

**De territorialiteit van de
bever (*Castor fiber*)
in de Gelderse Poort bepaald aan de hand
van geurmarkeringen**

Doctoraalverslag
Eric Etman
Maart - augustus 1998
Biologisch Centrum te Haren
Rijks Universiteit Groningen

Inhoud

Inhoud	2
Samenvatting	3
Inleiding	4
Materiaal & Methode	6
Onderzoeksgebied	6
Kaarten	6
Peilingen en zichtwaarnemingen	6
Inventarisatie scent mounds	7
Vaststelling omvang en beschrijving territorium	8
Analyse	9
Resultaten	10
Territoria	10
Geurmarkering	12
Discussie & Conclusies	17
Samenstelling families	17
Inventarisatie scent marks	17
Peilingen	17
Ligging en grootte territoria	18
Soorten sites	19
Seizoenspiek in geurmerkactiviteit	19
Aantallen scent marks	19
Aanbevelingen	21
Nawoord	21
Literatuur	22
Bijlage I: Plattegronden afzonderlijke territoria in de Gelderse Poort	24
Bijlage II: Tabel met gegevens van grafieken 2, 3 en 5 t/m 9	40
Bijlage III: Overzichtskaart met ligging verschillende territoria in de Gelderse Poort	41

Samenvatting

De bever (*Castor fiber*) is een territoriaal dier, dat binnen zijn territorium scent marks plaatst op oevers. Het doel van dit onderzoek was om te kijken of het mogelijk is, om de ligging en grootte van de territoria van dit dier, aan de hand van de geplaatste scent marks vast te stellen. Daarnaast werd gekeken naar de mogelijke functie van de geurmerkactiviteit van de bever en werden de resultaten vergeleken met bestaande kennis over de situatie in de Biesbosch. Het onderzoek werd uitgevoerd aan 7 beverfamilies in de Gelderse Poort. Deze families waren verschillend van samenstelling en hadden uiteenlopende vormen van territoria. Gedurende 13 weken (30 maart - 26 juni 1998) werden de scent marks geïnventariseerd. Daarnaast werd er gebruik gemaakt van telemetrie om de bewegingen van een aantal dieren te volgen en werd er gelet op vraatsporen.

Op basis van dit onderzoek lijkt het goed mogelijk om de ligging en grootte van beverterritoria op basis van geplaatste scent marks te bepalen, hoewel waarnemingen waarschijnlijk noodzakelijk blijven. In de eerste helft van de onderzoeksperiode bleken de families hun territorium te vergroten of was er sprake van een verschuiving van het territorium. Mogelijk is dit een reactie op een veranderd voedselaanbod als gevolg van seizoenswisseling. Deze vergrotingen kwamen overeen met de beginsituatie (uitzetperiode) in de Biesbosch, waar ook sprake was van vergrotingen van de territoria. Verder bleek dat er een duidelijke piek in geurmerkactiviteit was in april, waarna het aantal geplaatste scent marks sterk afnam. De piek hangt naar alle waarschijnlijkheid samen met het verschijnsel, dat in deze periode de tweejarige dieren op zoek gaan naar een eigen territorium. Het feit dat de geurmerkactiviteit daalt tot een nihil niveau in het begin van de zomer, zou er op kunnen wijzen, dat de belangrijkste functie van de scent marks de verdediging van het territorium is. Echter de verdelingen van de sites van de geplaatste scent marks over de territoria, wijzen niet direct op een afbakening van de territoria. In tegenstelling tot in de Biesbosch werd geen verband gevonden tussen het aantal geplaatste scent marks en de bebostheid van de oevers. Ook werd er geen verband gevonden tussen het aantal geplaatste scent marks en de grootte van de families en de grootte van de territoria. Een aanwijzing over de mogelijke reden of stimulerende factor voor het plaatsen van scent marks werd daarom niet gevonden.

Inleiding

De bever (*Castor fiber*) leeft in kleine families, die kunnen bestaan uit een volwassen paar met jongen, jaarlingen en eventueel subadulten, die tesamen een territorium verdedigen. Het begrip territorium verschilt van het begrip homerange, doordat een homerange alleen aangeeft welk gebied een dier bestrijkt terwijl een territorium het gebied is dat tegen indringers wordt verdedigd. Territoriaal gedrag bij dieren lijkt verschillende doelen te hebben (Wittenberger, 1981). Bij sommige soorten gaat het erom een geschikte paarplaats te verdedigen, andere gaat het om nestelmogelijkheden, schuilplaatsen of voedselbronnen. Maar ook investeringen van tijd en energie kunnen verdedigd worden, hierbij kan bijvoorbeeld gedacht worden aan een bever die een dam heeft opgeworpen en een burcht heeft gebouwd. Uit evolutionair oogpunt moet vastgesteld worden dat territoriaal gedrag voordelen moet hebben voor de totale reproductieve waarde bijvoorbeeld door verhoging van de levensduur dan wel door succesvoller nakomelingschap (Futuyma, 1986). Het zou dan ook nuttig zijn kosten-baten analyses te maken voor territoriaal gedrag. Het hebben van een territorium kan als voordeel hebben, dat voedsel goed toegankelijk is, maar het kan ook veel energie kosten om een territorium te verdedigen tegen soortgenoten. Het is de vraag wat zwaarder weegt. Brown (1969) heeft een model voorgesteld hoe een populatie de beschikbare ruimte in een bepaald gebied invult. Hij stelde dat eerst de rijke habitats worden ingenomen, vervolgens de arme habitats en daarna komen er dieren die geen territorium meer kunnen krijgen en blijven zwerven. Nolet (1994) vond in de Biesbosch een dergelijke invulling van het gebied. Fretwell (1972) onderscheidt twee mogelijke manieren waarop de populatiedichtheid gelimiteerd zou kunnen zijn en die aansluiten op het model van Brown (1969). Het eerste scenario wordt de 'ideal free distribution' genoemd. Dit scenario stelt dat allereerst de rijke habitats ingevuld worden en dat het aantal dieren die deze habitats innemen toeneemt, totdat de kosten van toenemende competitie het reproductieve voordeel van deze habitats zodanig verlagen, dat het gunstiger wordt om arme habitats in te nemen. Uiteindelijk leidt dit tot een situatie waarin alle individuen in de verschillende habitats ongeveer hetzelfde reproductie succes hebben, terwijl de dichtheid aan individuen per habitat verschilt.

