1-
7	-	-	-	2-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3
8	2	21	-	41	-	24	-	-	2	2	2	-	1	-	2	-	-	-	43	12	-	-	-	-	89
9	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	21
10	-	2	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1	-	-	1
11	1	3	-	3	-	4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2-	3	-	-	-	-	38
12	-	-	-	-	-	-	2	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	2
13	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4	33	-	-	-	-	-
14	7	29	-	34	-	46	3	-	2	9	5	2	1	-	3	-	2	2	54	4	2	8	4	-	84
15	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-	-	1	-
16	-	-	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	15	-	-	-	-	-
17	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	3	4	-	-	-	-	13
18	3	8	-	33	3	12	-	-	-	-	-	-	1	-	1	-	-	-	4	6	-	1	23	-	5
19	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4	-	-	-

3. Tamy bobrowe i powalone drzewa jako korytarze ekologiczne umożliwiające przemieszczanie się ssaków przez bariery wodne – studium przypadku z wykorzystaniem nowego medium do tropołapek

Beaver dams and fallen trees as ecological corridors allowing movements of mammals across water barriers - a case study with the application of novel substrate for tracking tunnels

Zuzanna Wikar, Mateusz Ciechanowski

Department of Vertebrate Ecology and Zoology, University of Gdansk,
Wita Stwosza 59, 80-308 Gdansk, Poland.

Corresponding author: zuzanna.wikar@gmail.com

Published in: *Animals* 2023, 13, 1302. <https://doi.org/10.3390/ani13081302>

Simple Summary: To cross barriers in their habitats, animals often use specific corridors, and some of them may be created by other species, such as beavers (*Castor canadensis* and *Castor fiber*). Their dams on rivers may act as bridges for land mammals, but their importance is largely unknown. We investigated the function of beaver dams using tracking tunnels with kinetic sand to collect animal tracks. We assessed its suitability for this purpose since it has never been used as a tracking medium before. We placed those tunnels on dams, fallen trees (logs), and floating rafts and found that kinetic sand perfectly preserved the tracks of small carnivores, allowing easy identification, whereas shrews and rodents smaller than rats could only be detected but not recognised. The highest activity of mammals was observed on dams, as they may provide shelter, which allows safe travel and even residence. A slightly higher diversity was found on logs due to the visits of carnivores, which prefer leaving their scats in exposed places as markings.

Our results reveal another function of the beaver as a creator of habitats for other animals and provide a novel tool for monitoring mammal activity.

Abstract: Physical obstacles within animal habitats create barriers to individual movements. To cross those barriers, specific corridors are used, some of them created by keystone species such as Eurasian beavers (*Castor fiber*). Their dams on rivers may also increase habitat connectivity for terrestrial mammals, but the significance of that function has never been quantified. To investigate this, we placed tracking tunnels on beaver dams, fallen trees, and—as a control—on floating rafts. Additionally, we tested kinetic sand as a novel substrate for collecting tracks and found the paws of small mustelids precisely imprinted in that medium, allowing easy identification. However, we needed to lump all shrews and rodents smaller than water voles (*Arvicola amphibius*) into one category as they can only be detected but not identified. The highest mammalian activity was observed on dams, as they may provide shelter, offering protection from predators during a river crossing or permanent residence, and even the opportunity to hunt invertebrates. Slightly higher diversity was found on logs because of a higher proportion of mustelids, which select exposed locations for scent marking. Our results increase our body of knowledge about the beaver as an ecosystem engineer and provide a novel tool for the monitoring of mammal activity.

Keywords: *Castor fiber*; ecosystem engineer; keystone species; habitat connectivity; new method

1. Introduction

Home ranges of highly mobile terrestrial animals are rarely used evenly by their respective individuals, which usually aggregate their presence and activity in specific habitat patches that provide crucial resources [1]. The level of that space use heterogeneity, however, relates directly to habitat heterogeneity, which affects home range size and reveals significant

interspecific variation [2]. Movements among those preferred patches are often optimised to reduce energy expenditure. However, in landscapes with more complex topographies, it does not always mean that they follow the shortest distances [3]. As in such landscapes, many physical obstacles to animal movements may occur; corridors that allow crossing these barriers often act as another group of structures where the relative level of an individual's activity is disproportionately high compared to the total share of those structures in the whole area of the home range [4,5]. Some of these corridors might develop as a result of geomorphological or hydrological processes, e.g., fords on rivers [6], narrow sections of rivers with low discharge [7], or mountain passes [8], whereas others are created by moving individuals themselves, such as the paths of large ungulates in dense forest undergrowth [9]. The latter case may also exemplify a situation in which a moving animal acts as a keystone species/ecosystem engineer that increases landscape connectivity by either removing physical obstacles or building structures that allow the other animals to cross the barrier. Ecosystem engineers are ubiquitous in terrestrial and wetland habitats around the world [10], yet documentation of their function as providers of movement corridors for other species is surprisingly scarce [11].

The Eurasian beaver *Castor fiber* is a keystone species that has a disproportionate effect on the functioning and structure of ecosystems. It is one of the few species, apart from humans, capable of significantly transforming them, both in terms of geomorphology and hydrology [12]. The impact of the beaver, primarily in the form of slowing down the flow of water and creating ponds that enrich habitats, covers many groups of organisms— plants [13], lissamphibians [14], birds [15], but also other mammals [16,17]. The specific feature of beaver activity is the building of relatively large structures, i.e., lodges and dams, that may act as both nexuses and corridors for the movements of other mammals. That applies especially to semiaquatic species, such as the muskrat *Ondatra zibethicus* or the American mink *Neogale vison* [18], which can use lodges as permanent shelters [19,20]. Research conducted in Belarus has shown that the European

mink *Mustela lutreola* is strongly associated with beavers and uses both lodges and beaver ponds. The occurrence of the American mink is also related to that of beavers, and in addition to the use of lodges as shelters, minks also hunt in lodges and tunnels dug by beavers [21]. The activity and species richness of small mammals from the orders of rodents (Rodentia) and shrews (Soricidae: Soricomorpha) is higher in lodges than in habitats without beavers, which proves that these are important facilities for these animals [22].

Contrary to lodges, there is a lack of published research on the importance of beaver dams for other animals, especially data on the species composition and frequency of the use of these structures by other mammals. Earlier work has focused on the role of beaver ponds and beaver-transformed habitats, not on the importance of dams as a structure. During live trapping, small mammals were often caught on the dams themselves and in the immediate vicinity near them [23]. The only work describing the use of beaver dams as bridges by mammals is based on an extremely small sample (two dams), and the lack of control points excluded testing the hypotheses about the selection of dams as places to cross watercourses [24]. As beaver dams usually cross water courses perpendicularly, one might expect that they act as corridors, allowing terrestrial animals to cross aquatic barriers without the necessity to swim; however, this function is yet to be quantified. Small forest rivers are also abundant in tree logs connecting two banks, both as a result of beaver foraging and other natural factors (e.g., windbreaks), providing an opportunity to test if beaver dams really improve habitat connectivity for other species. No study, however, has quantified the use of both logs connecting stream banks and beaver dams by other mammals at the same sites.

Tracking is one of the widespread methods applied to monitor space use by terrestrial mammals. If the conditions of a site or season do not provide any natural substrate that allows imprinting any tracks (snow, mud, sand), special tracking tunnels, pads, plates, or rafts are installed in the field, usually containing sooted metal sheets [25], acetate sheets with a graphite,

alcohol, and oil coating [26], ink and paper [27], or wet clay [28]. Such devices are frequently used to monitor the use of wildlife crossings under motorways [29] and might thus also be applied to quantify animal movements across natural barriers. Despite the development of trail cameras in recent years, followed by a significant increase in the number of studies based on that technology [30], tracking pads still provide a cheap and environmentally friendly alternative for some research goals when detailed information about individual behaviour is not necessary. Trail cameras, which are several orders of magnitude more expensive, may cause significant financial losses in the budget of any research project if they are stolen from the field on a larger scale. Additionally, they become burdensome e-waste when they stop functioning or get damaged. In contrast, tracking pads and tunnels do not suffer from these drawbacks, making them a more sustainable solution. Due to its specific physical properties, kinetic sand seems to be a promising medium for use in tracking tunnels. However, no study has ever applied it, nor is it considered in available guidelines for the monitoring of mammals.

This research aims to determine the role of beaver dams and tree logs as corridors that allow other species of mammals to cross watercourses, with an emphasis on small carnivores, rodents, and shrews. We hypothesised that the use of beaver dams and the species richness of mammals using them are higher than in the case of fallen tree logs. Additionally, we tested the suitability of kinetic sand as a substrate in tracking tunnels.

2. Materials and Methods

2.1. Study Area

We conducted the study in the Pomeranian Lakeland and the Baltic Sea Coast, Northern Poland. The area comprises mostly young, postglacial landscapes, and the land cover is dominated by a mosaic of arable land and meadows (~50%), forests, mostly managed and composed predominantly of Scotch pine (*Pinus sylvestris*), beech (*Fagus sylvatica*), and pedunculate oak (*Quercus robur*) (~36%), and human settlements (~6%). A dense network

of lakes and small rivers covers ~5% of the region. Three small rivers were chosen as study sites (Figure 1):

1. Swelinia River near the city of Sopot. Its entire drainage system is located in the urban or suburban setting (Tricity agglomeration), but only short sections, adjacent to densely built-up districts, are subject to hydromodification. It is a rapid stream of sub-montane characteristics with numerous meanders and cascades. Its banks are covered mostly by alder-ash riparian forest *Fraxino-Alnetum*, dominated by black alder *Alnus glutinosa*; the stand composition is enriched by several species growing in abandoned allotments, especially fruit trees.

2. Source section of the Trzebiocha River near the city of Kościerzyna, between lakes Księżę and Osuszyno. In contrast to the previous site, this one is located in a rural woodland setting. The riverbed is straight, and the current is slow. The banks are covered by managed forest, dominated by Scotch pine (*Pinus sylvestris*) with an admixture of spruce (*Picea abies*) and birch (*Betula pendula*), but the stands are subjected to more flooding due to beaver dams, which represent alder carr (*Sphagno squarrosi-Alnetum*).

3. Górzynka River near Podole Wielkie village, also in a rural and woodland setting. The river is also rapid and has sub-montane characteristics, but its bed is much broader than that of the Swelinia River. Steep valley slopes almost reach the river in many spots; they are covered either by oak-hornbeam forest *Stellario-Carpinetum*, dominated by hornbeam *Carpinus betulus* and beech *Fagus sylvatica*, or young, dense spruce plantations. In places with extensive flooding because of beavers or narrow riverine terraces, patches of the alder-ash riparian forest also occur

2.2. Experimental Design

To investigate the importance of beaver dams as communication routes for smaller semiaquatic and terrestrial mammals compared to the importance of tree logs, we used tracking tunnels with kinetic sand as a medium to collect the tracks of animals crossing the watercourse. Each tray was 45 × 35 cm, and we used 1 kg of kinetic sand per tunnel, resulting in a layer with

an approximate thickness of 1 cm. To protect the kinetic sand from Animals 2023, 13, 1302 4 of 15 rain, we used PVC sheets, formed into arches, and fixed them to the trays. The peak of an arch was approximately 20 cm high, and it limited the size of the animals crossing the tray, which protected the tracks of the smaller mammals from being trampled by larger animals (Figure 2). Control points were floating rafts made from wooden pallets with tracking tunnels fixed in the centre. Tracking tunnels at the dams and tree logs were placed only in cases of full connectivity between riverbanks, and we therefore only selected the active dams without breaches or water flowing over the edge and trees that were over the water along its entire width. We used 8 tracking tunnels on dams, 11 on trees, and 12 on rafts (Table 1).

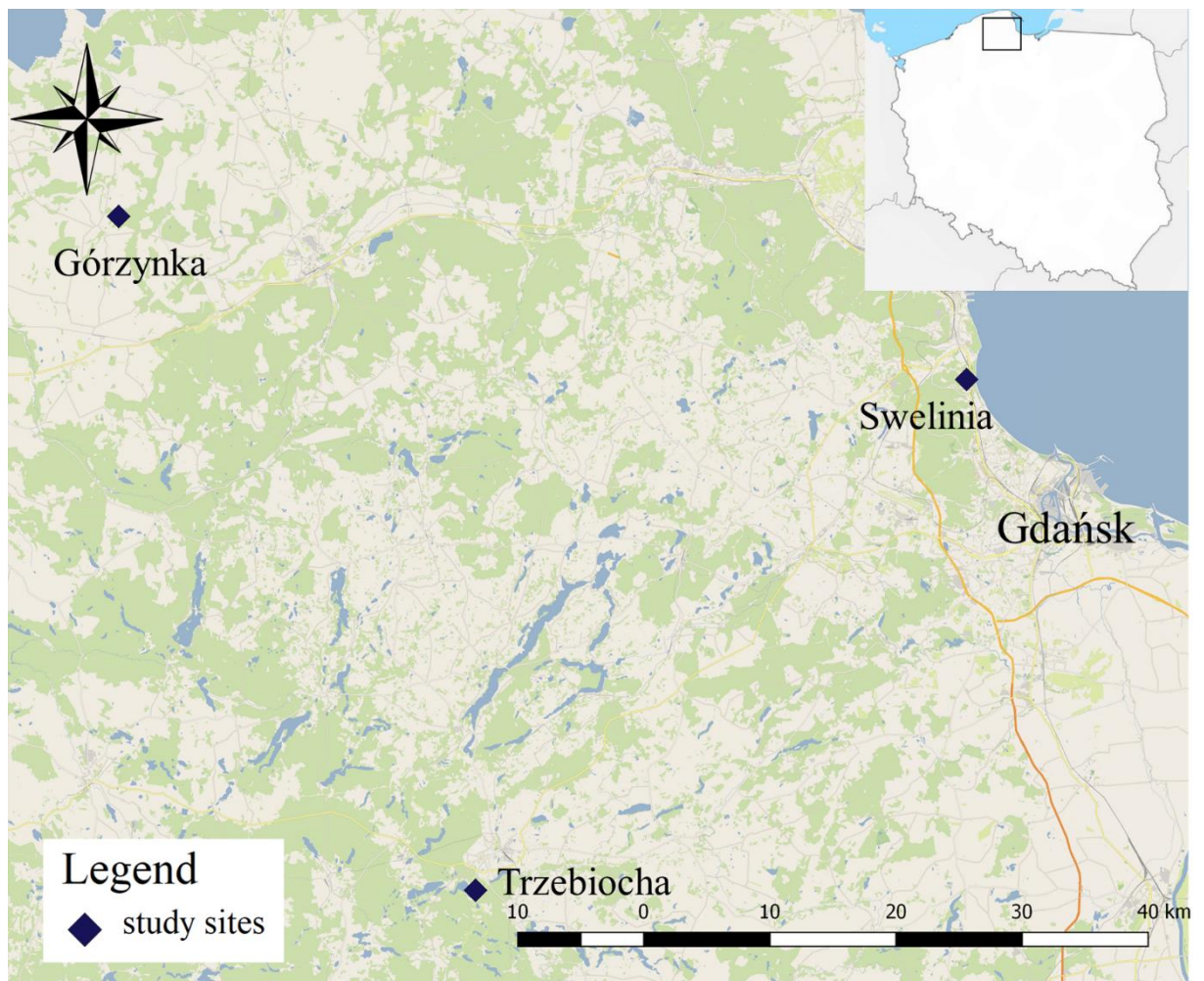


Figure 1. Locations of the study sites at three small streams modified by Eurasian beavers (source of background map: Open Street Map).

Table 1. Research effort and timing for the three sites. D – dam; L – log; R – raft.

Site	Number of track tunnels [D/L/R]	Date of installation	Date of removal	Number of inspections
Trzebiocha	8 [1/4/3]	08.08.2020	20.12.2020	2
Swelinia	13 [3/4/6]	19.09.2020	11.12.2020	3
Górzynka	10 [4/3/3]	25.09.2020	22.12.2020	2



Figure 2. Track tunnel fixed to the tree log that is connecting the banks of the stream.

2.3. Analysis

Animal tracks left in kinetic sand were identified to the lowest possible taxon using identification keys [31–33]. All tracks were counted because it was impossible to separate individual tracks, and due to the occurrence of single tracks, activity was measured by the number of all paw prints. Due to the significant loss of tracking tunnels and consequent reduction in sample size, we merged the data from all three sites. By multiplying the length of the

exposure and the number of tunnels in the given categories (dams, logs, and rafts), we obtained the number of trap days, which was used to calculate the average number of tracks.

We compared the species diversity on the dams and trees by calculating the Shannon-Wiener coefficient and tested the difference between the coefficients using Hutcheson's t-test. The second method of assessing the diversity of mammals visiting tracking tunnels was to plot rarity curves for the number of individuals and the number of controls in the PAST 4.07b programme [34].

We compared the use of dams, logs, and rafts using the chi-square frequency test. The null hypothesis assumed no differences between the obtained and expected number of tracks in each category. We calculated the latter by multiplying the total number of tracks of all taxa in all categories by the proportion of the number of trap days on dams, trees, and controls (rafts). This procedure was necessary due to the different numbers of tunnels in individual categories and the different lengths of the exhibition. First, we tested the differences in the numbers of tracks obtained between the categories of tracks without any adjustments. However, all examined trees turned out to be narrower than the tunnels, and all dams were wider. It can therefore be assumed that only tunnels mounted on logs captured all small mammals crossing them, whereas the dams left space for animals to bypass the tracking tunnel. Thus, we decided to also test the difference between the use of dams and tree logs by mammals after adjusting for the number of tracks. For this purpose, we established a formula to estimate the number of tracks on dams:

$$\text{adjusted number of tracks} = \frac{\text{dam width}}{\text{track tunnel width}} \times \text{raw number of tracks}$$

We re-adjusted the dam scores with the raw log and raft scores, computed new expected track numbers for all categories, and tested the null hypothesis a second time.