Het tweede scenario draagt de naam 'ideal despotic distribution'. Hierin wordt gesteld dat door territoriaal gedrag het aantal individuen, dat een rijk habitat in kan nemen beperkt wordt. Hierdoor worden andere gedwongen zich te vestigen in arme habitats. Doordat de kosten van competitie bij dit scenario niet zo sterk toenemen, blijven de voordelen van het rijke habitat voor de daar gevestigde dieren gelden. Dit leidt ertoe dat het reproductieve succes dan ook groter is voor de dieren in rijke habitats t.o.v. van de dieren in arme habitats.

Voor de bever wordt gesuggereerd dat de populatiedichtheid bepaald wordt door de territorialiteit van de bever (Nolet, 1994; Aleksuk, 1968). Hiervoor werd ook de werking van geurmerken aangedragen. Onbezette gebieden waar kunstmatige geurvlagen werden geplaatst, werden minder snel ingenomen door bevers, dan onbezette gebieden waar geen kunstmatige geurvlagen werden geplaatst (Müller-Schwarze & Heckman, 1980; Welsh & Müller-Schwarze, 1989). Maar echt bewijs voor de suggestie dat de populatiedichtheid bepaald wordt door de territorialiteit van de bever is niet geleverd, doordat er niet is gekeken naar het reproductieve succes van dieren in habitats van verschillende kwaliteit in één gebied.

Het geurmerkgedrag van bevers werd al even aangehaald. Waarschijnlijk is het communiceren via geur belangrijk voor de bever, omdat het communiceren op basis van

geluid over langere afstand zeer beperkt is ontwikkeld en het een voornamelijk nachtactief dier is, zodat ook visueel de communicatie beperkt wordt (Wilson, 1971). Het plaatsen van geurmerken wordt ook door veel andere soorten zoogdieren gedaan (Johnson, 1973). Voorbeelden hiervan uit verschillende diergroepen zijn de Europese lynx (*Lynx lynx*), de gazelle (*Gazella dorcas*) en de Europese hamster (*Cricetus cricetus*). Gosling (1990) geeft een overzicht van mogelijke functies die het geurmerkgedrag kan hebben van soorten die territoriaal gedrag vertonen. Genoemd worden onder andere het intimideren van potentiële indringers, het vergemakkelijken van de oriëntatie in een territorium en het aantrekken of stimuleren van partners.

Welke functie het geurmerken bij bevers heeft, is niet helemaal zeker, hoewel er wel sterke aanwijzingen zijn dat het verdedigen van een territorium een belangrijke rol speelt (Rosell & Nolet, 1997; Schulte, 1998; Welsh & Müller-Schwarze, 1989). Aan de andere kant hebben er ook onderzoeken plaatsgevonden, die er op wijzen dat geurmarkering vooral als functie heeft om informatie tussen de verschillende dieren uit te wisselen en niet als een soort hekwerk om indringers tegen te houden (Butler & Butler, 1979; Svendsen, 1980).

In het voorjaar verlaten de tweejarige dieren de ouderlijke burcht en gaan op zoek naar een eigen territorium (Brady & Svendsen, 1981; Hodgdon & Lancia, 1983). In meerdere onderzoeken is naar voren gekomen dat in veel kolonies er een piek aan geurmerkactiviteit te zien is in dezelfde periode (Butler & Butler, 1979; Müller-Schwarze & Heckman, 1980; Svendsen, 1980; Rosell et al., 1998). Het ligt dus voor de hand om te veronderstellen dat in deze periode alle bevers duidelijk willen maken aan de zwervers welk gebied tot hun territorium behoort. Bij deze onderzoeken was de dichtheid aan bevers hoog of grensden de territoria in ieder geval pal aan elkaar en was er ook in de rest van het jaar een zekere basisactiviteit aan geurmarkering zichtbaar. Wellicht moeten de bevers het gehele jaar door aan hun burens kenbaar maken dat ze nog aanwezig zijn. Om te kunnen bepalen welk mechanisme het geurmerken stimuleert, zijn ook gegevens nodig over situaties waarin de dichtheid aan bevers nog laag is (Schulte, 1998). In de Gelderse Poort is de dichtheid aan bevers nog erg laag, hier zou gevonden kunnen worden dat alleen in het voorjaar een aanzienlijke geurmerkactiviteit is en het vervolgens sterk afneemt. Overigens is ook hier een basisactiviteit gedurende het hele jaar door te verwachten, als het geurmerken ook een belangrijke functie zou hebben voor de dieren binnen het territorium zelf.

Vraagstellingen:

- Is het mogelijk om op basis van de geplaatste geurmarkeringen de ligging en grootte van de territoria van de bevers te bepalen?
- Zijn de territoria qua grootte en bebostheid vergelijkbaar met die van de Biesbosch begin jaren negentig (kort na het uitzetten)?
- Vertonen de bevers in de Gelderse Poort met lage dichtheid hetzelfde geurmerkgedrag als in de Biesbosch bij hoge dichtheid?
- Wat is de functie van geurmarkering?

Materiaal & Methode

Onderzoeksgebied

De Gelderse Poort is gelegen rond het splitsingspunt van de Rijn in Waal, Nederrijn en IJssel. Er wordt naar gestreefd om in het Duits-Nederlandse grensgebied op een oppervlak van meer dan 5.000 ha, een zo compleet mogelijk rivier-ecosysteem van de grond te krijgen. Onderdeel hiervan is het herintroduceren van een aantal grote herbivoren, waaronder de bever (Helmer, 1993). Uitzettingen van de bever begonnen in september 1994 en tot en met november 1997 zijn er 50 dieren uitgezet, waarvan er eind 1997 zeker nog 20 in de Gelderse Poort aanwezig waren (Niewold et al., 1998). De tijdens dit onderzoek gevolgde dieren bevonden zich in het Rijnstrangengebied, de Lobberdensche Waard en de Gendtsche Polder (zie ook Bijlage III). De overige dieren bevonden zich in de Millinger- en Kekerdomse Waard en De Groenlanden (Niewold et al., 1998).

De Gelderse Poort kan de uitwisselingsmogelijkheden tussen de populaties in de Biesbosch en Duitsland vergroten, hetgeen van belang is voor de levensvatbaarheid van de populatie in de Biesbosch (Nolet, 1994).

Vergeleken met het eerste uitzetgebied van bevers in Nederland is de Gelderse Poort een zeer gefragmenteerd gebied. In de Gelderse Poort zijn verschillende soorten wetlands aanwezig zoals rivieren, afgesloten strangen en kleiputten. Hierdoor is er een grote variatie in de verschijningsvormen aan oevers en hun begroeiingen. De Gelderse Poort biedt dan ook vergeleken met de Biesbosch een grotere verscheidenheid aan voedsel, met name de ruime aanwezigheid van waterplanten steekt positief af bij de Biesbosch (Helmer, 1993).

Kaarten

Voor het goed in kaart kunnen brengen van de territoria aan de hand van geurmarkeringen en peilingen was het noodzakelijk over gedetailleerde en juiste kaarten te beschikken. Als basis hiervoor werden gebruikt de topografische kaarten van Nederland, bladen Lobith en Gendt (resp. 40G en 40D) met een schaal van 1:25000 (uitgave 1995, Topografische Dienst, Emmen). Aan de hand van deze kaarten, werd voor ieder territorium een kaart gemaakt met een schaal van 1:2500, met daarop aangegeven het verloop van de oevers. In het veld werden eventuele verschillen met de topografische kaarten gecorrigeerd en werden details in het verloop van de oevers toegevoegd. Afstanden werden gemeten met behulp van het aantal te nemen passen.

De lokaties werden als volgt aangeduid: Aerd (poel bij Aerd), Brug (rijnstrang bij de brug bij Aerd), Erfkamer (water rond Erfkamerlingenschap), Gemaal (gebied rond kleidepot bij Lobith), Gendt (Gendtse Polder), Lobber (Lobberdensche Waard) en Steen (watertje bij steenfabriek Lobith) (zie Bijlage III).

Peilingen en zichtwaarnemingen

Voor de plaatsbepaling van een vijftal bevers kon gebruik gemaakt worden van radiotelemetrie. Deze vijf bevers, verdeeld over vier territoria, hadden tijdens de onderzoeksperiode nog een werkzame zender bij zich. Bij een aantal andere bevers in het gebied waren de zenders reeds uitgevallen. De gebruikte zenders zenden uit in de 30 Mhz-frequentie, omdat deze frequentie een groot doordringend vermogen in water heeft (Muskens et al., 1997). Met behulp van een ontvanger met een raamantenne konden deze dieren gepeild

worden tot op een afstand van maximaal 500 meter.

De gezenderde dieren zijn minstens 1 keer per week gepeild gedurende de onderzoeksperiode en totaal gemiddeld op 25 verschillende dagen (range: 16-34). Gemiddeld werden er twee peilingen per dag uitgevoerd welke minstens een kwartier uit elkaar lagen (totaal range per gezenderd dier: 30-70). De peilingen vonden plaats van maart tot en met juni, terwijl de meeste peilingen werden uitgevoerd gedurende de maanden mei en juni, oftewel de tweede helft van de onderzoeksperiode. In deze periode werden naast vaststelling van de dagrustplaats, peilingen uitgevoerd om de bewegingen van de bevers te bepalen tijdens de nachttactieve periode.

Verder hebben alle uitgezette bevers twee kleuroormerken gekregen. De vrouwelijke dieren aan het rechteroor en de mannelijke dieren aan het linker oor, zodat bij het waarnemen van een bever makkelijk kan worden vastgesteld om welk geslacht het gaat.

Voor de nachtelijke waarnemingen werd naast radiotelemetrie gebruik gemaakt van een restlichtkijker, waarmee ongezenderde dieren waargenomen konden worden en eventueel de activiteit van de bevers mee kon worden vastgesteld.

De aanwezigheid van jongen werd vastgesteld door verscheidene avonden te posten bij de verschillende burchten om het gedrag van de ouders waar te nemen. Het veelvuldig binnen brengen van verse takken kan een aanwijzing zijn voor de aanwezigheid van jongen in de burcht. Daarnaast is er bij een aantal burchten geluisterd of er 'gepiep' van jongen te horen was.

Inventarisatie scent mounds

Om verwarring te voorkomen met engelstalige literatuur werd gebruik gemaakt van de engelse aanduidingen zoals die ook gebruikt zijn door Rosell and Nolet (1997). Scent mounds zijn hoopjes van bijvoorbeeld modder, gras of andere planten, die door bevers gemaakt worden met het doel een scent mark oftewel een geurvlag te plaatsen. Het onderscheid tussen een scent mound en een scent mark moet gemaakt worden, omdat op een bepaalde scent mound meerdere malen een scent mark geplaatst kan worden. De scent mound kan er dan hetzelfde uitzien, maar er is dan toch sprake van een verse scent mark. De locatie waar een scent mound wordt aangetroffen, wordt een scent mound site genoemd. Het is mogelijk dat op één site meerdere scent mounds aanwezig zijn. Rosell and Nolet (1997) onderscheidden sites wanneer ze meer dan 5 meter uit elkaar lagen. Tijdens dit onderzoek is daar van afgeweken door een site te koppelen aan de soort lokatie. Als een fourageerplaats en een wissel minder dan 5 meter uit elkaar lagen, maar bij beide wel een scent mound werd aangetroffen, werden deze als verschillende sites beschouwd. Met een wissel wordt in dit onderzoek bedoeld een meer dan eens gebruikt padje van een bever, die bijvoorbeeld van het ene naar een andere watergang leidt. Onderscheid met wissels van andere dieren was het duidelijkst door de aanwezigheid van een scent mark, maar ook de breedte van een wissel gaf een goede indicatie.

Van week 14 (30 maart) tot en met week 26 (26 juni) in 1998 zijn de zogenaamde scent mounds geïnventariseerd. Deze weken worden verder aangeduid als week 0 t/m week 12 van

de onderzoeksperiode. Het inventariseren hield in dat wekelijks alle oevers van de verschillende territoria langsgelopen werden en per site de aanwezigheid van zowel oude als verse scent marks werd genoteerd. Hierbij werd gelet op de aanwezigheid van de specifieke castoreumgeur, maar ook het uiterlijk van het hoopje modder of planten waarop de scent mark was afgezet. Dit was noodzakelijk omdat verse scent mounds niet altijd een geur bevatten. Dit kan komen doordat het menselijke reukorgaan niet alle chemische stoffen afkomstig uit de castoreum- en anale klieren kan waarnemen (Rosell & Nolet, 1997), maar ook doordat de geur in minder dan een week al verdwenen kan zijn, als gevolg van bijvoorbeeld regenval (eigen waarneming).