3. Results

Among the 31 tracking tunnels installed in the study sites, we obtained data from 18 of them, including 10 on tree logs, 4 on dams, and 4 on rafts; the remaining ones were lost. Two tunnels on the dams had been removed by humans, and two had been completely blocked by beavers by covering them with new construction material. Tracking tunnels on rafts had been sunk, probably by beavers, but at least two had been destroyed by humans. The only tracking tunnels at the tree log, from which data could not be retrieved, were flooded. The total exposure of individual categories of the tunnel was as follows: 1017 trap days on trees, 404 trap days on dams, and 180 trap days on rafts.

We identified the activity of at least five species of mammals. Among them, at least three of them represented the order Carnivora (European polecat *Mustela putorius* or American mink—Figure 3; the stoat *Mustela erminea*—Figures 3 and 4); one larger rodent (water vole *Arvicola amphibius*—Figures 3 and 5; in one case, similar tracks could also belong to the brown rat *Rattus norvegicus*); however, most of them were small rodents, or Soricomorphs, which could not be identified and were therefore classified into the collective category of small mammals, micromammalia (Figure 4).

In total, we assigned the tracks to six categories, of which six (at least five species) were found on logs, five (also at least five species) on dams, and only one (only micromammalia) at control points designated by floating rafts (Table S1). We observed a significant difference in species composition between dams and trees (chi square = 21.91; $p = 0.0002$). Taking into account the proportions among individual taxa, logs were more willingly used by larger mustelids—polecats/minks and stoats—and dams by rodents and shrews. Most tracks were recorded on logs, more than half less on dams, and the least on rafts (Figure 6). The highest average number of tracks was found on dams (0.73 tracks/trap day), followed by logs (0.62 tracks/trap day), and rafts (0.12 tracks/trap day).

The value of the Shannon–Wiener diversity index for trees was 1.57, whereas, for dams, it was 1.27. The difference in diversity was highly significant ($t = 3.34$, $df = 501.72$, $p = 0.0009$). Rarefaction curve analysis showed that the species diversity of mammals was slightly higher in trees than in dams, indicating that with the currently available accuracy of species determination, the list of mammal taxa using logs and dams was almost complete—they reached a plateau already with 75–100 tracks with the value of $S \approx 5$ species found by us (Figure 7). Therefore, one should not expect a particular increase in species richness along with a further increase in the sample.

There were significant differences in the activities of mammals among all categories of tracking tunnels (chi square = 61.66; $p < 0.0001$). In the case of results not adjusted for the width of dams, the actual number of tracks recorded on trees and dams was higher than expected, whereas it was lower on rafts (Figure 8). However, despite the greater number of tracks in trees, we found no significant difference between activity in trees and dams (chi square = 2.53; $p = 0.11$). We showed significant differences by comparing dams and rafts (chi square = 59.94; $p < 0.0001$) and trees and rafts (chi square = 53.54; $p < 0.0001$).

When we accounted for the width of dams and adjusted the results, the differences among all categories were still highly significant (chi square = 433.54; $p < 0.0001$). However, it turned out that the activity on the dams was significantly higher than that on the trees (chi square = 302.45; $p < 0.0001$). The actual activity on the dams was also higher than expected, whereas that on the trees was lower than expected; activity on the rafts was still lower than expected (Figure 8).

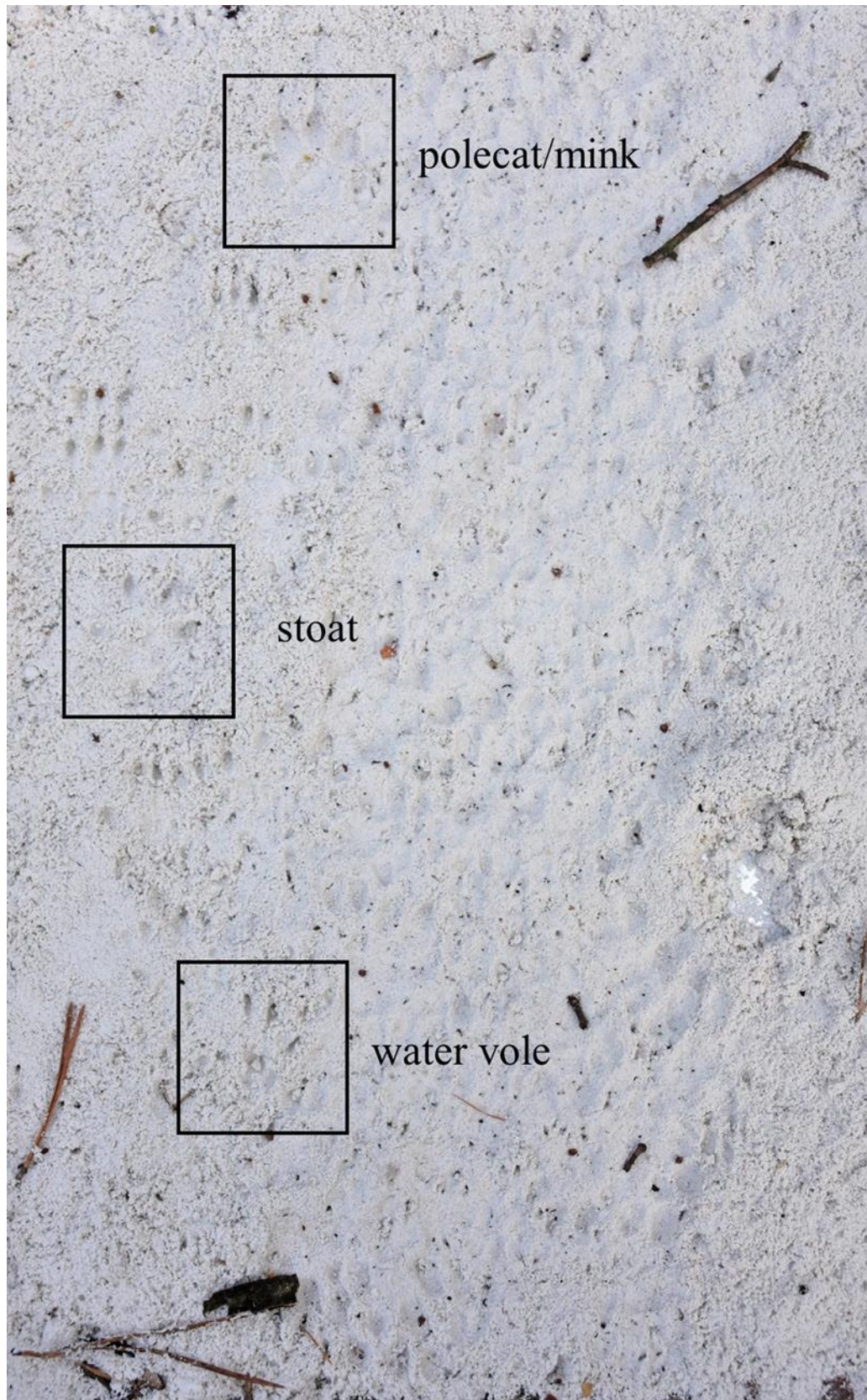


Figure 3. Example of a kinetic sand surface retrieved from a tracking tunnel. Three examples of single mammal tracks are indicated; 5 × 5-cm squares are given for comparison.

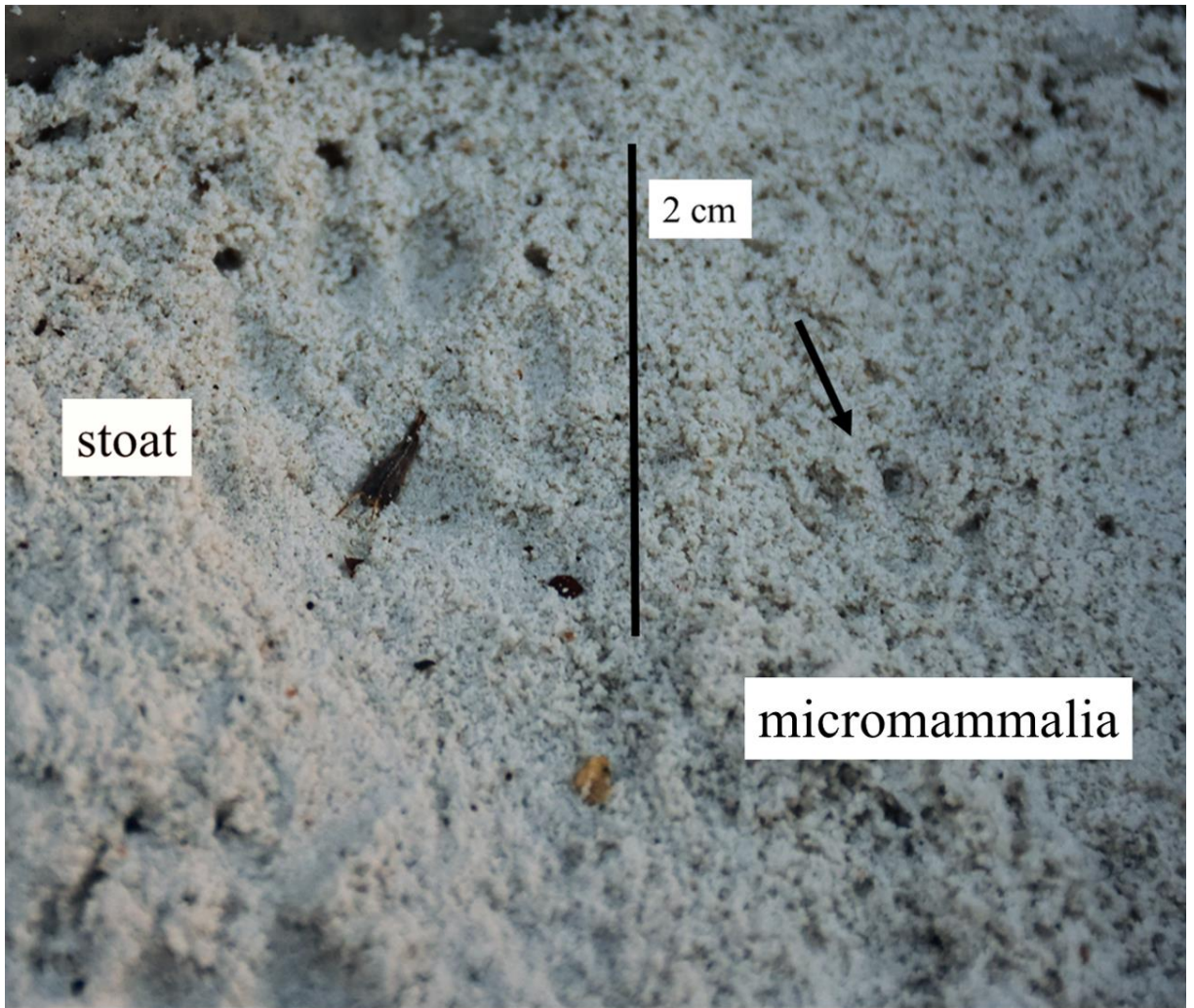


Figure 4. Single track of a stoat compared to that of an unidentified small rodent or shrew, classified into the collective category of micromammalia (arrow indicates claw imprints).



Figure 5. Single track of a water vole imprinted in kinetic sand.

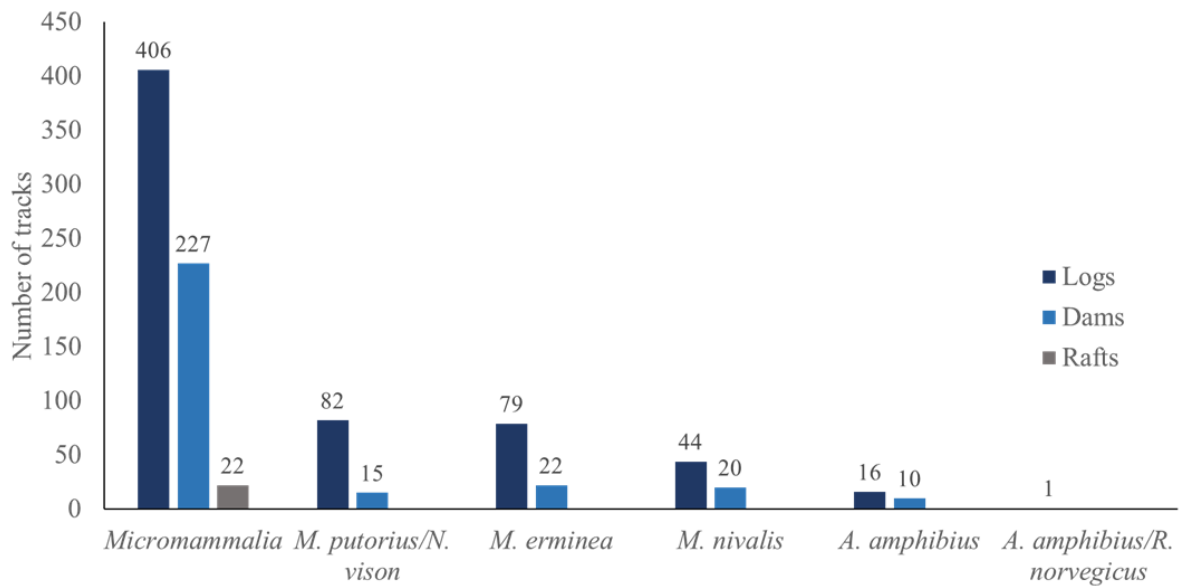


Figure 6. Unadjusted activity of particular mammalian taxa recorded in each category of tracking tunnel location - comparison of taxonomic composition (all sites and points combined).

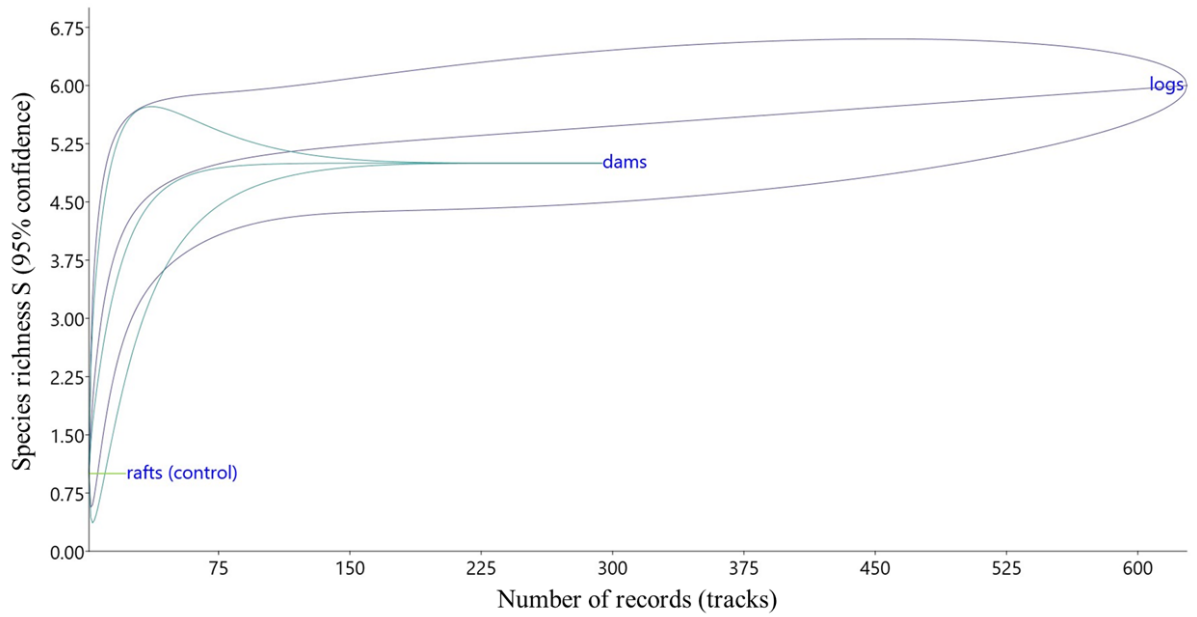


Figure 7. Individual rarefaction curves representing species richness (number of taxa) in particular categories of the tracking tunnels in all sites combined.

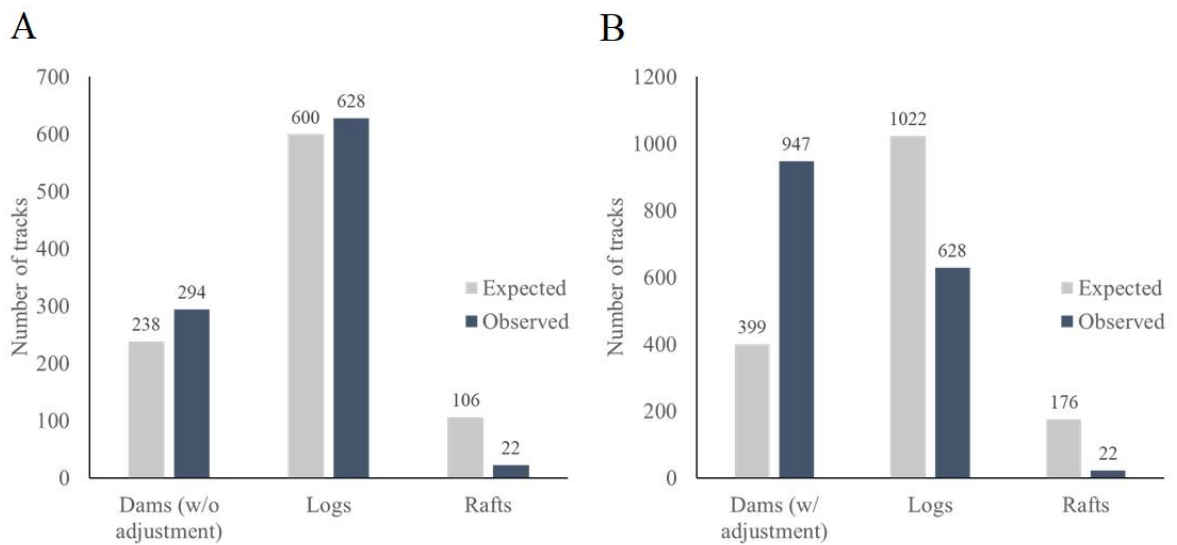


Figure 8. Comparison of mammalian activity among three categories of tracking tunnel locations (all taxa, points and sites combined): A) without adjustments (raw track counts) and B) adjusted for the breadth of movement corridors available for animals travelling across the riverbed. The width of each dam was divided by the width of the trap (35 cm), and each obtained quotient was used as an individual coefficient by which the raw number of tracks on a particular dam was multiplied. Counts from logs and rafts remained raw.

4. Discussion

4.1. Method Limitations

An important part of the study was to test the suitability of kinetic sand as a medium for collecting tracks, which had not been used for that purpose before. The kinetic sand worked very well, even after several months of exposure; it did not dry out, maintained properties similar to those of wet sand, and did not lose its ability to maintain the imprinted shape, both in the case of tracks from larger animals as well as those that were very small and light. The disadvantage of kinetic sand turned out to be the initial compaction of the top layer, which disappears with prolonged pressure, i.e., the slower the animal passes, the better its tracks are imprinted. For mammals the size of a water vole and larger, this is not a major factor because they are heavy enough that even with short contact of the paws with the sand, they leave tracks. However, smaller taxa—*Apodemus* mice, *Microtus* voles, water shrews of the genus *Neomys*, and especially the smallest of Polish mammals—*Sorex* shrews and the harvest mouse *Micromys minutus* [35]—running very fast on kinetic sand may not leave any tracks at all. Due to this and the high similarity of the hind paw prints of smaller rodents to the fore and hind paw prints of shrews [31–33], we recorded very few tracks that are clear enough to allow identification of lower taxa, even within a family; we, therefore, created a collective category for all small mammals (micromammalia). The use of ink allows for more accurate tracks, but we stand by our opinion that under the extremely humid conditions of beaver sites, with the constant risk of flooding, kinetic sand is a more suitable tool. It did not absorb moisture from the environment, whereas plastic canopies proved to be sufficient protection against rain. If water got into the tray, the sand absorbed it, which affected its consistency and properties in these places, but only a larger amount of water was able to blur the tracks, making the sand too thin to fulfil its function.

Due to the high risk of flooding and the high activity of beavers, tunnels on dams and rafts showed the lowest performance. Beavers were particularly eager to cover tracking tunnels with wood debris and mud when they were placed closer to the centre of the dam. This might be a side effect of usual restoration works conducted by beavers, especially during periods of draughts and low water tables [36], but we cannot exclude that they target novel objects left in their territory as a threat or other kind of disturbance. This indicates that it is safer to place the tracking tunnels close to the shore, where they do not disturb beavers that much. They should also be inspected more frequently. Despite the problems mentioned above, we believe that the test of the method can be considered successful. It allows researchers to collect large amounts of data with a relatively low financial input (compared to trail cameras), it is not highly invasive for either habitat, environment, or the studied animals, and the kinetic sand can be used many times. Due to the height of the tracking tunnels (20 cm), it was, however, impossible to record mammals with a body size comparable to that of a marten (*Martes* spp.) or larger, such as otters, badgers, and canids.

4.2. Functions of Beaver Dams and Tree Logs for Mammals

The obtained results indicate that both beaver dams and tree logs are intensively used by small rodents and/or soricomorphs, as well as small and medium-sized mustelids. Mammal activity on dams, taking into account their width, was higher than that on trees, which partially confirms the research hypothesis. However, the species richness of mammals using tree logs was greater, mainly because of the observed differences in the use of both types of crossings. The dams were more likely to be used by rodents and shrews, probably because of the shelter they provided during crossing the watercourse. The construction of the dams allows small animals to hide between the branches forming the dam, whereas, on tree logs, they are completely exposed and vulnerable to mammalian and avian predators. Small rodents and soricomorphs may, however, use the higher dams not only as corridors for movements between both banks of a stream but also

as transitional or permanent residences. This may represent a phenomenon similar to the frequent use of beaver lodges by small mammals [22], as the internal structures of both constructions are similar [36], providing comparable living conditions. Additionally, small mammals may forage among elements of the dam structure, searching for insects and other invertebrates, which are frequently eaten by both shrews and murid rodents [37–39]. Distinguishing among all those functions of dams was not possible in our study. It might be even harder to distinguish among them in the future, as no other available method used to record animal activity, such as trail cameras, reveals sufficient details to identify particular classes of behaviour in mammals of that body size.

Weasels, stoats, and polecats/minks (of which the latter pair have closely related tracks, making it difficult to reliably distinguish them based solely on that method, especially in habitats where both species may occur [31–33]) used both dams and trees. Our results show that mustelids were more willing to use trees, most likely because logs are attractive places for marking the territory by leaving faeces [40]. Elevated sites are usually selected for scent marking [41], whereas dams do not offer such opportunities as scats would become located at a lower height above the ground or water level, probably reducing the efficiency of scent dispersal. Still, mustelids do visit beaver dams regularly, presumably not only to cross water barriers but also to hunt the abundant small mammals using the same structure. Small rodents constitute the bulk of a weasel and stoat diet but are also regularly preyed upon by polecats and mink [42–45]. Some mustelid species, such as polecats, probably rely more on dams and tree logs to cross streams as they avoid entering the water when exploring banks, whereas others, such as the semiaquatic mink, enter the water and swim eagerly [43]. The only observations of the use of beaver dams by mammals published so far have not shown any watercourse crossing by small rodents with the help of these structures, whereas among mustelids, they revealed only the presence of badger, otter, and American mink, which casts doubt on the identification of species recorded by trail cameras [24]. We are not aware of any study

on the use of tree logs as bridges enabling the crossing of watercourses by mammals, which makes it impossible to compare our results with those of previous works. The use of tree logs by mustelids revealed in our study seems, however, to contrast with that observed in terrestrial forest habitats. In the Białowieża Primeval Forest, during winter, weasels walk only sporadically on the upper surface of fallen trees (4% of the track length), whereas the majority of tracks are noted under the logs (67%), where they hunt rodents. Similar results were obtained for polecats and American mink, but stoats chose to walk on and under fallen trees with similar frequency [43].

Water barriers are not completely impermeable for small terrestrial rodents and soricomorphs, leaving aside semiaquatic taxa such as water voles and water shrews. All those mammals do swim effectively [46,47] and can be trapped in aquatic habitats, e.g., in pitfalls placed on a floating frame of struts [48]. In Slovakia, yellow-necked mice, *Apodemus flavicollis*, were observed to cross rivers up to 35 m in width where no natural or artificial bridges were present, whereas single bank voles, *Clethrionomys glareolus*, and field voles, *Microtus agrestis*, crossed a 3 m wide stream. However, the studied water courses did limit small mammal mobility, thus acting at least as a filter, even if not as a complete barrier [49]. We also detected the presence of small mammals at points located on the surface of open water, confirming the suitability of tracking tunnels placed on rafts as control points in our study. Astonishingly, we did not detect any mustelids on rafts, although these are considered effective methods to detect the presence of the American mink [50].

Despite the small sample size, further reduced by the loss of some tracking tunnels, the obtained data clearly support our hypothesis that beaver dams are selected by mammals, compared to the fallen trees connecting the banks of small forest rivers and streams. It seems that dams increase habitat connectivity for small terrestrial rodents, soricomorphs, and mustelids. Those constructions appear to facilitate the crossing of water barriers that usually restrict the movements of micromammalia [49]. That function may be of high significance locally, as in one case, 24 dams were

found in a 1.3 km reach, whereas a density of 16 dams/km was revealed in another one [36]. On the other hand, in the case of the tiniest stream, beaver dams may only compensate for the loss of habitat connectivity caused by extensive flooding. As dams may also provide shelter and opportunity for foraging, in the final count, however, they significantly complement the improvement of habitat quality for small and medium-sized mammals in beaver-modified landscapes, already caused by the creation of wetland conditions [17,51,52]. Finally, the connective function of dams and fallen trees should not be treated as completely separate as, in many watersheds, beavers are responsible for a significant portion of logs crossing the river bed, probably equal to or higher than that caused by windbreaks or bank erosion.

5. Conclusions

Our study supplements the already large body of knowledge about the function of the Eurasian beaver as an ecosystem engineer. It provides a starting point for further studies on the mechanisms behind beaver impact on small mammal assemblages, an effect that has been astonishingly poorly studied. The results are also the first to quantify the use of tree logs as bridges across rivers by small and medium-sized mammals. Additionally, our study provides a useful modification of previously applied methods for collecting animal tracks in the field.

Supplementary Materials: The following supporting information can be downloaded at: <https://www.mdpi.com/article/10.3390/ani13081302/s1>, Table S1: Database of mammal records obtained from all tracking tunnels.

Author Contributions: Z.W. conceived the study, obtained the funding, conducted field work, had substantial input into the analysis, created most of the figures, and wrote the first draught of the text. M.C. conducted field work and had substantial input into the analysis as well as the draughts and

the final version of the article. All authors have read and agreed to the published version of the manuscript.

Funding: This study was funded by the University of Gdańsk through the internal grant programme Young Scientist 2021. Project number: 539-D050-B860-21-1M. Professional proofreading was funded by the Department of Vertebrate Ecology and Zoology. Subsidy number: 531-D050-D244-23-S0.

Institutional Review Board Statement: Ethical review and approval were waived for this study due to the non-invasive method of collecting data about animal behaviour and conducting field work in non-protected areas.

Informed Consent Statement: Not applicable.

Data Availability Statement: All data are provided in the supplementary material.

Acknowledgments: We are cordially thankful to Michał Pawlik for help with the installation of the tracking tunnels on dams at Swelinia.

Conflicts of Interest: The authors declare no conflict of interest.

References

1. Kie, J.G.; Matthiopoulos, J.; Fieberg, J.; Powell, R.A.; Cagnacci, F.; Mitchell, M.S.; Gaillard, J.M.; Moorcroft, P.R. The home-range concept: Are traditional estimators still relevant with modern telemetry technology? *Philos. Trans. R. Soc. B* 2010, 365, 2221–2231.
2. Ofstad, E.G.; Herfindal, I.; Solberg, E.J.; Sæther, B.-E. Home ranges, habitat and body mass: Simple correlates of home range size in ungulates. *Proc. R. Soc. B* 2016, 283, 28320161234.

3. Shepard, E.L.C.; Wilson, R.P.; Rees, W.G.; Grundy, E.; Lambertucci, S.A.; Vosper, S.B. Energy landscapes shape animal movement ecology. *Am. Nat.* 2013, 182, 298–312.
4. Panzacchi, M.; Van Moorter, B.; Strand, O.; Saerens, M.; Kivimäki, I.; St Clair, C.C.; Herfindal, I.; Boitani, L. Predicting the continuum between corridors and barriers to animal movements using Step Selection Functions and Randomized Shortest Paths. *J. Anim. Ecol.* 2016, 85, 32–42.
5. Wittemyer, G.; Northrup, J.M.; Bastille-Rousseau, G. Behavioural valuation of landscapes using movement data. *Philos. Trans. R. Soc. B* 2019, 374, 20180046.
6. Frauendorf, T.; Subalusky, A.; Dutton, C.; Hamilton, S.; Masese, F.; Rosi, E.; Singer, G.; Post, D. Animal legacies lost and found in river ecosystems. *Environ. Res. Lett.* 2021, 16, 115011.
7. Thomas, J.P.; Larter, N.C.; Jung, T.S. Enabling safe passage: Predicting river crossing hotspots for a threatened boreal ungulate susceptible to drowning. *J. Mammal.* 2022, 103, 932–944.
8. Seidensticker, J.C.; Hornocker, M.G.; Wiles, W.V.; Messick, J.P. Mountain lion social organization in the Idaho Primitive area. *Wildl. Monogr.* 1973, 35, 3–60.
9. Vanleeuwe, H.; Gautier-Hion, A. Forest elephant paths and movements at the Odzala National Park, Congo: The role of clearings and Marantaceae forests. *Afr. J. Ecol.* 1998, 36, 174–182.
10. Coggan, N.V.; Hayward, M.W.; Gibb, H. A global database and “state of the field” review of research into ecosystem engineering by land animals. *J. Anim. Ecol.* 2018, 87, 974–994.
11. Mosepele, K.; Moyle, P.; Merron, G.; Purkey, D.; Mosepele, B. Fish, Floods, and Ecosystem Engineers: Aquatic Conservation in the Okavango Delta, Botswana. *Bioscience* 2009, 59, 53–64.
12. Janiszewski, P.; Hanzal, V.; Misiukiewicz, W. The Eurasian Beaver (*Castor fiber*) as a Keystone Species—A Literature Review. *Balt. For.* 2014, 20, 277–286.

13. Law, A.; Levanoni, O.; Foster, G.; Ecke, F.; Willby, N. Are beavers a solution to the freshwater biodiversity crisis? *Divers. Distrib.* 2019, 25, 1763–1772.
14. Dalbeck, L.; Lüscher, B.; Ohlhoff, D. Beaver ponds as habitat of amphibian communities in a central European highland. *Amphib-Reptilia* 2007, 28, 493–501.
15. Grover, A.; Baldassarre, G. Bird species richness within beaver ponds in south-central New York. *Wetlands* 1995, 15, 108–118.
16. Ciechanowski, M.; Kubic, W.; Rynkiewicz, A.; Zwolicki, A. Reintroduction of beavers *Castor fiber* may improve habitat quality for vespertilionid bats foraging in small river valleys. *Eur. J. Wildl. Res.* 2010, 57, 737–747.
17. Nummi, P.; Liao, W.; Huet, O.; Scarpulla, E.; Sundell, J. The beaver facilitates species richness and abundance of terrestrial and semi-aquatic mammals. *Glob. Ecol. Conserv.* 2019, 20, e00701.
18. Patterson, B.D.; Ramírez-Chaves, H.E.; Vilela, J.F.; Soares, A.E.R.; Grewe, F. On the nomenclature of the American clade of weasels (Carnivora: Mustelidae). *J. Anim. Divers.* 2021, 3, 1–8.
19. Rosell, F.; Bozser, O.; Collen, P.; Parker, H. Ecological impact of beavers *Castor fiber* and *Castor canadensis* and their ability to modify ecosystems. *Mamm. Rev.* 2005, 35, 248–276.
20. Mott, C.; Bloomquist, C.; Nielsen, C. Within-lodge interactions between two ecosystem engineers, beavers (*Castor canadensis*) and muskrats (*Ondatra zibethicus*). *Behaviour* 2013, 150, 1325–1344.
21. Sidorovich, V.; MacDonald, D. Density dynamics and changes in habitat use by the European mink and other native mustelids in connection with the American mink expansion in Belarus. *Neth. J. Zool.* 2001, 51, 107–126.
22. Ulevičius, A.; Janulaitis, M. Abundance and species diversity of small mammals on beaver lodges. *Ekologija* 2007, 53, 38–43.
23. Wikar, Z.; Ciechanowski, M.; Zwolicki, A. Beaver Dams Increase Abundance and Diversity of Semiaquatic and Terrestrial Small

Mammals; Department of Vertebrate Ecology and Zoology, University of Gdańsk: Gdańsk, Poland, 2023.

24. Czajkowska, J.; Janiszewski, P. Mammalian activity in the vicinities of beaver dams in the fall-winter season. *J. Wildl. Biodivers.* 2021, 5, 8–14.
25. Zielinski, W.J.; Truex, R.L. Distinguishing Tracks of Marten and Fisher at Track-Plate Stations. *J. Wildl. Manag.* 1995, 59, 571–579.
26. Connors, M.J.; Schaubert, E.M.; Forbes, A.; Jones, C.G.; Goodwin, B.J.; Ostfeld, R.S. Use of track plates to quantify predation risk at small spatial scales. *J. Mammal.* 2005, 86, 991–996.
27. Palma, A.; Gurgel-Gonçalves, R. Morphometric identification of small mammal footprints from ink tracking tunnels in the Brazilian Cerrado. *Rev. Bras. Zool.* 2007, 24, 333–343.
28. Brzeziński, M.; Ignatiuk, P.; Żmihorski, M.; Zalewski, A. An invasive predator affects habitat use by native prey: American mink and water vole co-existence in riparian habitats. *J. Zool.* 2017, 304, 109–116.
29. Ford, A.T.; Clevenger, A.P.; Bennet, A. Comparison of Methods of Monitoring Wildlife Crossing-Structures on Highways. *J. Wildl. Manag.* 2010, 73, 1213–1222.
30. Delisle, Z.J.; Flaherty, E.A.; Nobbe, M.R.; Wzientek, C.M.; Swihart, R.K. Next-Generation Camera Trapping: Systematic Review of Historic Trends Suggests Keys to Expanded Research Applications in Ecology and Conservation. *Front. Ecol. Evol.* 2021, 9, 617996.
31. Romanowski, J. *Śladami Zwierząt*; Państwowe Wydawnictwo Rolnicze i Leśne: Warszawa, Poland, 1998.
32. Olsen, L.H. *Tracks and Signs of the Animals and Birds of Britain and Europe*; Princeton University Press: Princeton, UK, 2012.
33. Muir, G.; Morris, P. *How to Find and Identify Mammals*; The Mammal Society: Southampton, UK, 2013.
34. Hammer, Ø.; Harper, D.A.T.; Ryan, P.D. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. *Palaeontol. Electron.* 2001, 4, 9.