In week 0 werden ook alle sites aangetekend, waar geen verse scent mark was geplaatst, maar waar wel een oude scent mound werd aangetroffen. Dit kon een extra indicatie geven van de hoogte aan geurmerkactiviteit in winter en vroege voorjaar in de verschillende territoria. Het territorium van familie Brug strekte zich uit langs een groot deel van de Oude Rijnstrang, welke niet via landzijde te inventariseren was. De enige mogelijkheid was daardoor met behulp van een kano de oevers langs te gaan. Vanwege de tijdrovendheid hiervan, is van de wekelijkse controle langs dit traject afgezien en is dit traject alleen enkele malen tijdens de onderzoeksperiode gecontroleerd, op het aanwezig zijn van beveractiviteit en over welk deel van de rijnstrang zich dit precies uitstrekte.

Door Rosell & Nolet (1997) werden de territoria verdeeld in drie zones om de ligging van de scent mounds aan te kunnen geven. Dit was mogelijk doordat de territoria beschouwd konden worden als ware ze in één dimensie, aangezien er praktisch geen sprake was van aftakkingen in de territoria. In de Gelderse Poort is er sprake van een andere situatie doordat sommige territoria bestaan uit meerdere waters (dit is te zien in Bijlage I). Een dergelijke indeling was dan ook niet mogelijk waardoor alleen kwalitatief een uitspraak gedaan kon worden over de plaats en functie van de scent marks.

Vaststelling omvang en beschrijving territorium

De grootte van de territoria werd bepaald door de totale oeverlengte te bepalen. Hierbij zijn voor strangen en sloten beide oevers meegerekend en voor kleiputten alleen die oevers die echt gebruikt werden. Welke delen van strangen, sloten en kleiputten tot het territorium konden worden gerekend, werd bepaald door de aanwezigheid van geurmerken, vraatsporen en de peilingen. Vraatsporen werden tegelijkertijd met de wekelijkse inventarisatie van de scent marks vastgesteld, maar werden alleen opgetekend wanneer deze buiten het al bekende territorium werden aangetroffen, of daar een bijzondere aanleiding toe was, bijvoorbeeld het neerhalen van een hele boom.

Op de gemaakte kaarten werd aangetekend welke delen van de oevers onbebost en bebost waren. Ook is een schatting gemaakt van de bedekkingsgraad van het water in de verschillende territoria t.a.v. waterplanten als gele plomp en waterlelie. Gebleken is namelijk dat naast de bast van bomen, ook de wortelstokken van deze waterplanten een belangrijke voedselbron kunnen zijn in de winter (Ryden, 1992; Wilson, 1971). De aanwezigheid hiervan zou daarom mogelijk de grootte van het benodigde territorium kunnen bepalen.

Analyse

De Kruskal-Wallis one-way ANOVA voor het testen van de veranderingen in geurmerkactiviteit in de loop van de tijd werd uitgevoerd met SPSS (Norusis, 1990), net als de Mann-Whitney *U* test. De Spearman's rank correlation procedure voor het testen van verbanden tussen de verschillende variabelen werd uitgevoerd volgens Zar (1996). Beide non-parametrische toetsen werden gecorrigeerd voor knopen en 5% werd gebruikt als significantieniveau. Bij alle berekende gemiddelde waarden is de standaard deviatie aangegeven.

Resultaten

In dit hoofdstuk zijn de resultaten verkort weergegeven als gemiddelden en in grafiekvorm. De afzonderlijke waarden per familie/territorium staan in de tabel van Bijlage II.

Aanwezige families

Tijdens de onderzoeksperiode is het niet gelukt om alle leden van alle families waar te nemen. Het aantal dieren van de familie Erfkamer is onzeker en de adulte man van familie Gemaal is niet waargenomen. De aanwezigheid van een jong in de familie Gendt is zeker door een zichtwaarneming en ook is op basis van geluiden zekerheid over de aanwezigheid van jongen in de families Brug en Gemaal. Het gedrag van de dieren van familie Lobber lijkt er op te wijzen dat er voor het tweede achtereenvolgende jaar één of meerdere jongen zijn geboren, maar dit is niet zeker.

In tabel 1 staat aangegeven de aantallen dieren in de verschillende families en wanneer ze uitgezet zijn (Niewold et al., 1998).

Tabel 1: Overzicht van de opbouw van de families en de uitzetdata van de dieren. Tussen haakjes is aangegeven de zekere of mogelijke geboorte van jongen tijdens de onderzoeksperiode.

familienaam	aantal dieren	uitzetdatum
Aerdts	adult ♂ + adult ♀	april 96
Brug	adult ♂ + adult ♀ (+ jongen)	okt. 96 en okt. 95
Erfkamer	adult ♂ + subadult ♂	okt. 96
Gemaal	adult ♂ + adult ♀ (+ jongen)	sept. 94
Gendt	adult ♂ + adult ♀ (+ jong)	okt. 97
Lobber	adult ♂ + adult ♀ + 1 jaarling (+ jongen?)	okt. 96
Steen	adult ♂	okt. 96