35. Pucek, Z. Keys to Vertebrates of Poland: Mammals; PWN: Warszawa, Poland, 1984; Volume 357.
36. Rosell, F.; Campbell-Palmer, R. Beavers: Ecology, Behaviour, Conservation and Management; Oxford University Press: Oxford, UK, 2022.
37. Watts, C.H.S. The Foods Eaten by Wood Mice (*Apodemus sylvaticus*) and Bank Voles (*Clethrionomys glareolus*) in Wytham Woods, Berkshire. *J. Anim. Ecol.* 1968, 37, 25–41.
38. Drózdź, D. Food habits and food supply of rodents in the beech forest. *Acta Theriol.* 1966, 11, 363–384.
39. Churchfield, S.; Rychlik, L. Diets and coexistence in *Neomys* and *Sorex* shrews in Białowieża forest, eastern Poland. *J. Zool.* 2006, 269, 381–390.
40. Hutchings, M.; White, P. Mustelid scent-marking in managed ecosystems: Implications for population management. *Mamm. Rev.* 2001, 30, 157–169.
41. Pulliainen, E. Scent-marking in the pine marten (*Martes martes*) in Finnish Forest Lapland in winter. *Z. Säugetierkd.* 1981, 47, 91–99.
42. Sidorovich, V. Mustelids in Belarus; Zolotny uley Publisher: Minsk, Belarus, 1997.
43. Jędrzejewska, B.; Jędrzejewski, W. Predation in Vertebrate Communities: The Białowieża Primeval Forest as a Case Study. *Ecol. Stud.* 1998, 135, 1–462.
44. McDonald, R.A.; Webbon, C.; Harris, S. The diet of stoats (*Mustela erminea*) and weasels (*Mustela nivalis*) in Great Britain. *J. Zool.* 2006, 252, 363–371.
45. Sainsbury, K.; Shore, R.; Schofield, H.; Croose, L.; Hantke, G.; Kitchener, A.; McDonald, R. Diets of European polecat *Mustela putorius* in Great Britain during fifty years of population recovery. *Mamm. Res.* 2020, 65, 181–190.

46. Schenk, F. Comparison of spatial learning in woodmice (*Apodemus sylvaticus*) and hooded rats (*Rattus norvegicus*). *J. Comp. Psychol.* 1987, 101, 150–158.
47. Stawski, C.; Koteja, P.; Sadowska, E.T.; Jefimow, M.; Wojciechowski, M.S. Selection for high activity-related aerobic metabolism does not alter the capacity of non-shivering thermogenesis in bank voles. *Comp. Biochem. Physiol. Part A Mol. Integr. Physiol.* 2015, 180, 51–56.
48. Aulak, W. Small mammal communities of the Białowieża National Park. *Acta Theriol.* 1970, 15, 465–515.
49. Bohdal, T.; Navrátil, J.; Sedláček, F. Small terrestrial mammals living along streams acting as natural landscape barriers. *Ekol. Bratisl.* 2016, 35, 191–204.
50. Reynolds, J.C.; Short, M.J.; Leigh, R.J. Development of population control strategies for mink *Mustela vison*, using floating rafts as monitors and trap sites. *Biol. Conserv.* 2004, 120, 533–543.
51. Suzuki, N.; McComb, B. Associations of small mammals and amphibians with beaver-occupied streams in the Oregon Coast Range. *Northwest Sci.* 2005, 78, 286–293.
52. Fedyń, I.; Przepióra, F.; Sobociński, W.; Wyka, J.; Ciach, M. Eurasian beaver—A semi-aquatic ecosystem engineer rearranges the assemblage of terrestrial mammals in winter. *Sci. Total Environ.* 2022, 831, 154919.

Disclaimer/Publisher’s Note: The statements, opinions and data contained in all publications are solely those of the individual author(s) and contributor(s) and not of MDPI and/or the editor(s). MDPI and/or the editor(s) disclaim responsibility for any injury to people or property resulting from any ideas, methods, instructions or products referred to in the content.

4. Pozytywna reakcja drobnych ssaków naziemnych i ziemnowodnych na piętrzenie cieków przez bobra

The positive response of small terrestrial and semi-aquatic mammals to beaver damming

¹Zuzanna Wikar, ¹Mateusz Ciechanowski, ¹Adrian Zwolicki

Department of Vertebrate Ecology and Zoology, University of Gdańsk, Wita Stwosza 59, 80-308 Gdańsk, Poland

ORCID numbers: Wikar 0000-0003-2747-3222; Ciechanowski 0000-0002-5390-7971; Zwolicki 0000-0003-2710-681X

E-mail of corresponding author: zuzanna.wikar@gmail.com

Manuscript after first reviews in *Science of the Total Environment*

Abstract

Ecosystem engineers, such as the Eurasian beaver, *Castor fiber*, transform habitats, thereby creating favourable conditions for other species and increasing biodiversity. Multiple studies have revealed that beaver ponds are valuable habitats for invertebrates and vertebrates, including other mammals, but the impact of watercourse damming on the fauna of small terrestrial rodents and shrews has not yet been documented. We aimed at testing the hypothesis that the presence of beaver dams and consequent flooding enriches the small mammal assemblage both quantitatively and qualitatively. We live-trapped small mammals at nine beaver-modified sites on 300 metre transects alongside dammed watercourses, starting from the dam through to the pond to the sections with unmodified lotic conditions. The abundance and species richness of trapped small mammals were highest near the dams and declined with distance. Additionally, five out of 12 trapped species significantly decreased their abundance with distance from the dam and none revealed the opposite trend. Four species were more abundant

on plots subjected to damming (especially *Sorex minutus* and *Micromys minutus*), while none were present solely on undammed plots. Among the semi-aquatic species, two water shrews benefited from beavers' activity in different ways. *Neomys milleri* occurred only in flooded sections, while *N. fodiens* preferred unmodified sections, but was the most numerous closer to the dams, following the already known patterns of competitive displacement observed in Central Europe. An important factor affecting small mammals, the herbaceous layer cover, appeared to be interdependent with damming. We provide the first unequivocal evidence that beaver dams facilitate the abundance and diversity of small mammals, presumably due to increased food abundance, availability of shelters and habitat connectivity. Beaver-created wetlands may act as potential refuges for the species most susceptible to the consequences of anthropogenic climate change, while revealing a critically low range-shift capacity.

Keywords

Castor fiber; Keystone species; Interspecific interactions; Whole-community facilitation; Ecosystem engineering

Highlights

- Impact of beaver ponds on small mammals has remained understudied
- Shrews and rodents at beaver-modified watercourses were studied by live-trapping
- Abundance and richness of small mammals were higher on dammed sections of streams
- Number of species and individuals decreased with distance from the dam

1. Introduction

Ecosystem engineers are organisms that are capable of modifying their environment to a ‘significant extent’ and therefore, directly or indirectly modulating the availability of resources to other species and affecting the distribution of those species (Jones et al., 1994). They appear to be widespread in all terrestrial biomes; up until now, at least 121 such organisms have been recognised and their impact results from burrowing, nest-building, herbivory, soil manipulation and leaf-structuring. The majority of the already recognised ecosystem engineers have been mammals (Coggan et al., 2018). Some of the ecosystem engineers can also be considered keystone species, i.e. organisms whose impact on other taxa is disproportionately high, compared to their abundance, density and share in the community (Paine, 1969). The North American *Castor canadensis* and Eurasian beaver *C. fiber* belong to the most prominent ecosystem engineers and keystone species at the higher latitudes of the Northern Hemisphere (Rosell et al., 2022). Their engineering function results partially from their herbivory focused on woody plants (Johnston and Naiman, 1990; Nolet et al., 1994; Levin and Meyer, 2019), but mostly from damming and consequent flooding, necessary to cover the entrances to dens and lodges (Rosell et al., 2022), which allows the classification of beavers as ‘nest-building’ engineers (Coggan et al., 2018). Although beavers inhabit various types of freshwater habitats, including lakes, ponds, estuaries, bogs, large and small rivers, streams, small seepages and ditches (Rosell et al., 2022), they build dams only on narrow and shallow water courses, where one may expect at least a minimum current (Hartman & Törnlov, 2006). Thus, depending on the geographic location, usually 10–53% of Eurasian beaver sites have active dams (Żurowski and Kasperczyk, 1986; Parker and Rønning, 2007; Rosell et al., 2022) and this is why, at least considering damming activities only, beavers should be classified as facultative ecosystem engineers if following the definition by Coggan et al. (2017). Despite that facultative nature, the function of these rodents as modifiers of landscape and hydrological systems is important on a continental or even global scale, as beaver ponds recently cover 952 600–

1 109 000 ha in the whole Northern Hemisphere, including 24 600–181 000 in the Palearctic (Thompson et al., 2020).

The engineering effects of damming by beavers extend to various ecosystem functions and several taxa, both aquatic and terrestrial ones, usually increasing their species richness, diversity and productivity (Rosell et al., 2022). As many of those effects result in substantial benefits for environmental and climate protection, biological conservation and local economies, both species of beavers are responsible for providing ecosystem services worth about 330 million US dollars annually in their native ranges (Thompson et al., 2020). Despite an impressive number of studies on the function of beavers as keystone species, reflected in an equally unparalleled number of review papers (Rosell et al., 2005; Janiszewski et al., 2014; Brazier et al., 2021; Larsen et al., 2021; Grudziński et al., 2022; Rosell et al., 2022), there are still significant, unexplored gaps in that body of knowledge. One of the groups of organisms that has evaded sufficient attention in research on ecosystem effects of beaver-created wetlands are small terrestrial mammals, despite their worldwide importance in trophic networks and soil processes (Hayward and Phillipson, 1979). Scarce, already available studies either failed to reveal any significant effect on abundance or lack proper statistical treatment and none revealed any significant effect on diversity. That applies even to the North American beaver, which, in general, seems to have much better scientific coverage for most aspects of its ecology (Rosell et al., 2022). Medin and Clary (1991) found a 2.7 greater biomass of rodents and shrews around beaver ponds than in adjacent riparian habitats of Idaho but differences in species richness and diversity were negligible and none of the effects were tested statistically. Suzuki and McComb (2005) claimed that combined capture rates for three species of microtine voles were higher at beaver-occupied than at unoccupied streams in Oregon but the difference was not significant. The abundance of the deer mouse, *Peromyscus maniculatus*, was significantly higher at beaver sites compared to controls in Montana, as was the contribution of aquatic-derived carbon in mice from the first group, revealed by stable isotope analysis (McCaffery and Eby, 2016).

Finally, Frey and Malaney (2009) found that beaver ponds contribute to persistence of the threatened New Mexico meadow jumping mouse, *Zapus hudsonius luteus*.

The state of knowledge about the effect of Eurasian beavers on small mammals is even less satisfying. Sundell et al. (2021) trapped small mammals over two years in ten beaver sites and ten control sites in Finland, finding no differences in abundance nor diversity. Results from the Russian Karelia appear inconsistent, with small mammal abundance being lower at one abandoned beaver site, compared to an adjacent control, while at the other site, the opposite effect was found but the differences were not tested statistically (Fyodorov and Yakimova, 2012). Orazi et al. (2022) compared abundance and diversity of various taxonomic groups not only between beaver ponds and non-beaver sections of streams but also between both of them and surrounding forests in Germany. Unfortunately, any material of small mammals in that study was obtained as bycatch in pitfall traps used to capture terrestrial invertebrates and was analysed together with amphibians and reptiles trapped in a similar manner, without producing any significant results. Two Lithuanian studies focused not on beaver-created wetlands but rather on beaver lodges. Ulevičius and Janulaitis (2007) captured nine species of small rodents and shrews visiting those constructions but did not compare them to any control sites. Samas and Ulevičius (2015) found a significantly higher abundance of small mammals at beaver lodges than in adjacent forests but the effect should rather be attributed to the provided shelters, not the flooding itself. The latter study is also the only one that reveals notably higher diversity indices at beaver constructions but, again, those differences were not statistically tested.

The aim of this study was to determine how damming of small water courses (rivers, streams and ditches) by Eurasian beavers affects assemblages of small terrestrial mammals, including rodents and shrews. We hypothesised that beaver damming enriches the small mammal assemblage quantitatively and qualitatively, leading to the following predictions: 1) abundance and species richness would decline with increasing

distance from a dam along the stream channel; 2) species richness would attain higher values in sections of the valley subjected to flooding by beavers (increased water table) than in those with unmodified hydrology.

2. Material and methods

2.1. Study area

We conducted the study at six wetland sites in the Pomeranian Lakeland and three at the Baltic Sea Coast, Northern Poland, all located approximately between meridians 17° 02' E and 18° 34' E, and between parallels 54° 39' N and 53° 39' N, at an altitude of 0.2–178.2 m a.s.l. (Fig. 1). The climate, according to the Köppen classification, is a humid continental one, with a warm summer subtype (*Dbf*). The mean annual temperature is 8.1–8.8 °C, with a mean temperature in January of –1.5–0.2 °C and a mean temperature in July of 17.5–18.0 °C. The mean annual precipitation is 571–746 mm, with 38–40 days of snow on average. The area comprises mostly young, postglacial landscape, while land cover is dominated by a mosaic of arable land and meadows (~50%), forests, mostly managed (~36%) and human settlements (~6%). A dense network of lakes and small rivers cover ~5% of the region.

Particular study sites differed in geomorphological, hydrological and geobotanical features. Beaver dams were built on small rivers and streams, either rapid and of sub-montane character or slow flowing, but also on drainage ditches with minimum current. Vegetation along the shores of water courses and beaver ponds consisted of alder-ash forest *Fraxino-Alnetum* (usually swampy), alder carrs *Ribeso nigri-Alnetum* and *Sphagno squarrosi-Alnetum* (usually flooded), often with a lush herbaceous layer, willow-alder shrublands, reed beds *Phragmitetum australis*, tall-herb fens, dominated by tussocks of large sedges *Carex* and wet meadows, either mowed or abandoned. Vegetation on valley slopes was dominated by either oak-hornbeam forests *Stellario-Carpinetum* and beech forests *Fagion sylvaticae*, usually with a scarce herbaceous layer, or pine forests *Leucobryo-Pinetum*,

with herbaceous stands consisting of prostrate shrubs, mosses and lichens. Both alder-ash and oak-hornbeam woodlands occurred along the sections of water courses unmodified by beavers but they were locally replaced by humid or dry, usually mowed, meadows. Tree stands varied in age and naturalness but most were managed and planted conifers formed a significant admixture even in some of the broadleaved forests. Most sites were located in rural areas, with only one at the edge of a large, urban agglomeration.

There were 1–3 dams at each site, 2.8–92.0 m long (median 7.2 m, N = 13) and 0.05–1.2 m high at the downstream face (median 0.6 m, N = 10). At most sites, beavers lived in burrows dug in steep banks, they built a bank lodge only in one site and a typical stick lodge in another one (if applying the classification of beaver dwellings used by Rosell et al., 2022). Most beaver sites were active and their dams maintained. Only one was abandoned and the water level in the pond, consequently, dropped. The fauna of small, non-volant mammals in the region consisted of 17 species, including five soricomorphs and 12 rodents (Pucek and Raczyński, 1981).

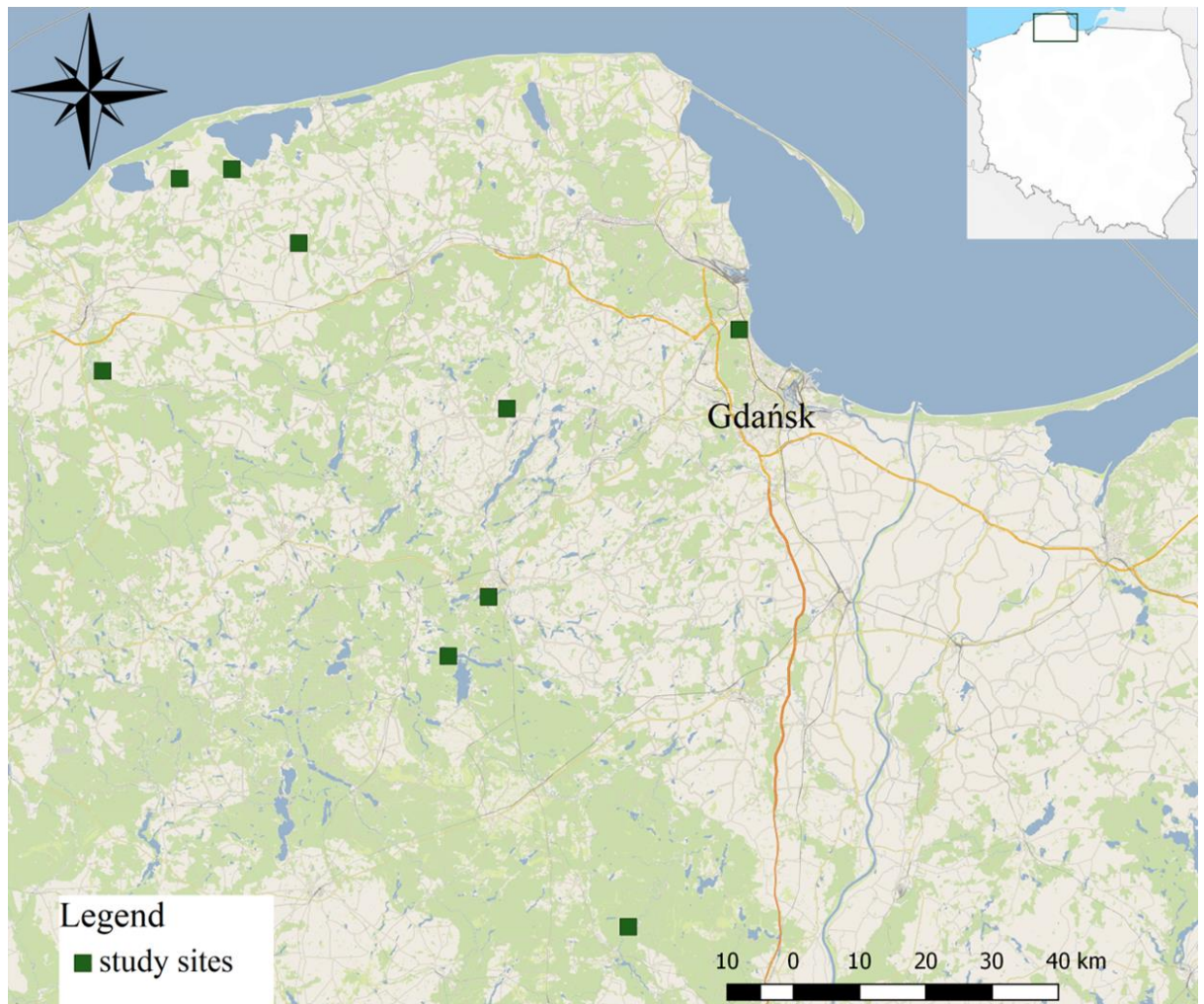


Figure 1. Locations of the study sites at nine small streams modified by Eurasian beavers (source of background map: Open Street Map).

2.2. Fieldwork

Data on the small mammals' distribution, activity and species richness were obtained by live-trapping in conical pitfall traps. Thirty traps were located on the transect alongside the watercourse starting next to a beaver dam, with 10 m distance between traps. We inspected the transect every two hours to minimise mortality of caught animals. Additionally, on the bottom of the traps, we put 2–3 cm thick plugs made of locally harvested reed or grass and two mealworm *Tenebrio molitor* larvae to further increase chances of survival of the trapped small mammals, especially shrews due to their fast metabolism and to reduce the chances of cannibalism among them and

predation towards other small mammals. Plugs were removed after trapping on every site and new ones were installed in the next locality. In addition to increasing survival, the plugs collected the urine of the caught animals and their replacement allowed us to avoid attracting mammals (Andrzejewski et al., 1997). Captured small mammals were identified (Pucek, 1984; Aulagnier et al., 2009) and released on the spot. Species, time of capture and, if possible, sex and age were noted.

We trapped for three nights on the first site and for two nights on the remaining eight study sites, beginning two hours before sunset and finishing two hours after sunrise. The trapping effort involved 90 trap-nights on the first site, 60 trap-hours on the rest and 570 trap-nights overall. During the day, the traps were secured.

Each trap was described with the following features: 1) distance from a beaver dam (m); 2) presence of damming (0 – water remaining in the riverbed, 1 – water level raised, water flooding beyond the stream bed or ditch); 3) the percentage cover of herbaceous layer (1 m x 1 m quadrat with trap in the middle); 4) surface moisture of the ground (dry – the absence of water on the surface, wet – ground at least partially covered with water or moisture on the surface); 5) tree presence (0 – no tree canopy over the trap, 1 – tree canopy over trap).

To analyse collected data, we split the traps into plots. A plot consisted of three to six traps described by the same parameters, ideally in sequence. If the trap deviated from the nearest points, it was assigned to the nearest plot with the most similar parameters.

2.3. Statistical analyses

Generalised linear mixed models (GLMMs), in which the location of the beaver site was regarded as a random factor, were used to assess the responses of: (i) the number of captures; and (ii) the number of species (S) of small mammals to beaver damming in relation to the distance from a beaver dam.

The distance-based redundancy analysis (dbRDA) was performed to demonstrate the relationship between the small mammal species' composition and the tested environmental variables. Vectors that defined response variables were created based on the Spearman rank correlation. To test the influence of selected variables on species composition, we used distance-based linear models (DistLM) with 999 permutations. As a variable selection procedure, we applied forward selection based on the adjusted R² value of the model. The Similarity Percentage (SIMPER) analysis was used to measure the contribution of abundances of particular species to the dissimilarity between 'damming' and 'no damming' groups of plots. To perform dbRDA, DistLM and SIMPER analyses, data were previously standardised by the sample and square-root transformed, after which the distance matrix was calculated based on the Bray Curtis dissimilarity scaled to 0–100%. To explore individual species' distribution across distance from a beaver dam we employed Generalised Additive Models (GAMs) with quasi-Poisson distribution and log link function.

Statistical methods were carried out using PRIMER 6.1.15 with the PERMANOVA 1.0.5 add-on (Clarke and Gorley, 2007) and the R 4.1.0 environment (R Core Team, 2021). The following R packages were used: 'Tidyverse' (Wickham et al., 2019) for data wrangling, 'lme4' (Bates, 2010) together with 'lmerTest' (Kuznetsova et al., 2017) for GLMM calculations, and 'ggeffects' (Lüdtke, 2018) for GLMMs' visualisation. GAMs models were calculated and graphically presented in CANOCO 5 (Šmilauer and Lepš, 2014).

3. Results

3.1. Beaver influence on small mammal abundance and species composition

The number of captured small mammals and the number of their species were significantly higher on plots subjected to damming, compared to non-functioning dams or sections of streams and ditches with an increased water table lacking (no damming). The damming factor explained a higher

fraction of variation compared to distance in both models. Moreover, in both groups, the highest values were found close to a dam and significantly decreased with the distance from a dam (Tab. 1, Fig. 2). Slopes of ‘damming’ and ‘no damming’ GLMMs’ regression were similar in both captures and species number models.

Table. 1. The results of GLMMs testing the influence of fixed factors (beavers damming and distance from a beaver dam) on the number of small mammals captured and on the number of small mammal species.

Model/Response	Factor	<i>SS</i>	<i>MS</i>	<i>F</i> value	<i>P</i> value
	Damming	18.4	18.4	18.4	0.0013
Number of captures	sqrt(Distance)	14.7	14.7	14.7	0.0001
	<i>Damming:sqrt(Distance)</i>	<i>0.2</i>	<i>0.2</i>	<i>0.2</i>	<i>0.6835</i>
	Damming	12.08	12.08	12.08	0.005
Number of species	sqrt(Distance)	4.03	4.03	4.03	0.045
	<i>Damming:sqrt(Distance)</i>	<i>0.36</i>	<i>0.36</i>	<i>0.36</i>	<i>0.547</i>

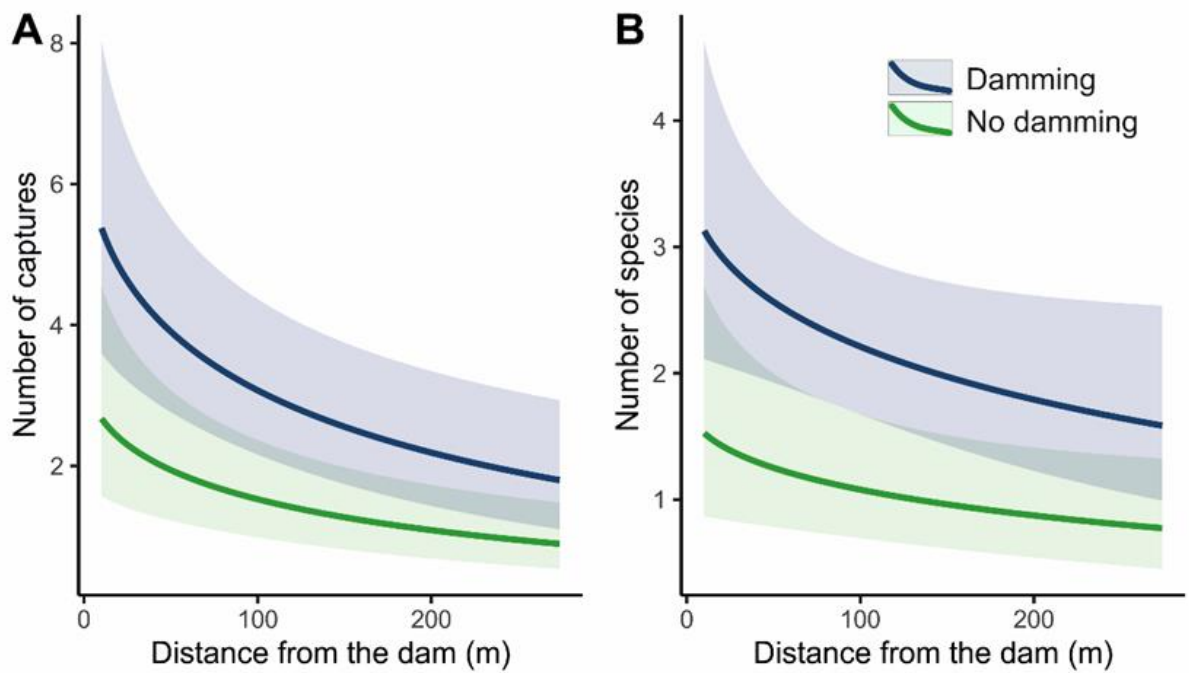


Figure 2. Generalised linear mixed models (GLMMs) plots with 95% confidence intervals (shaded area) of (A) the number of captured small mammals and (B) the number of small mammal species distributed over the distance from a beaver dam in the no damming (green) and damming (blue) factors.

The distance-based linear model revealed that the most important variable, explaining mammal species composition variation, was the percentage cover of herbaceous layer (8.1% of explained variation). Distance and damming factors were also significant and explained a similar fraction of variation, 5.9% and 5.2%, respectively. It is worth emphasising that the angle between the vectors of damming and % herbaceous layer was close to 90 degrees, which suggests that their influence on small mammals was interdependent. The remaining tree cover and ground variables had no influence on small mammals (Supplementary Table 1).

GAMs revealed that five small mammalian species, i.e. *Apodemus agrarius*, *Clethrionomys glareolus*, *Neomys fodiens*, *Micromys minutus* and *Apodemus flavicollis* were significantly related to distance from a beaver dam.

In all cases, the highest numbers of captured animals were found close to a beaver dam. However, the distance of this influence was unequal. The farthest influence, reaching up to 200 m, was observed in the case of *N. fodiens* and *A. flavicollis*, while *Apodemus agrarius* and *C. glareolus* were captured only in the immediate vicinity of a dam, up to about 60 and 100 m, respectively. The remaining seven species did not change their number significantly with distance, thus no positive effect of that parameter was revealed (Fig. 3).

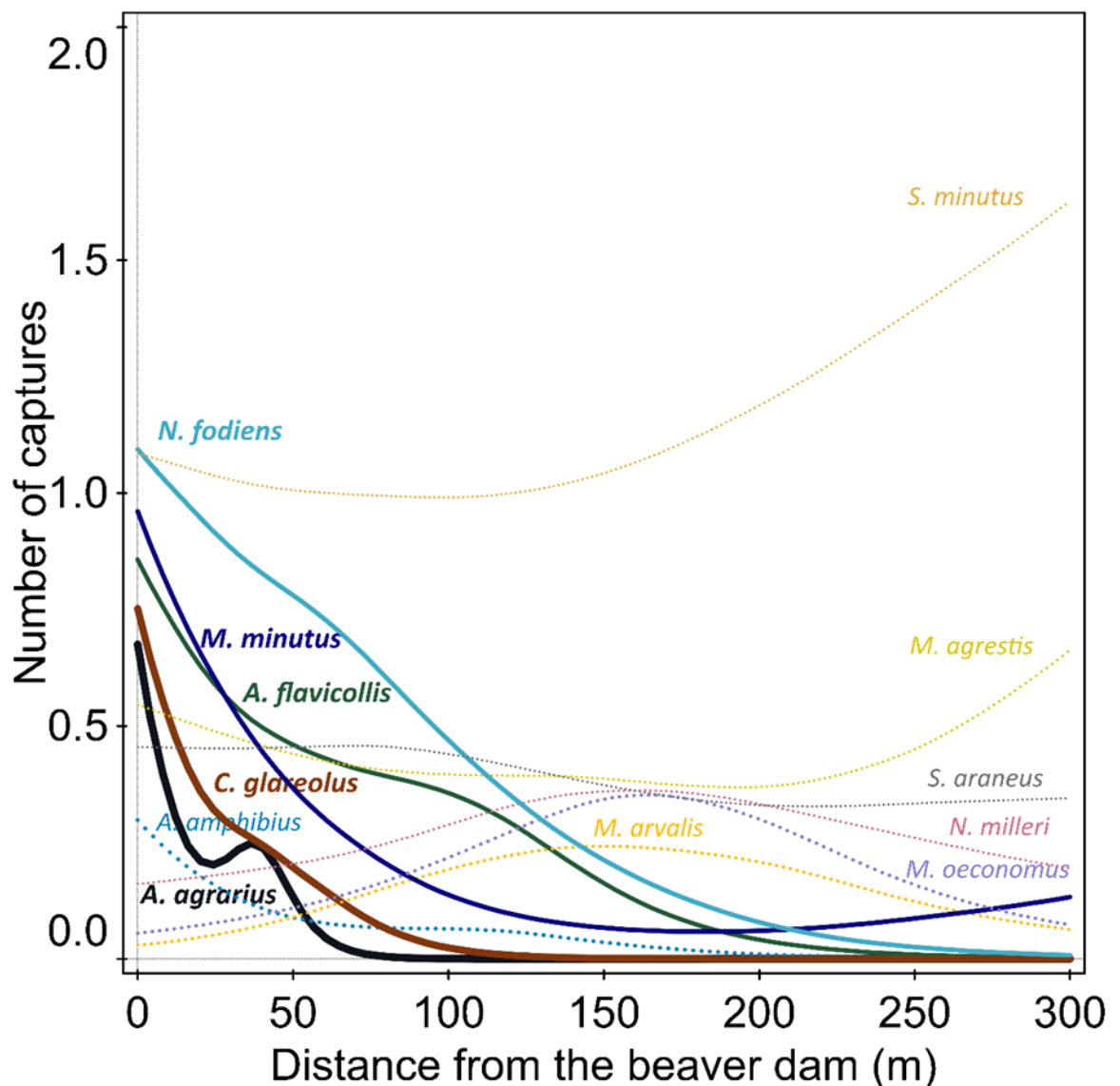


Figure 3. Generalised additive models (GAMs) response curves showing the number of captures of each small mammalian species distributed over the distance from a beaver dam. Line thickness indicates R² value of the model,

solid line – significant model, dotted line – non-significant model. Details of GAMs models are presented in the Supplementary Table 2.

3.2. *Species-specific responses of small mammals to beaver impact on riparian habitat*

The dbRDA space shows a clear separation of sample plots from damming and no damming groups, expressing substantial differences in species composition between these groups (Fig. 4). Based on the direction of response vectors, we found that *Sorex minutus*, *Neomys milleri* and *Arvicola amphibius* characterised habitats influenced by beaver damming, while *A. flavicollis*, *A. agrarius*, *C. glareolus* and *N. fodiens* avoided areas of active damming.

Differences in species composition between ‘damming’ and ‘no damming’ groups were quantified using the SIMPER analysis (Fig. 5, Supplementary Table 3). *S. minutus*, which was the most abundant species, demonstrated the greatest degree of dissimilarity between damming groups (17.1%). The second most differentiating was *A. flavicollis*, which dominated in the no damming group. Interesting differences were found within the *Neomys* genus, where *N. milleri* clearly preferred habitats with damming, while *N. fodiens* was slightly more often caught in habitats without damming. *A. agrarius* and *A. amphibius* had the lowest contribution in dissimilarity, 3.2% and 2.3%, respectively.

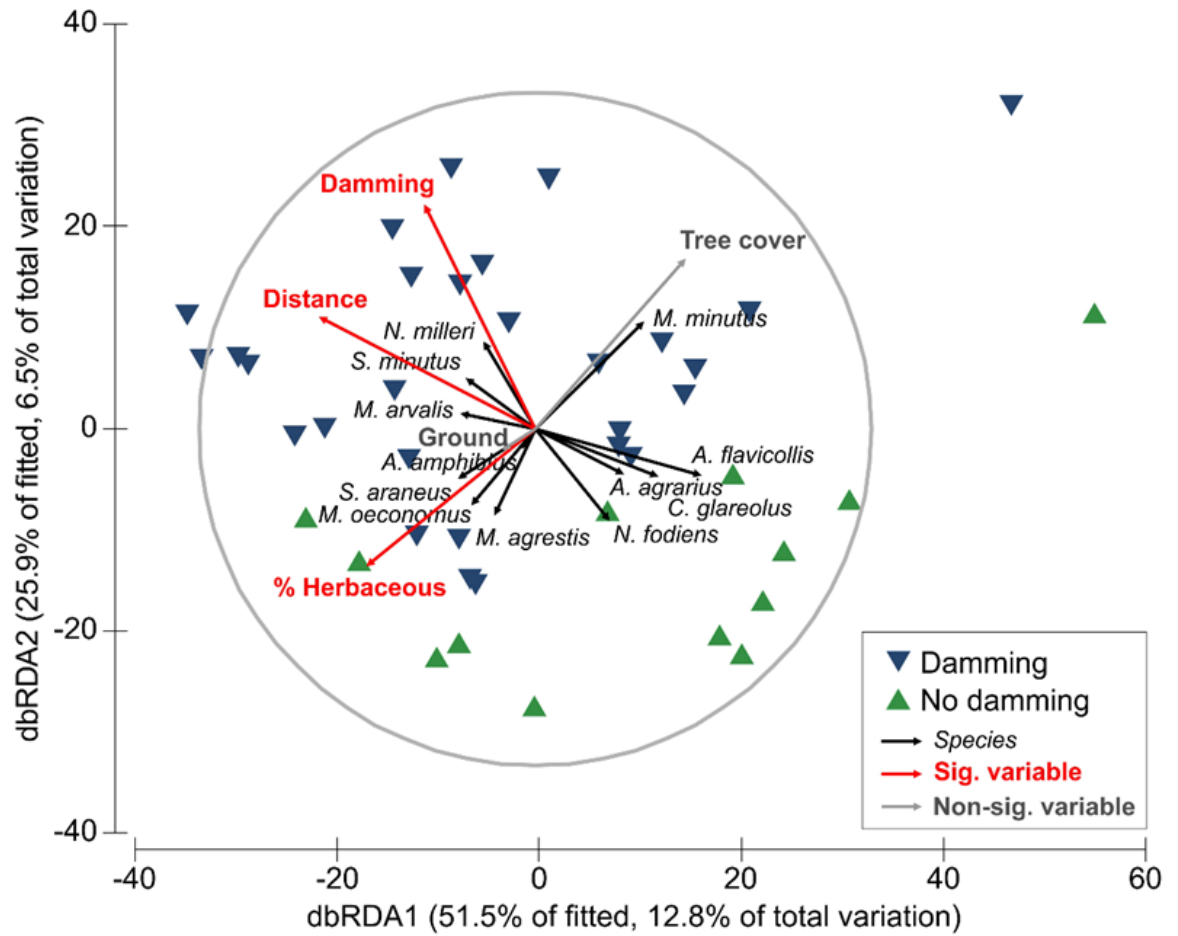


Figure 4. Distance-based redundancy plot (dbRDA) showing the relationship between small mammal species' composition and tested predictors.