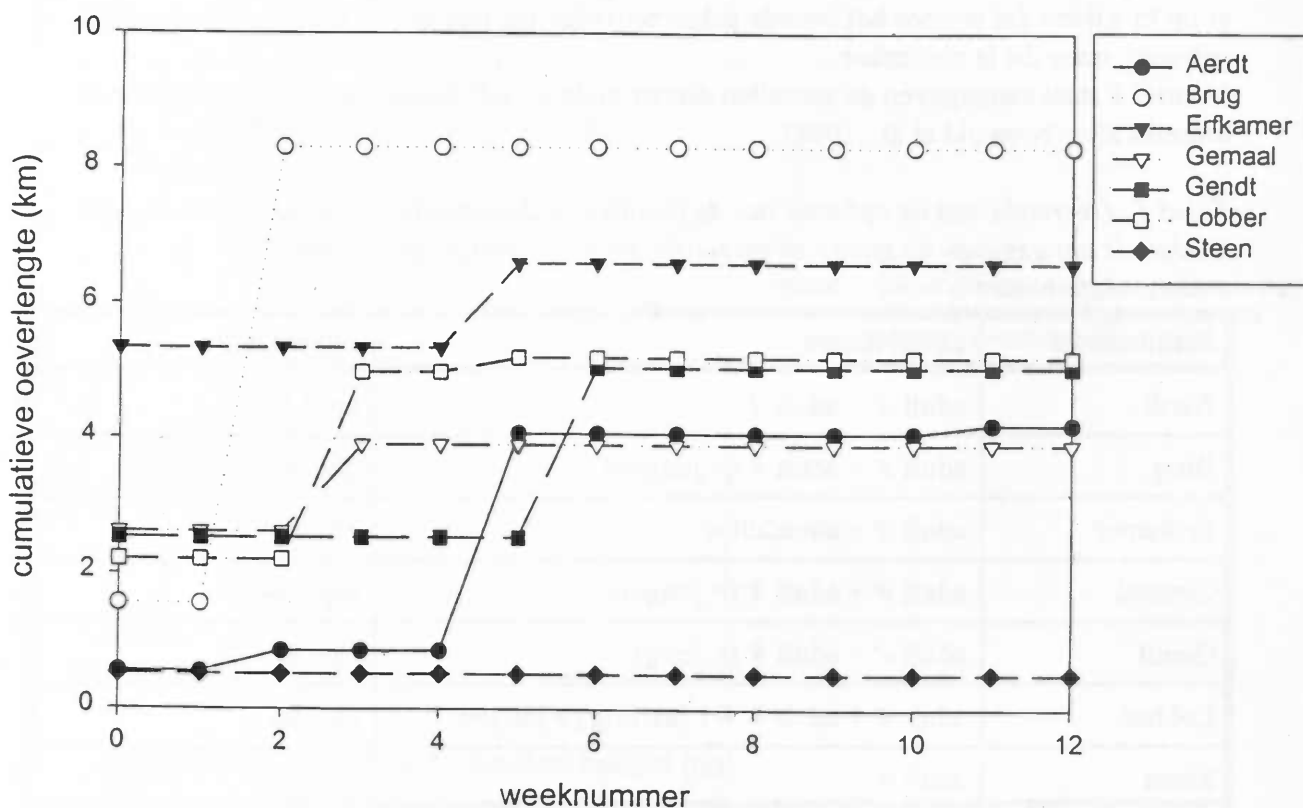
Territoria

De zeven territoria zijn weergegeven in Bijlage I. Op de aparte plattegronden is weergegeven op welke plaatsen zich zover bekend burchten en holen bevinden, waar eventuele legers zijn gelegen en waar de scent marks werden aangetroffen. Verder zijn de plaatspeilingen en zichtwaarnemingen ingetekend, waarbij aangetekend moet worden dat één stip verschillende peilingen kan betekenen op verschillende data of tijdstippen.

Uit deze kaartjes blijkt dat voor de families Aerdts, Erfkamer, Gendt en Steen geldt dat de peilingen en waarnemingen binnen het gebied vallen, dat als territorium beschouwd kan worden op basis van de gevonden scent marks. En hoewel niet aangegeven op de kaartjes, geldt dit ook voor de gevonden sporen van vraat. Voor de families Brug en Gemaal lijkt dit niet het geval, de scent marks beslaan niet gehele gebied dat als het territorium wordt beschouwd. Op de kaartjes in Bijlage I zijn echter alleen de verse scent marks aangegeven.

Bij beide families zijn ook oude scent marks gevonden, die overeenstemmen met de gevonden vraat en zichtwaarnemingen en peilingen. Deze werden in eerste instantie gemist doordat de territoria onopgemerkt waren uitgebreid, zodat onbekend is wanneer ze precies zijn geplaatst.

Uit het voorgaande blijkt al dat alleen voor de familie Lobber geldt, dat de geplaatst scent marks niet het gehele waargenomen territorium beslaan. Dit kwam hoofdzakelijk door het feit dat de geurmerkactiviteit van deze familie al in een vroeg stadium van het onderzoek afnam en pas daarna de uitbreiding van het territorium plaatsvond. Bij de andere families was tijdens de uitbreidingen of verschuiving van de territoria nog wel voldoende geurmerkactiviteit aanwezig.



Figuur 1: Verloop van de cumulatieve oeverlengte van de verschillende territoria gedurende de onderzoeksperiode (komt overeen met week 14 t/m 26 van 1998)

Zoals al aangegeven, bleek dat de bevers in de Gelderse Poort verschillende strategieën hadden qua territoriumgebruik in de loop der tijd. Sommigen breidden hun territorium uit, andere verschoven hun gebruikte territorium. In figuur 1 is de cumulatieve oeverlengte uitgezet die ze gedurende de onderzoeksperiode gebruikt hebben. Hier valt uit af te leiden dat deze veranderingen in territoriumgebruik grofweg plaatsvonden van week 2 tot week 6, oftewel van half april tot half mei. Daarna vonden nog wel verschuivingen plaats, maar er werden geen nieuwe gebieden meer geëxploiteerd. Het is echter niet mogelijk gebleken om per week aan te geven, welk deel van het territorium precies gebruikt werd. Dit is vooral te wijten aan

het feit, dat het aantal verse scent marks sterk afnam, maar ook doordat er door de bevers voor een groot deel overgestapt werd op waterplanten en kruiden als voedsel, waardoor duidelijke vraatsporen achterwege bleven.

Als de territoriumgrootte zoals die in de Gelderse Poort werd aangetroffen, wordt vergeleken met die in de Biesbosch in de eerste jaren van uitzetting, blijkt er een groot verschil te zijn. Gesteld dat het winterterritorium in de Gelderse Poort het best benaderd werd door de territoriumgrootte in week 0 van de onderzoeksperiode, is deze gemiddeld 2.2 km (± 1.5 ; $N=7$; range: 0.5-5.3). In de Biesbosch varieerde de gemiddelde territoriumgrootte tussen de 5.6 en 10.8 km in de eerste 4 jaren (Nolet, 1994). De hoeveelheid beboste oever in de Gelderse Poort bedroeg op dat moment gemiddeld 1.0 km (± 0.56 ; $N=7$; range: 0.2-1.6), terwijl in de Biesbosch het gemiddelde varieerde tussen de 2.0 en 3.7 km in de eerste 4 jaren (Nolet, 1997).