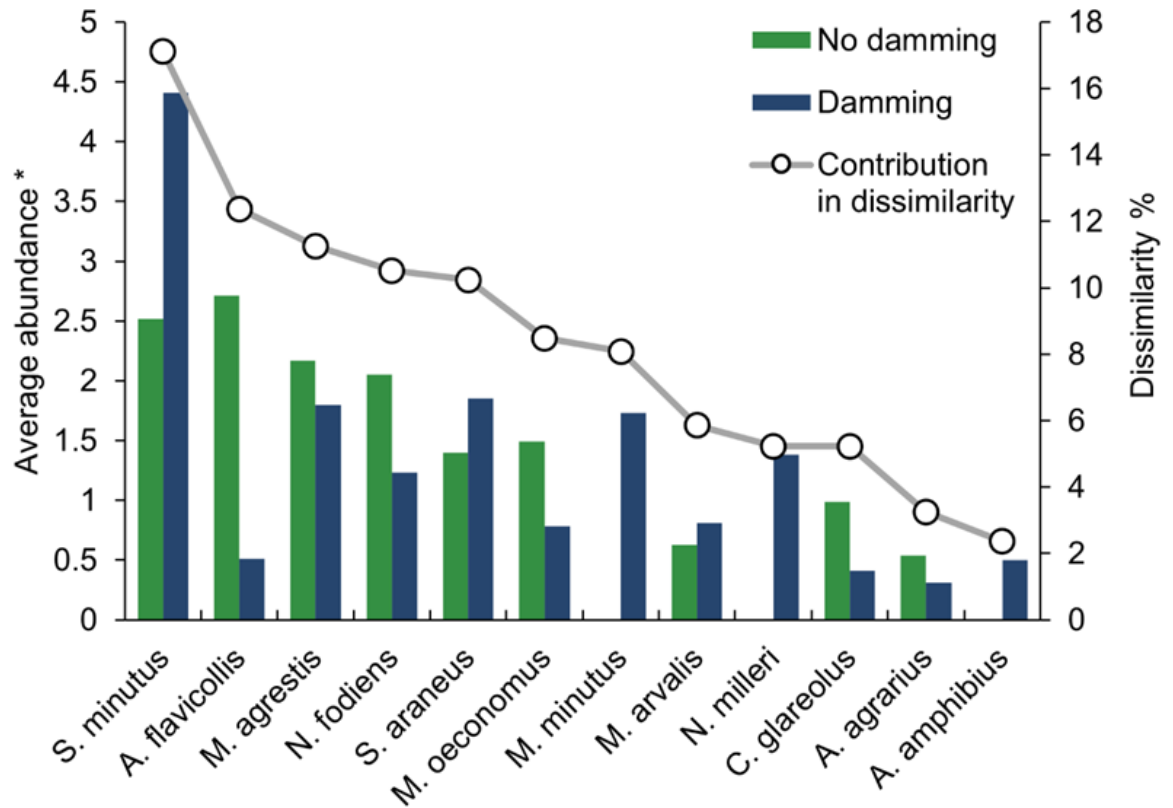


Figure 5. Analysis of similarity (SIMPER) between the damming and no damming. * values of abundance based on standardised (per sample) and transformed (sqrt) data.

3.3. Taxonomic composition of the sample

In total, we trapped 164 small mammals from 12 species: four shrews (n = 94) and eight rodents (n = 70) including five Cricetidae (n = 40) and three Muridae (n = 30). The most numerous species was *S. minutus*. Together with *Sorex araneus*, it was also caught in the largest number of sites. The least numerous species were *A. amphibius* and *A. agrarius*. *A. agrarius* were caught only in one study site. Four identified species (n = 42, 26%) are considered to be semi-aquatic – *N. fodiens*, *N. milleri*, *A. amphibius* and *Microtus oeconomus* (Tab. 2).

Table 2. Taxonomic classification, abundance, dominance and frequency of occurrence of small mammals captured at the studied sites (*semi-aquatic taxa).

Taxonomic group	Species	Number of captures	% of captures	Number of sites
Soricomorpha	Common shrew	17	10%	7
Soricidae	<i>Sorex araneus</i>			
	Eurasian pygmy shrew	46	28%	7
	<i>Sorex minutus</i>			
	Eurasian water shrew*	20	12%	6
	<i>Neomys fodiens</i>			
	Mediterranean water shrew*	11	7%	4
	<i>Neomys milleri</i>			
Rodentia	Bank vole	5	3%	3
Cricetidae	<i>Clethrionomys glareolus</i>			
	Common vole	6	4%	3

	<i>Microtus arvalis</i>			
	Short-tailed field vole	18	11%	6
	<i>Microtus agrestis</i>			
	Root vole*	8	5%	3
	<i>Microtus oeconomus</i>			
	Water vole*	3	2%	2
	<i>Arvicola amphibius</i>			
<hr/>				
Rodentia	Eurasian harvest mouse	11	7%	4
Muridae	<i>Micromys minutus</i>			
	Striped field mouse	3	2%	1
	<i>Apodemus agrarius</i>			
	Yellow-necked mouse	16	10%	4
	<i>Apodemus flavicollis</i>			
<hr/>				
Total	12	164	100%	9

4. Discussion

4.1. Factors behind the failure of previous attempts to document beaver-driven facilitation of small mammal assemblage

We provided the first unequivocal evidence that the Eurasian beaver dams and consequent flooding lead to an increase in abundance and diversity of small terrestrial rodents and shrews. We also revealed, for the first time within the range of the whole beaver genus, that the areas adjacent to beaver dams are hot-spots of small mammal diversity and abundance, with those parameters declining with distance from those constructions. Thus, we confirmed our hypothesis by obtaining results fitting into both predictions. Performing GLMM and GAM analyses validated 300 m long transects as the distance sufficient to test that hypothesis in the observed scale of beaver impact. Plots located at its ends, either upstream, above the beaver pond, or downstream, below the dam, usually acted as a control, with neither an elevated water table nor any other effect of beavers on surrounding habitats. The sampling design allowed overcoming even the strong variation among sites – in a very flat topography, the effect of damming extended far beyond the end of the transect, leaving it with no control; such a situation was sporadic however (one site only). One may wonder why the earlier studies, conducted in several geographical locations, could not reveal those effects. The potential reasons for that might be the different spatial scale at which the effect occurs, improper selection of control sites, use of too selective traps, preferred by taxa not affected by beavers and too small a sample size in terms of both sites and individuals.

The only European study focusing on the relationship between small mammal assemblages and beaver damming compared sites where beavers either created a pond or increased a water table in an already existing lake with natural ponds and lakes that remained unmodified by beavers (Sundell et al., 2021). Thus, the methodology of that study assumed two binary states, which precluded the detection of gradual variability with the starting point

of that gradient located at the beaver dam. Details about distance between control sites and the nearest beaver ponds were not available in the Finnish study, while one may expect that the difference was simply visible on a smaller spatial scale, probably within the home range of a single beaver family (as already revealed by McCaffery and Eby, 2016, but also our study). Both experimental sites and controls represented lenitic environments, thus Sundell et al. (2021) failed to pinpoint the crucial environmental change caused by beaver damming, i.e. a shift from lotic to lenitic conditions (Brazier et al., 2021; Rosell et al., 2022). As controls were not selected as random, it is quite possible that some other, presumably abiotic, phenomena reproduced the conditions present in the riparian fringe of the beaver pond.

Some of the scarce, already available studies on the subject revealed numerical differences but were not even feasible for statistical testing, leaving aside modelling and it is understandable that the authors did not attempt to undertake it. This would require either multiple beaver sites or drainages, treating single traps or parts of the trap-line as single data points (like in our study) or finally, trap mammals during many nights on two plots and treat those days as single data points as well. The latter approach would be, however, a typical example of pseudoreplication (Hurlbert, 1984). It seems that differences between individual sites sometimes outweigh the differences between broad classes of sites. This explains why, in one Russian site, Fyodorov and Yakimova (2012) found an abundance of small mammals about twice higher around an abandoned beaver pond than in a habitat unmodified by beavers, while in the other site, small mammal abundance dropped ten times. Moreover, in the second site, only two species (one rodent and one shrew) inhabited beaver pond shores, contrary to five species in beaver-free habitats. Even in the first site, the increase in abundance was not followed by an increase in species richness, as only one species (*S. araneus*) inhabited the beaver pond, while two species were trapped in unmodified patches. The revealed structure of small mammal assemblage was not an effect of undersampling, as trapping was conducted for five years in those sites, simply methodology precluded separation of beaver effect from

random effect of site. This is why the results of other studies with a similar approach should be treated with caution. An almost three-fold increase in relative density and biomass of small mammals around a beaver pond, compared to adjacent habitat, was revealed in Idaho, based on a quite impressive sample (2400 trap-nights and 203 individuals, belonging to eight species, trapped) but the study used only two plots, one representing the shores of a beaver pond and one representing a control (Medin and Clary, 1991). Judging from the negative results of the other, already mentioned studies, that difference could also be obtained by chance.

Another factor that could obscure the effect of beaver damming in the previous small mammal studies is the application of traps that are too selective and favour detection of particular taxa. Usually small terrestrial mammals are sampled with traps belonging to three types – live-traps, snap traps and pitfalls. Some papers claim that live- and snap traps are more efficient in catching rodents, and pitfalls in catching shrews (Rathke and Bröring, 2005; Nicolas and Colyn, 2006). However, other studies revealed that only snap and live-traps underestimated the abundance and dominance of shrews, while the efficiency of rodent trapping with all three types of traps remained similar (Pucek, 1969; O'Brien et al., 2006). In some extremely diverse biomes, using pitfalls alone may even generate higher estimates of overall small mammal abundance and species richness, as well as rodent abundance and/or species richness than using not only live-traps alone but also both types of traps together (Bovendorp et al., 2017). If the shrews were the most affected group by beaver damming, while the reaction of rodents is weaker, using exclusively those highly selective types of traps, luring mostly rodents with baits (i.e. snap and live-traps) might result in failure to reveal any difference between flooded and unflooded habitats at all. Unfortunately, the only Eurasian study on the subject also applied snap traps, which resulted in obtaining strongly rodent-biased material with only 6.5% (N = 215 mammals) consisting of shrews (Sundell et al., 2021). The earlier experiments in almost the same area, i.e. Finland at 60° N, already revealed that the application of cone traps provides not only much higher

catch indices but also a much more balanced picture of small mammal assemblage, providing abundant material of both shrews and rodents. On the contrary, snap traps captured not only three times less mammals but also material that remained strongly rodent-biased. The difference was even stronger when analysing particular species, with not only a 37-times higher catch index for *S. minutus* but a 70-times higher for the smallest European rodent, *M. minutus*, in pitfalls than in snap traps (Pankakoski, 1979). Meanwhile, both mentioned species benefited the most from beaver damming by beavers in our study, while none of them were detected by Sundell et al. (2021), despite their frequent occurrence in southern Finland (Mitchell-Jones et al., 1999). Thus, the application of snap traps not only led to unnecessary sacrifice of studied animals, as all of those species could easily be identified based on external features (Pucek, 1984) and released but also contributed to failure of the Finnish study. The majority of methodological studies confirmed, on the other hand, that we choose the optimal method of small mammal sampling to test our hypotheses, even if some species, predominantly *A. flavicollis*, might remain undersampled with pitfalls due to their ability to jump out of the trap (Pelikan et al., 1977; Pankakoski, 1979).

4.2. Potential benefits of beaver ecosystem engineering for small mammals

Small rodents and shrews may benefit, directly or indirectly, due to various impacts of beaver activity on their habitat. As most of them should be considered rather a generalist, based on their widespread occurrence in a broad range of habitats (Aulak, 1970), several species can increase their abundance due to similar factors. In general, beavers create a disturbance in the riparian zone and surrounding woodland, switching the habitat from late (mature forest) to early or even initial stages of succession (non-forest communities), due to both flooding and tree felling. Therefore, beaver wetlands and canopy gaps resemble windthrows, clearings, landslides and post-fire areas, and all those disturbed habitats often reveal much more diverse small mammal assemblages than mature woodlands, with diversity

and/or abundance decreasing with progressing succession (Grodziński, 1958; Powell and Brooks, 1981; Bogdziewicz and Zwolak, 2014; Torre et al., 2023). These effects are far from being universal however, even with the very same species usually benefiting from disturbance (Wołk and Wołk, 1982) but declining with a drop in canopy cover in some specific habitats (Benedek et al., 2021). There are also some strictly terrestrial rodents that always negatively react to logging, while arboreal species, like squirrels and dormice, always become the losers when the closed canopy vanishes (Bogdziewicz and Zwolak, 2014). The main reason for qualitative and quantitative enrichment of a small mammal assemblage after damming the stream by beavers might be an increase in cover, biomass and diversity of plants in the herbaceous layer, a crucial factor affecting the structure of that assemblage (Aulak, 1970). In the temperate woodland zone, early succession stages, like meadows were characterised by a much larger standing crop biomass of ground vegetation, compared to mature deciduous forests on mesic soils (Jędrzejewski and Jędrzejewska, 1996). One may expect that increased plant cover provides more shelter against predation to all species, more food to herbivores and habitat for potential prey to insectivores. In our DistLM model, the % of herbaceous layer explained the variability of small mammal assemblages to an even greater extent than the direct impact of beaver damming but it also affected ordination of plots into 'damming' and 'no damming' categories, suggesting that it was responsible for an important part of that effect. This was especially visible in forest plots including traps located far upstream from a dam, where almost no effect of flooding was visible, where lush cover of herbs was replaced by an almost bare forest floor, covered by a layer of tree litter and only sparse plants. Damming can increase plant diversity but also % coverage for the majority of herbaceous species in the beaver site, leading to a decline of only a few nitrophilous species (Law et al., 2017). Not all of the impact of beaver damming on small mammals can be explained by an increase in herbaceous layer coverage induced by mature forest disturbance. First, some of our beaver ponds were established in forests growing not on mesic but on hydric soils, usually alder stands, which already

had lush and tall ground vegetation in summer (Leushner and Ellenberg, 2017a). Still, on a landscape scale, beavers can increase the extent of those woodland communities. Second, some of our sites were located in habitats anthropogenically deforested for a long time, usually mowed meadows, where herbaceous coverage almost always reached 100% (Leushner and Ellenberg, 2017b), irrespective of beaver presence; thus, the impact of the latter must go beyond structural responses of vegetation.

Inundation of valley bottoms by beaver damming leads to increasing soil humidity in surrounding habitats (Law et al., 2017) and an increased fertility of the created wetlands by storage of nutrients (Bason et al., 2017) may lead to increased net primary production (Johnston, 2014). This probably starts a bottom-up trophic cascade, subsidising small mammals belonging to different trophic levels, even if not aligned in a single trophic chain – primary (voles, mice), as well as secondary and tertiary consumers (mice, shrews) (classified based on dietary data: Drózdź, 1966; Watts, 1968; Babińska-Werka and Garbarczyk, 1981; Faber and Ma, 1986; Dickman, 1986; Churchfield and Rychlik, 2006; Lantová and Lanta, 2009; Soinien et al., 2009). That cascade is, at least partially, fuelled by carbon accumulated in an aquatic environment. Analysis of carbon and nitrogen stable isotopes revealed, indeed, a significant aquatic subsidy to the Nearctic generalist rodent, *Peromyscus maniculatus* living on shores of beaver ponds. That contribution of aquatic-derived carbon declined linearly with distance from the stream banks both in sites dammed and not dammed by beavers but it extended farther inland near beaver-modified locations (McCaffery and Eby, 2016). As the diet of *P. maniculatus* consists of both plants and arthropods in a similar proportion (Wolff et al., 1985), comparable to Palearctic *Apodemus* mice (Drózdź, 1966), that subsidy could reach *P. maniculatus* either directly or through at least one, additional trophic level. Abundance of aquatic insects emerging from a beaver pond can also lead to a high contribution of aquatic-derived carbon in predatory, terrestrial arthropods, particularly wolf spiders (Lycosidae), which also occur in a 60% higher density around beaver-impounded sites than near lotic sections

of streams (McCaffery and Eby, 2016). Although the Eurasian counterpart of that study is lacking, it is worth noting that the most abundant small mammal in our study, *S. minutus*, is an epigeal insectivore, preying predominantly on spiders (Churchfield and Rychlik, 2006). It is also the more hygrophilous species among the two *Sorex* species in our sample, selecting areas located closer to water (Rychlik, 2000). Beavers also facilitate the occurrence of alder-dominated riparian woodlands along streams, and those communities are distinguished by a high relative abundance of earthworms (Lumbricidae) (Leushner and Ellenberg, 2017a). Meanwhile, another generalist shrew, common across the Eurasian beaver range, *S. araneus*, forages predominantly on earthworms (Churchfield and Rychlik, 2006) and thus, might also trophically benefit from beaver damming in some locations. As beaver ponds are usually the deepest and the most voluminous just above the dams (Karran et al., 2017), the extent of paludification may also be expected to be the highest close to a dam. Similarly, the relative thickness of sediments stored in beaver ponds attain the highest values just above the dams (De Visscher et al., 2013) and so too, probably, are nutrient storage and resulting soil fertilisation. Both effects might, therefore, be responsible not only for binary differences in small mammal occurrence between dammed and non-dammed sections but also for gradient in diversity and abundance between a dam and the areas located far from the centre of beaver territory. Some species, especially dominants (*S. minutus*, *S. araneus*) preferred dammed plots but did not decline in abundance with distance, supporting our view that both effects were not entirely co-dependent.