Het cumulatieve totaal aan gebruikte oeverlengte in de onderzoeksperiode in de Gelderse Poort bedroeg gemiddeld 4.8 km (± 2.2 ; $N=7$; range: 0.5-8.3). Dit valt het beste te vergelijken met de territoriumgrootte in de Biesbosch, zoals die werd aangetroffen aan het eind van de lente. Deze bedroeg hier in het eerste jaar gemiddeld 36.5 km en nam af tot 6.4 km in het vierde jaar (Nolet, 1997).

Er is ook gekeken of er een verband is tussen het aantal dieren in een familie en de grootte van het winterterritorium (figuur 2). Er bleek echter geen significante correlatie te zijn ($r_s = 0.323$, $N=7$, $P>0.2$).

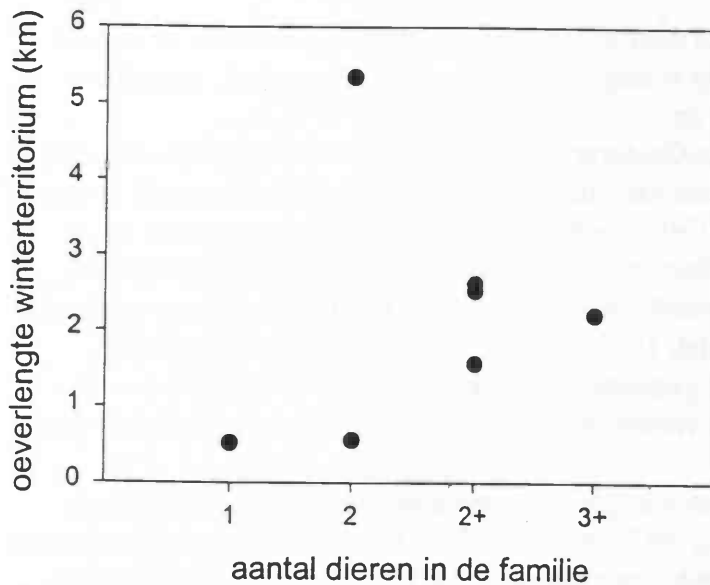
In Bijlage III is een overzichtskaart weergegeven met daarin ingetekend de 7 territoria. Hierbij is uitgegaan van het cumulatieve totaal van gebruikte oeverlengte. Uit dit overzicht blijkt dat de gebruiksruidten van de verschillende kolonies ruimtelijk gescheiden zijn. Het is echter niet uitgesloten dat de families in de oude rijnstrang contact met elkaar onderhouden, aangezien de territoria via water of via een korte wissel over land onderling gemakkelijk bereikbaar zijn. Tussen de families Aerdts en Brug wordt de grens waarschijnlijk gevormd door een gemaaltje, terwijl tussen de families Brug en Erfkamer waarschijnlijk een stukje niemandsland is van een paar honderd meter, doordat het wellicht een minder geschikt biotoop vormt voor de bevers.

De territoria bleken over een zeer uiteenlopend oppervlak aan waterplanten te beschikken, met een gemiddeld oppervlak van 0.70 ha (± 0.75 , $N=7$, range: 0-1.89). Er werd een positief verband gevonden tussen de hoeveelheid beboste oever en het oppervlak aan waterplanten ($r_s = 0.893$, $N=7$, $P=0.02$) (figuur 3).

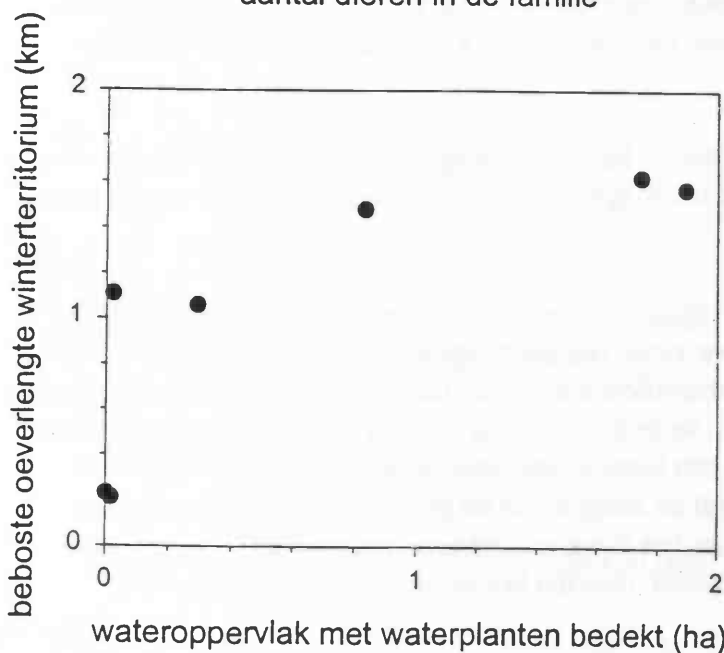
Geurmarkering

Het gemiddeld aantal scent marks per familie in de Gelderse Poort was 35 (± 13 ; $N=7$; range: 18-50). De geurmerkactiviteit in de loop der tijd tijdens de onderzoeksperiode, is weergegeven in figuur 4. Het gemiddeld aantal scent marks per week bleek significant te veranderen (Kruskal-Wallis one-way ANOVA, $X^2 = 35.8$, $df = 6$, $P = 0.0002$).

Het aantal sites waar scent marks gedurende de onderzoeksperiode werden geplaatst, betrof gemiddeld per territorium 20 (± 10 ; $N=7$; range: 9-41). Het aantal sites gevonden in week 0 (met en zonder verse scent marks) betrof 9 (± 7 ; $N=7$; range: 2-25).



Figuur 2: De oeverlengte van het winterterritorium uitgezet tegen de grootte van de familie

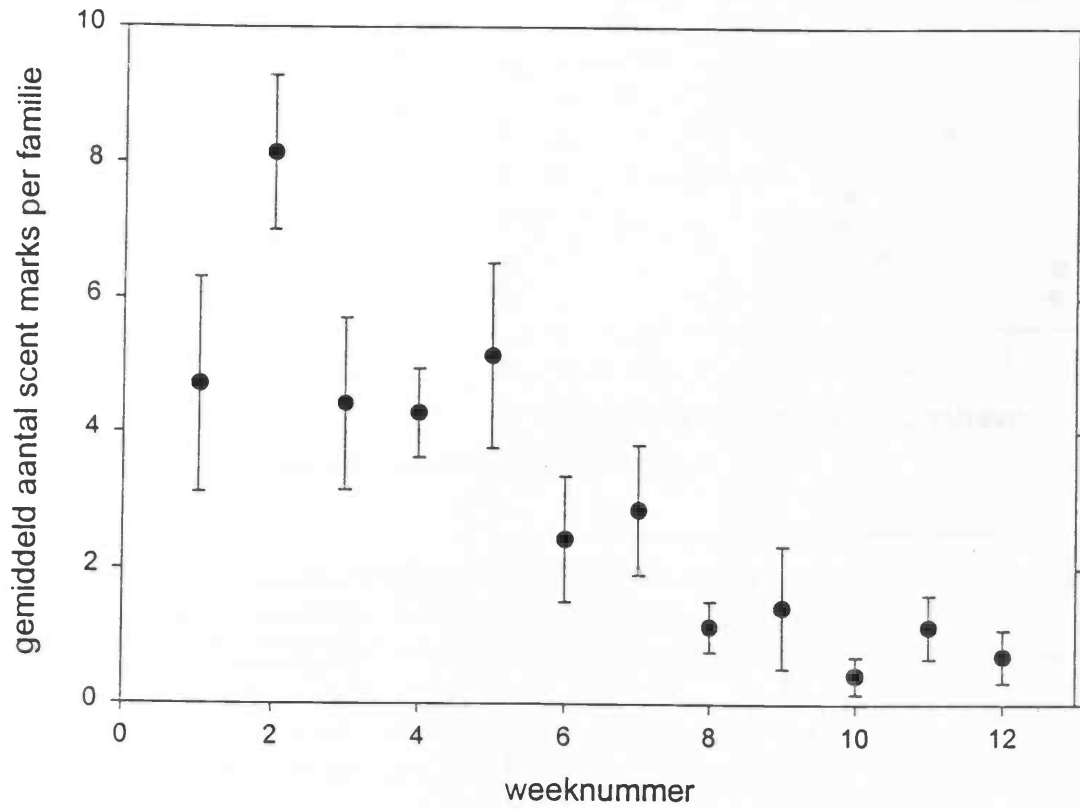


Figuur 3: De lengte aan beboste oevers in het winterterritorium uitgezet tegen de wateroppervlakte bedekt door waterplanten

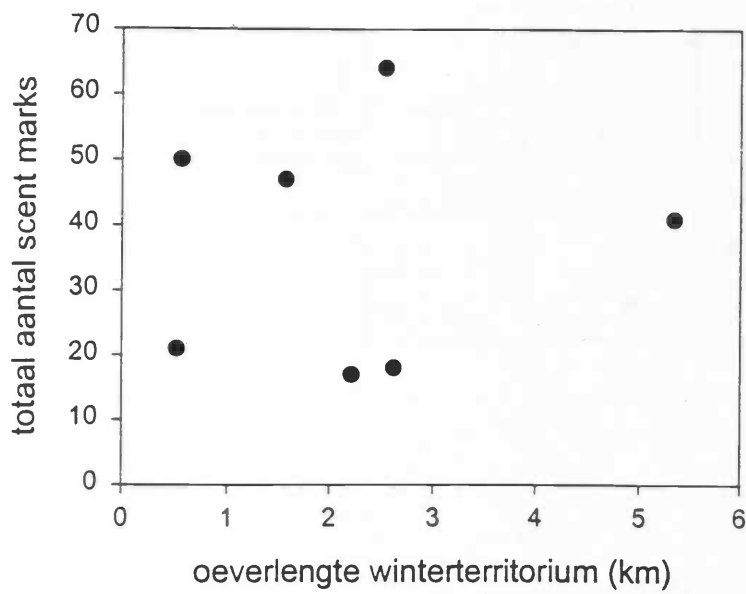
Er bleek geen verband te zijn tussen de grootte van het winterterritorium en het aantal geplaatste scent marks gedurende de hele onderzoeksperiode (figuur 5: $r_s = -0.107$, $N=7$, $P>0.5$). Net zo min als er een verband bleek te zijn tussen de grootte van het winterterritorium en het aantal gevonden sites in week 0 (figuur 6: $r_s = 0.714$, $N=7$, $P=0.1$). Ook werd er geen verband gevonden tussen het totaal geplaatste scent marks en de hoeveelheid beboste oevers werden genomen (figuur 7: $r_s = -0.036$, $N=7$, $P>0.5$).

Geen significante correlatie werd gevonden tussen de cumulatieve oeverlengte van de territoria en het totaal aan sites, waar verse scent marks waren gevonden tijdens de onderzoeksperiode (figuur 8: $r_s = 0.571$, $N=7$, $P=0.2$).

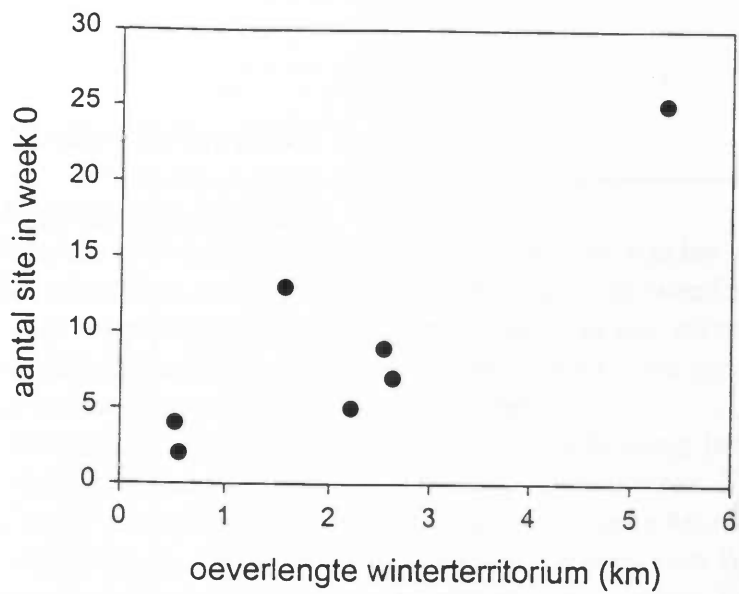
Ook tussen het aantal dieren in de familie en het aantal geplaatste scent marks, werd in de Gelderse Poort geen verband gevonden (figuur 9: $r_s = -0.328$, $N=7$, $P>0.2$).