Beaver impact on surrounding habitats extends well beyond inundation and paludification (Rosell et al., 2005) and some of their activities may generate similar effects on small mammal assemblage, despite being unrelated to the creation of wetlands or ponds. The structure of a dam, especially its downstream face, resembles the roof and walls of a lodge (Rosell et al., 2022), thus one may expect that it offers a lot of shelter among twigs and other woody debris used for construction. Lodges of Eurasian beavers are already known to be visited by a significantly higher number of common,

generalist rodents and shrews than are trapped in the adjacent forest (Samas and Ulevičius, 2015) and if dams provide similar services to those mammals, they could become a nexus of their activity, generating a gradient of trapping success, similar to that observed in our study. This applied however only to higher dams, while a similar pattern occurred near the smallest and lowest dams (extending only 5 cm above the water surface on both sites), covered with mud from both sides. Still, even the small dams improve habitat connectivity for small mammals acting as bridges for river crossing (Wikar and Ciechanowski, 2023). Beavers fell a lot of trees during foraging and some of them, especially the largest trunks, remain on the spot (Rosell et al., 2022), significantly increasing the amount of deadwood, including coarse woody debris (CWD) in nearby habitats (Thompson et al., 2016). Meanwhile, high volumes of CWD facilitates the abundance of small mammals (Loeb, 1999; Fauteux et al., 2012). As beavers are the central-place foragers, they cut most of the trees and the largest of them, close to the centre of their territories (Raffel et al., 2009), which is indicated either by location of a lodge, den or winter food cache, all located usually at the deepest part of the pond, i.e. close to a dam (Rosell et al., 2022). Therefore, tree felling by beavers and consequent CWD provision may contribute to the observed gradient but only at sites with mature forest adjacent to the stream banks, and not on inundated meadows.

Some more species-specific effects require additional explanation. A quarter of all captures represented semi-aquatic taxa, both insectivores (*N. fodiens*, *N. milleri*) and herbivores (*M. oeconomus*, *A. amphibius*) (Pucek, 1984). It is already known that other medium-sized and large semi-aquatic mammals benefit from beaver constructions and beaver-created wetlands (Sidorovich et al., 2001; Mott et al., 2013; Nummi et al., 2019; Fedyń et al., 2022), thus one may expect a similar effect in small rodents and shrews belonging to the same guild. Their response was, however, a mixed one. *N. milleri* appeared to be associated exclusively with beaver-inundated plots. This remains in concordance with its microhabitat preferences and foraging behaviour – the species wades in shallow water overgrown with dense,

emerged vegetation, often among tufts of sedges (Rychlik, 1997), feeding on both terrestrial and aquatic prey (Churchfield and Rychlik, 2006). As beaver dams generate extensive areas of shallow water beyond the original stream channel, those newly created wetlands, in particular, fit into *N. milleri* habitat requirements (Rychlik, 2000). Astonishingly, its congeneric, *N. fodiens*, did not reveal such a strong alignment to dammed sections of the trap-lines, despite its preferences for deep water, immediate neighbourhood of stream banks and diving for aquatic prey as the predominant foraging mode (Rychlik, 1997, 2000). In our study, it was trapped even slightly more often on plots with no visible effects of damming. As *N. fodiens* uses steep, eroded banks to dig dens for nesting (Rychlik, 1997), it may even align with unaltered lotic conditions, which do not exclude benefits from the other effects of beaver presence (see below). Among the two water shrews in Poland, that species can appear in a much broader spectrum of habitats (Aulak, 1970) to the point of being unsuitable as a bioindicator of water quality (Scott et al., 2012). Specialisation of *N. milleri* may result from competitive displacement and interspecific aggression by larger, more generalist congenics (Rychlik and Zwolak, 2006; Kryštufek and Quadracci, 2006; Tapisso et al., 2013), therefore, beaver ponds may even increase chances to escape from potential competition.

Even if six species were trapped less frequently on plots with damming, only one of them, *A. flavicollis*, contributed strongly to the dissimilarity between both categories, with a five-fold difference in average abundance. Indeed, waterlogging may affect that taxon negatively, as – contrary to the other species – it is known to attain the highest abundance in dominance in late successional stages (Grodziński, 1958), preferring closed canopy (Benedek et al., 2021), especially beech, oak and hornbeam forests on mesic soils, providing crops of heavy seeds (Juškaitis, 2002), being its predominant food resource (Drózdź, 1966). Switching from that habitat to alder-ash forests or even open wetlands due to damming may lead to local disappearance of its preferred food. However, based on the GAM analysis, we assume that *A. flavicollis* still benefits from beaver activities, probably by using dams for

shelter in a similar way, as it has already been known to use lodges, visited with significantly higher frequency (Samas and Ulevičius, 2015) but also from the connective function of a dam and abundance of CWD. The same explanation may apply to the other species that do not align with inundated sections but significantly increase their abundance close to a dam, especially *N. fodiens*, the most abundant semi-aquatic taxon. Not even a single species in our study was restricted solely to the ‘no damming’ plots, while three species were trapped exclusively on ‘damming’ plots and the only species-specific, significant effects of distance from a dam on abundance were negative. All those lines of evidence point to the fact that creation of wetlands by beavers leads to a net increase in small mammal species richness. That effect might vary with spatial scale, with the smallest dams (e.g. on small drainage ditches) benefiting small mammals only to a negligible level but we could not find such differences in our material, probably due to the limited sample size.

4.3. Conservation implications

Beaver sites may act as refuges for rare and threatened species (Bartel et al., 2010), especially in a heavily managed landscape. This also applies to small, terrestrial mammals, often a neglected element of biodiversity. Endemic subspecies of meadow jumping mouse, *Zapus hudsonicus luteus* (Zapodidae), are restricted to tall, dense, herbaceous riparian vegetation in the otherwise arid and mountainous American Southwest and have lost 70–90% of its historical range. Its decline is caused primarily by habitat loss, due to livestock grazing, against which beaver-created wetlands provide effective protection (Frey and Malaney, 2009). In one German study, the only individuals of a locally and regionally threatened northern birch mouse, *Sicista betulina* (Sminthidae), were captured at beaver ponds (Orazi et al., 2022). As revealed by our data, beavers can facilitate the availability of habitat for *N. milleri*, an uncommon species only recently distinguished from its allopatric sibling, *N. anomalus*, a stenotopic taxon (Aulak, 1970), characterised by disjunct, presumably relict distribution (Igea et al., 2015).

Although classified as being of least concern in Poland (Głowaciński, 2020), it is considered highly threatened in the national red list of neighbouring Germany (Meinig et al., 2020). The other two species, restricted to ‘dammed’ plots in our sample, *M. minutus* and *A. amphibius*, are considered threatened to a various extent in some Western European countries (Meinig et al., 2020; Matthew et al., 2020). Their association with beaver sites may mitigate their decline, especially in areas where reintroduction of beavers is ongoing (Stringer and Gaywood, 2016).

Overall abundance and diversity of small mammals, especially rodents, in beaver-modified habitats may also be a crucial factor for restoration of mature woodland when disturbance by the ecosystem engineer ceases and the opportunity for secondary succession appears. In North America, upon abandonment of dams by beavers, drained ponds often turn into predominantly graminoid patches, so called ‘beaver meadows’ that resist colonisation by conifers due to a lack of ectomycorrhizal fungi. Spores of the latter are dispersed by the mycophagous red-backed vole, *Clethrionomys gapperi*, which deliver them to the soil with faecal pellets. The species is a forest specialist, largely absent in open beaver meadows but is present in meadow-woodland ecotones, which makes it a crucial vector of ectomycorrhizal fungi that facilitate closing the succession cycle (Terwilliger and Pastor, 1999). Although no similar study was conducted in the range of the Eurasian beaver, one may expect a similar function of small mammals in habitats the bearing long-term legacy of its impact.

Conclusions

Our study filled, at least partially, a significant gap in knowledge about the engineering function of the Eurasian beaver, one of the best studied keystone species and ecosystem engineers (Rosell et al., 2022), providing further evidence for whole-community facilitation by that rodent (Nummi and Holopainen, 2020). The direct mechanisms of that facilitation require further studies but it is probably the increase in both heterogeneity and productivity that are responsible for most of the effect. Our key findings, i.e. the fact that

beaver dams and ponds are hot-spots of small mammal abundance and diversity, may probably point to the similar function of the North American beaver and provide additional arguments for protection of both species and their reintroduction to the areas from which where they were expatriated (e.g. Gaywood, 2018). Their potential to enrich small mammal abundance may have increased in recent times, due to successful recolonisation of their former ranges (Halley et al., 2020). Many European mammals are highly exposed to the consequences of anthropogenic climate change, while revealing a critically low range-shift capacity, and small terrestrial mammals constitute a significant portion of them (Morrison et al., 2018). The expanding beaver populations may provide refuges for the most hygrophilous and oligothermophilous small rodents and soricomorphs, just as they are expected to mitigate the effects of climate change on the other elements of the ecosystem (Jordan and Fairfax, 2022).

CRedit authorship contribution statement

ZW: Conceptualization, Methodology, Investigation, Data Curation, Writing - Original Draft, Writing - Review & Editing, Supervision.
MC: Conceptualization, Methodology, Investigation, Data Curation, Writing - Original Draft, Writing - Review & Editing. **AZ:** Methodology , Formal analysis, Writing - Review & Editing, Visualization.

Declaration of competing interest

The authors declare that they have no known competing financial interests or personal relationships that could have appeared to influence the work reported in this paper.

Acknowledgements

Professional proofreading was funded by the Department of Vertebrate Ecology and Zoology. University of Gdansk. Subsidy number: 531-D050-D244-23-S0.

We thanks Grażyna Sadowska, Grażyna Butrykowska, Elwira Ahmad and Magdalena Jędro for informations about locations of beaver dams, to Michał Pawlik, Katarzyna Borzym, Magdalena Jędro and Małgorzata Goc for help with the fieldwork.

References

- Anderson, M.J., 2014. Permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA). Wiley statsref: statistics reference online. 1-15.
- Andrzejewski, R., Babińska-Werka, J., Liro, A., Owadowska, E., Szacki, J., 1997. The attractiveness of conspecific and interspecific odor for bank voles *Clethrionomys glareolus*. *Acta Theriol.* 42, 231-234.
- Aulagnier, S., Haffner, P., Mitchell-Jones, A.J., Moutou, F., Zima, J., 2009. Mammals of Europe, North Africa and Middle East, first ed. A&C Black Publishers Ltd., London.
- Aulak, W., 1970. Small mammal communities of the Białowieża National Park. *Acta Theriol.* 15, 465–515.
- Babińska-Werka, J., Garbarczyk, H., 1981. Food of the striped field mouse in different types of urban green areas. *Acta Theriol.* <https://doi.org/10.4098/at.arch.81-24>
- Bartel, R., Haddad, N., Wright, J., 2010. Ecosystem engineers maintain a rare species of butterfly and increase plant diversity. *Oikos.* 119. 883 - 890. [10.1111/j.1600-0706.2009.18080.x](https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2009.18080.x)
- Bason, C., Kroes, D., Brinson, M., 2017. The Effect of Beaver Ponds on Water Quality in Rural Coastal Plain Streams. *Southeast. Nat.* 16, 584. [10.1656/058.016.0408](https://doi.org/10.1656/058.016.0408)
- Bates, D.M., 2010. lme4: Mixed-effects modeling with R.
- Benedek, A.M., Sîrbu, I., Lazăr, A., 2021. Responses of small mammals to habitat characteristics in Southern Carpathian forests. *Sci. Rep.* 11, 12031. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-91488-6>
- Bogdziewicz, M., Zwolak, R., 2014. Responses of small mammals to clear-cutting in temperate and boreal forests of Europe: a meta-analysis and

- review. Eur. J. Forest. Res. 133, 1–11. <https://doi.org/10.1007/s10342-013-0726-x>
- Bovendorp, R., Mccleery, R., Galetti, M., 2017. Optimising sampling methods for small mammal communities in Neotropical rainforests. Mamm. Rev. 47, 148-158. 10.1111/mam.12088.
- Brazier, R.E., Puttock, A., Graham, H.A., Auster, R.E., Davies, K.H., Brown, C.M.L., 2021. Beaver: Nature's ecosystem engineers. WIREs Water. 8:e1494. <https://doi.org/10.1002/wat2.1494>
- Churchfield, S., Rychlik, L., 2006. Diets and coexistence in Neomys and Sorex shrews in Białowieża forest, eastern Poland. J. Zool. 269, 381–390. <https://doi.org/10.1111/J.1469-7998.2006.00115.X>
- Clarke, K., Gorley, R., 2007. PRIMER-6 6.1. 10. PRIMER-E Ltd, Plymouth.
- Coggan, N.V., Hayward, M.W., Gibb, H., 2018. A global database and “state of the field” review of research into ecosystem engineering by land animals. J. Anim. Ecol. 87, 974– 994. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12819>
- De Visscher, M., Nyssen, J., Pontzele, J., Billi, P., Frankl, A., 2013. Spatio-temporal sedimentation patterns in beaver ponds along the Chevril river, Ardennes, Belgium. Hydrol. Process. 28, 1602–1615. doi:10.1002/hyp.9702
- Dickman, C., 1986. Habitat utilization and diet of the harvest mouse, *Micromys minutus*, in an urban environment. Acta Theriol. 31. 249-256. 10.4098/AT.arch.86-24
- Drózdź, D. 1966. Food habits and food supply of rodents in the beech forest. Acta Theriol. 11, 363-384.
- Faber, J.H., Ma, W., 1986. Observations on seasonal dynamics in diet composition of the field vole, *Microtus agrestis*, with some methodological remarks. Acta Theriol. 31, 479-490. 10.4098/AT.arch.86-43
- Fauteux, D., Imbeau, L., Drapeau, P., Mazerolle, M.J., 2012. Small mammal responses to coarse woody debris distribution at different spatial scales

- in managed and unmanaged boreal forests. *For. Ecol. Manag.* 266, 194-205. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.11.020>
- Frey, J., Malaney, J., 2009. Decline of the Meadow Jumping Mouse (*Zapus hudsonius luteus*) in two Mountain Ranges in New Mexico. *Southwest. Nat.* 54, 31-44. 10.1894/MLK-07.1
- Fyodorov, F., Yakimova, A., 2012. Changes in ecosystems of the middle taiga due to the impact of beaver activities, Karelia, Russia. *Balt. For.* 18, 278-287.
- Gaywood, M.J., 2018. Reintroducing the Eurasian beaver *Castor fiber* to Scotland. *Mamm. Rev.* 48, 48-61. <https://doi.org/10.1111/mam.12113>
- Głowaciński, Z., 2002. Czerwona lista zwierząt ginących i zagrożonych w Polsce. Instytut Ochrony Przyrody PAN, Kraków.
- Grodziński, W., 1958. The succession of small mammal communities on an overgrown clearing and landslip in the Western Carpathians. – *Bull. Acad. Pol. Sci., Cl. II, Ser. Sci. Biol.* 9, 493-499.
- Grudzinski, B.P., Fritz, K., Golden, H.E., Newcomer-Johnson, T.A., Rech, J.A., Levy, J., Fain, J., McCarty, J.L., Johnson, B., Vang, T.K., Maurer, K., 2022. A global review of beaver dam impacts: Stream conservation implications across biomes. *Glob. Ecol. Conserv.* 37, e02163, <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2022.e02163>
- Halley, D.J., Saveljev, A.P., Rosell, F., 2020. Population and distribution of beavers *Castor fiber* and *Castor canadensis* in Eurasia. *Mamm. Rev.* 51, 1-24. <https://doi.org/10.1111/mam.12216>
- Hartman, G., Törnlov, S., 2006. Influence of watercourse depth and width on dam-building behaviour by Eurasian beaver (*Castor fiber*). *J. Zool.* 268, 127-131. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2005.00025.x>
- Hayward, G. F., Phillipson, J., 1979. Community structure and functional role of small mammals in ecosystems. In: Stoddart, M.D. (Eds.), *Ecology of Small Mammals*. Springer, Dordrecht, pp. 135–211. doi:10.1007/978-94-009-5772-5_4
- Hey, D.L., Philippi, N.S., 1995. Flood Reduction through Wetland Restoration: The Upper Mississippi River Basin as a Case History.

- Restor. Ecol. 3, 4-17. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.1995.tb00070.x>
- Hurlbert, S.H., 1984. Pseudoreplication and the Design of Ecological Field Experiments. Ecol. Monogr. 54, 187-211. <https://doi.org/10.2307/1942661>
- Fedyń, I., Przepióra, F., Sobociński, W., Wyka, J., Ciach, M., 2022. Eurasian beaver – A semi-aquatic ecosystem engineer rearranges the assemblage of terrestrial mammals in winter. Sci. Total Environ. 831, 154919. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.154919>
- Igea, J., Aymerich, P., Bannikova, A., Gosálbez, J., Castresana, J., 2015. Multilocus species trees and species delimitation in a temporal context: Application to the water shrews of the genus *Neomys*. BMC Evol. Biol. 15. 10.1186/s12862-015-0485-z
- Janiszewski, P., Hanzal, V., Misiukiewicz, W., 2014. The Eurasian Beaver (*Castor fiber*) as a Keystone Species – a Literature Review. Balt. For. 20(2): 277-286.
- Jędrzejewski, W., Jędrzejewska, B., 1996. Rodent cycles in relation to biomass and productivity of ground vegetation and predation in the Palearctic. Acta Theriol. 41, 1-34. 10.4098/AT.arch.96-1
- Johnston, C.A., Naiman, R.J., 1990. Browse selection by beaver: effects on riparian forest composition. Can. J. For. Res. 20, 1036-1043. <https://doi.org/10.1139/x90-138>
- Johnston, C.A., 2014. Beaver pond effects on carbon storage in soils. Geoderma. 213, 371–378. doi:10.1016/j.geoderma.2013.08.025
- Jones, C.G., Lawton, J.H., Shachak, M., 1994. Organisms as ecosystem engineers. Oikos 69, 373-386.
- Jordan, C.E., Fairfax, E., 2022. Beaver: The North American freshwater climate action plan. WIREs Water. 9, e1592. <https://doi.org/10.1002/wat2.1592>
- Karran, D., Westbrook, C., Wheaton, J., Johnston, C., Bedard-Haughn, A., 2017. Rapid surface-water volume estimations in beaver ponds. Hydrol. Earth Sys. Sci. 21, 1039-1050. 10.5194/hess-21-1039-2017

- Kryštufek, B., Quadracci, A., 2008. Effects of latitude and allopatry on body size variation in European water shrews. *Acta Theriol.* 53, 39–46. <https://doi.org/10.1007/BF0319427>
- Kuznetsova, A., Brockhoff, P.B., Christensen, R.H., 2017. lmerTest package: tests in linear mixed effects models. *Journal of statistical software.* 82, 1-26.
- Lantová, P., Lanta, V., 2009. Food selection in *Microtus arvalis*: the role of plant functional traits. *Ecol. Res.* 24, 831-838. <https://doi.org/10.1007/s11284-008-0556-3>
- Larsen, A., Larsen, J.R., Lane, S.N., 2021. Dam builders and their works: Beaver influences on the structure and function of river corridor hydrology, geomorphology, biogeochemistry and ecosystems. *Earth Sci. Rev.* 218. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2021.103623>
- Law, A., Gaywood, M., Jones, K., Ramsay, P., Willby, N., 2017. Using ecosystem engineers as tools in habitat restoration and rewilding: beaver and wetlands. *Sci. Total Environ.* 605-606. 1021-1030. [10.1016/j.scitotenv.2017.06.173](https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.06.173)
- Leuschner, C., Ellenberg, H., 2017a. Ecology of Central European Forests. Vegetation Ecology of Central Europe Vol. I. Revised and Extended Version of the 6th German Edition Translated by Laura Sutcliffe. Springer International Publishing, Cham, 992 pp.
- Leuschner, C., Ellenberg, H., 2017b. Ecology of Central European Non-Forests Vegetation: Coastal to Alpine, Natural to Man-Made Habitats. Vegetation Ecology of Central Europe Vol. II. Revised and Extended Version of the 6th German Edition Translated by Laura Sutcliffe. Springer International Publishing, Cham, 992 pp.
- Levine, R., Meyer, G.A., 2019. Beaver-generated disturbance extends beyond active dam sites to enhance stream morphodynamics and riparian plant recruitment. *Sci. Rep.* 9, 8124. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-44381-2>
- Lüdecke, D., 2018. ggeffects: Tidy data frames of marginal effects from regression models. *J. Open Source Softw.* 3, 772.

- McCaffery, M., Eby, L., 2016. Beaver activity increases aquatic subsidies to terrestrial consumers. *Freshw. Biol.* 61, 518-532. <https://doi.org/10.1111/fwb.12725>
- Mathews, F., Harrower, C., 2020. IUCN – compliant Red List for Britain’s Terrestrial Mammals. Assessment by the Mammal Society under contract to Natural England, Natural Resources Wales and Scottish Natural Heritage. Natural England, Peterborough.
- Meinig, H., Boye, P., Dähne, M., Hutterer, R., Lang, J., 2020. Rote Liste und Gesamtartenliste der Säugetiere (Mammalia) Deutschlands. *Naturschutz und Biologische Vielfalt.* 170, 73.
- Mitchell-Jones, A.J., Amori, G., Bogdanowicz, W., Krystufek, B., Reijnders, P.J.H., Spitzenberger, F., Stubbe, M., Thissen, J.B.M., Vohralik, V., Zima, J., 1999. The atlas of European mammals. Poyser natural history, Poyser.
- Morrison, L., Estrada, A., Early, R., 2018. Species traits suggest European mammals facing the greatest climate change are also least able to colonize new locations. *Divers. Distrib.* 24, 1321– 1332. <https://doi.org/10.1111/ddi.12769>
- Mott, C., Bloomquist, C., Nielsen, C., 2013. Within-lodge interactions between two ecosystem engineers, beavers (*Castor canadensis*) and muskrats (*Ondatra zibethicus*). *Behaviour.* 150. 10.1163/1568539X-00003097
- Nicolas, V., Colyn, M., 2006. Relative efficiency of three types of small mammal traps in an African rainforest. *Belg. J. Zool.* 136.
- Nolet, B.A., Hoekstra, A., Ottenheim, M.M., 1994. Selective foraging on woody species by the beaver *Castor fiber*, and its impact on a riparian willow forest, *Biol. Conserv.* 70, 117-128. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(94\)90279-8](https://doi.org/10.1016/0006-3207(94)90279-8)
- Nummi, P., Holopainen, S., 2020. Restoring wetland biodiversity using research: Whole-community facilitation by beaver as framework. *Aquatic Conserv: Mar. Freshw. Ecosyst.* 30, 1798– 1802. <https://doi.org/10.1002/aqc.3341>

- Nummi, P., Liao, W., Huet, O., Scarpulla, E., Sundell, J., 2019. The beaver facilitates species richness and abundance of terrestrial and semi-aquatic mammals. *Glob. Ecol. Conserv.* e00701. doi:10.1016/j.gecco.2019.e00701
- O'Brien, C., McShea, W., Guimondou, S., Barrière, P., Carleton, M., 2006. Terrestrial Small Mammals (Soricidae and Muridae) from the Gamba Complex of Protected Areas, Gabon: Species Composition and Comparison of Sampling Techniques. *Proc. Biol. Soc. Wash.* 12, 353-363.
- Orazi, V., Hagge, J., Gossner, M.M., Müller, J., Heurich, M., 2022. A Biodiversity Boost From the Eurasian Beaver (*Castor fiber*) in Germany's Oldest National Park. *Front. Ecol. Evol.* 10, 873307. doi: 10.3389/fevo.2022.873307
- Paine, R.T., 1969. The Pisaster–Tegula interaction: prey patches, predator food preference, and intertidal community structure. *Ecology.* 50, 950–961. doi:10.2307/1936888
- Pankakoski, E., 1979. The cone trap — a useful tool for index trapping of small mammals. *Ann. Zool. Fenn.* 16, 144–150. <http://www.jstor.org/stable/23734422>
- Parker, H., Rønning, Ø., 2007. Low potential for restraint of anadromous salmonid reproduction by beaver *Castor fiber* in the Numedalslågen River Catchment, Norway. *River Res. Appl.* 23, 752 - 762. 10.1002/rra.1008
- Pelikan, J., Zejda, J., Holisova, V., 1977. Efficiency of different traps in catching small mammals. *Folia Zool.* 26, 1-13.
- Powell, R.A., Brooks, W.S., 1981. Small Mammal Changes in Populations Following Tornado Blowdown in Northern Mixed Forest. *J. Mammal.* 62, 397–400. <https://doi.org/10.2307/1380723>
- Pucek, Z., 1984. Keys to Vertebrates of Poland: Mammals. PWN, Poland, Warsaw.

- R Core Team, 2021. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>
- Raffel, T., Smith, N., Cortright, C., Gatz, J., 2009. Central Place Foraging by Beavers (*Castor canadensis*) in a Complex Lake Habitat. *Am. Midl. Nat.* 162, 62-73. 10.1674/0003-0031-162.1.62
- Rathke, D., Bröring, U., 2005. Colonization of post-mining landscapes by shrews and rodents (Mammalia: Rodentia, Soricomorpha). *Ecol. Eng.* 24, 149-156.
- Rosell, F., Bozser, O., Collen, P., Parker, H., 2005. Ecological impact of beavers *Castor fiber* and *Castor canadensis* and their ability to modify ecosystems. *Mamm. Rev.* 35, 248–276. doi:10.1111/j.1365-2907.2005.00067.x
- Rosell, F., Campbell-Palmer, R., 2022. Beavers. Ecology, behaviour, conservation and management. Oxford University Press, Oxford.
- Rychlik, L., 1997. Differences in foraging behaviour between water shrews: *Neomys anomalus* and *Neomys fodiens*. *Acta Theriol.* 42, 351-386.
- Rychlik, L., 2000. Habitat preferences of four sympatric species of shrews. *Acta Theriol.* 45, 173-190.
- Rychlik, L., Zwolak, R., 2006. Interspecific aggression and behavioural dominance among four sympatric species of shrews. *Can. J. Zool.* 84, 434-448.
- Samas, A., Ulevičius, A., 2015. Eurasian Beaver Building Activity Favours Small Mammals Common for the Forest. *Balt. For.* 21, 244-252.
- Scott, D.M., Southgate, F., Overall, A.J., Waite, S., Tolhurst, B.A., 2012. The Eurasian water shrew: an unsuitable candidate species for a vertebrate bio-indicator of aquatic pollution. *J. Zool.* 286, 30-37. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2011.00845.x>
- Sidorovich, V., MacDonald, D., 2001. Density dynamics and changes in habitat use by the European mink and other native mustelids in connection with the American mink expansion in Belarus. *Neth. J. Zool.* 51, 107–126.

- Šmilauer, P., Lepš, J., 2014. Multivariate analysis of ecological data using CANOCO 5. Cambridge university press.
- Soininen, E., Valentini, A., Coissac, É., Miquel, C., Gielly, L., Brochmann, C., Bryusting, A., Sønstebo, J.H., Ims, R., Yoccoz, N., Taberlet, P., 2009. Analysing diet of small herbivores: The efficiency of DNA barcoding coupled with high-throughput pyrosequencing for deciphering the composition of complex plant mixtures. *Front. Zool.* 6. 10.1186/1742-9994-6-16
- Stringer, A.P., Gaywood, M.J., 2016. The impacts of beavers *Castor* spp. on biodiversity and the ecological basis for their reintroduction to Scotland, UK. *Mamm. Rev.* 46, 270-283. <https://doi.org/10.1111/mam.12068>
- Sundell, J., Liao, W., Nummi, P., 2021. Small mammal assemblage in beaver-modified habitats. *Mammal Res* 66, 181-186. <https://doi.org/10.1007/s13364-020-00545-4>
- Suzuki, N., McComb, B., 2005. Associations of small mammals and amphibians with beaver-occupied streams in the Oregon Coast Range. *Northwest Sci.* 78, 286-293.
- Terwilliger, J., Pastor, J., 1999. Small Mammals, Ectomycorrhizae, and Conifer Succession in Beaver Meadows. *Oikos.* 85, 83–94. <https://doi.org/10.2307/3546794>
- Thompson, S., Vehkaoja, M., Nummi, P., 2016. Beaver-created deadwood dynamics in the boreal forest. *For. Ecol. Manag.* 360, 1–8. doi:10.1016/j.foreco.2015.10.019
- Thompson, S., Vehkaoja, M., Pellikka, J., Nummi, P., 2021. Ecosystem services provided by beavers *Castor* spp.. *Mamm. Rev.* 51, 25-39. <https://doi.org/10.1111/mam.12220>
- Ulevičius, A., Janulaitis, M. 2007. Abundance and species diversity of small mammals on beaver lodges. *Ekologija.* 53, 38–43.
- Watts, C.H.S., 1968. The Foods Eaten by Wood Mice (*Apodemus sylvaticus*) and Bank Voles (*Clethrionomys glareolus*) in Wytham Woods, Berkshire. *J. Anim. Ecol.* 37, 25–41. <https://doi.org/10.2307/2709>

- Wickham, H., Averick, M., Bryan, J., Chang, W., McGowan, L., François, R., Golemund, G., Hayes, A., Henry, L., Hester, J., Kuhn, M., Pedersen, T., Miller, E., Bache, S., Müller, K., Ooms, J., Robinson, D., Seidel, D., Spinu, V., Takahashi, K., Vaughan, D., Wilke, C., Woo, K., Yutani, H., 2019. Welcome to the tidyverse. *J. OpenSource Softw.* 4, 1686.
- Wikar, Z., Ciechanowski, M., 2023. Beaver dams and fallen trees as ecological corridors allowing movements of mammals across water barriers—a case study with the application of novel substrate for tracking tunnels. *Animals.* 13, 1302. <https://doi.org/10.3390/ani13081302>
- Wolff, J.O., Dueser, R.D., Berry, K.S., 1985. Food Habits of Sympatric *Peromyscus leucopus* and *Peromyscus maniculatus*. *J. Mammal.* 66, 795–798. doi:10.2307/1380812
- Wołk, E., Wołk, K., 1982. Responses of small mammals to the forest management in the Białowieża Primeval Forest. *Acta Theriol.* 27, 45-59.
- Żurowski, W., Kasperczyk, B., 1986. Characteristics of a European beaver population in the Suwałki Lakeland. *Acta Theriol.* 31, 311-325.

5. Podsumowanie

Badania wchodzące w skład mojej rozprawy i zebrane w ich trakcie dane pozwoliły na potwierdzenie mojej głównej hipotezy badawczej. Konstrukcje bobrowe, zarówno żeremia, jak i tamy, skupiają aktywność oraz zwiększają różnorodność gatunkową ssaków. Wpływ ten wykazałam we wszystkich trzech badanych aspektach.

Moje badania jako pierwsze udokumentowały rolę żeremi bobrowych jako węzłów aktywności całego zgrupowania ssaków na nizinnych terenach podmokłych, których hydrologia nie była zmodyfikowana przez bobry. Porównałam aktywność i różnorodność ssaków odwiedzających i zasiedlających żeremia z płatami siedlisk kontrolnych oddalonych od tych konstrukcji. Wśród wcześniej opublikowanych badań takie porównanie zostało przeprowadzone jedynie dla drobnych ssaków w oparciu o odłowy.

Zgromadzony materiał pozwolił także na wykrycie czasowo-przestrzennych zależności między gatunkami wchodzącymi w skład zgrupowania skupiającego swoją aktywność na i wokół żeremi. Szczególnie zasługujący na uwagę był prawdopodobny brak konkurencji między dwoma gatunkami drapieżników najczęściej korzystających z tych konstrukcji, lisem rudym i wizonem amerykańskim, mimo, że ich nisze pokarmowe przynajmniej częściowo się pokrywają. Interesujące okazały się również czasowe interakcje wizona i piżmaka, których rytm aktywności w ciągu dnia przebiegał podobnie. Nie stwierdziłam żadnych interakcji antagonistycznych pomiędzy bobrami, a żadnymi z ich ssaczymi komensali. Jako pierwsza porównałam wykorzystanie tam bobrowych oraz powalonych pni drzew jako korytarzy ekologicznych dla drobnych ssaków naziemnych oraz małych i średnich łasicowatych umożliwiających im przekraczanie cieków. Tym samym wykazałam istotną rolę tam bobrowych w zachowaniu łączności ekologicznej w dolinach małych rzek. Ponadto, w tych badaniach, po raz pierwszy, przetestowałam piasek kinetyczny jako podłoże w tropołapkach z bardzo wysoką skutecznością, co pozwoliło na udoskonalenie tej metody monitoringu aktywności ssaków w terenie, który nie sprzyja tradycyjnym

tropieniom. Jako pierwszej udało mi się także wykazać pozytywną reakcję zgrupowania drobnych ssaków naziemnych na budowę tam i powstawanie zalewów bobrowych. Zarówno liczebność, jak i różnorodność gatunkowa tychże były wyższe na spiętrzonych przez bobry odcinkach cieków, a także w bliskim dystansie od tamy.

Uzyskane dane pozwalają na uzupełnienie wiedzy o istotnej roli bobra europejskiego w zachowaniu różnorodności biologicznej, a zatem i ochrony przyrody, szczególnie w warunkach postępującej antropogenicznego ocieplenia klimatu oraz innych antropogenicznych przekształceń dolin rzecznych. Było to wyjątkowo silnie widoczne w przypadku drobnych gryzoni jak i ryjówkokszałtnych, dla których utworzone przez bobry mokradła mogą stanowić ważne refugia w przekształconym przez człowieka krajobrazie, a same tamy zapewniać łączność siedlisk i umożliwiać dyspersję. Warto zwrócić uwagę, że trzy gatunki ograniczone do powierzchni będących pod wpływem piętrzenia przez bobry, rzesorek mniejszy, badylarka pospolita i karczownik ziemnowodny, należą do specjalistów siedliskowych i uzane są za zagrożone wyginieciem w niektórych rejonach Europy.

Badania roli żeremi dla pozostałych ssaków pokazują jednak, że działalność bobra może wspierać także gatunki inwazyjne, w szczególności wizona amerykańskiego i piżmaka, które zasiedlają żeremia. Może to ograniczać pozytywne efekty odnoszone przez innych komensali bobrów, a także rodzimych konkurentów oraz, w przypadku wizona, ofiar. Moje badania potwierdzają obserwowany w innych częściach świata silny związek tych gatunków zarówno z bobrem kanadyjskim, jak i europejskim, co powtarza wzorzec ich relacji w naturalnym zasięgu.