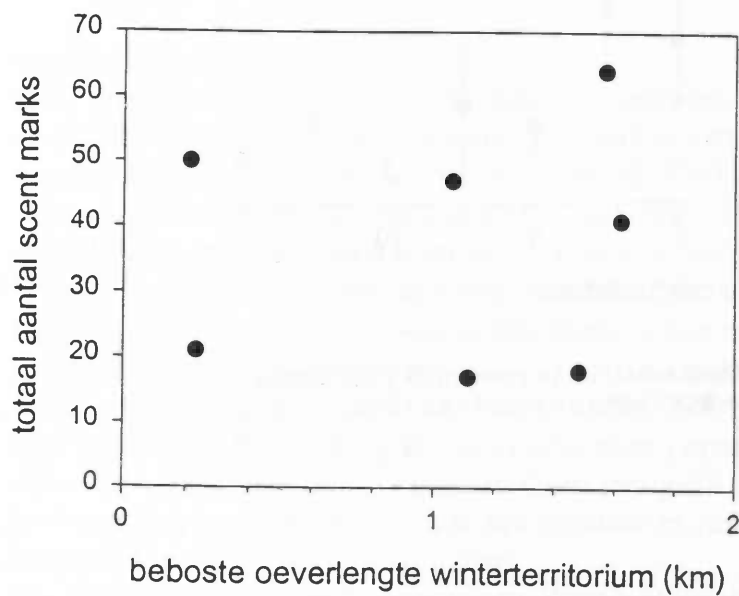
Figuur 4: Het verloop van het gemiddeld aantal verse scent marks per familie gedurende de onderzoeksperiode (week 15 t/m 26 van 1998)



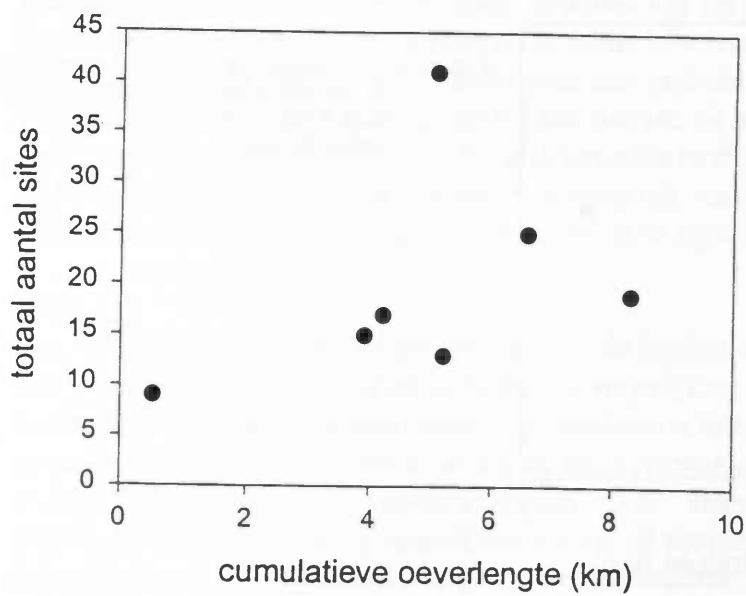
Figuur 5: Het totaal aantal verse scent marks in de onderzoeksperiode uitgezet tegen de oeverlengte van de winterterritoria



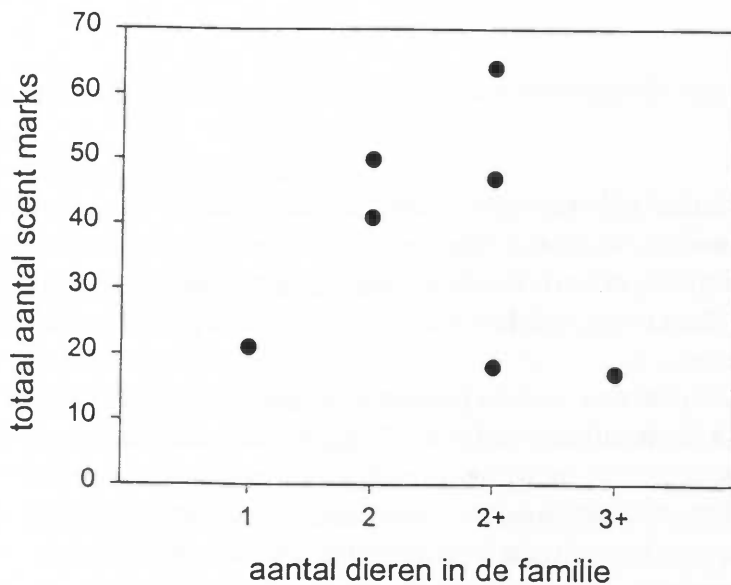
Figuur 6: Het aantal gevonden sites in week 0 uitgezet tegen de oeverlengte van de winterterritoria



Figuur 7: Het totaal aantal verse scent marks in de onderzoeksperiode uitgezet tegen de lengte aan beboste oevers van de winterterritoria



Figuur 8: Het totaal aantal sites als functie van de cumulatieve oeverlengte per territorium



Figuur 9: Het totaal aantal scent marks als functie van het aantal dieren per familie

De families in de Gendtse Polder en in de Lobberdensche Waard konden als enige beschouwd worden als buurloze families. Tussen deze twee families (gem. = 41 ± 24 , $N=2$) en de overige families (gem. = 35 ± 13 , $N=5$) bleek echter geen significant verschil te zijn in het aantal scent marks (Mann-Whitney U test, $U = 5$, $P = 1$).

Er was ook geen significant verschil in aantal scent marks tussen de families met (gem. = 36 ± 20 , $N=4$) en zonder jongen (gem. = 37 ± 12 , $N=3$) (Mann-Whitney U test, $U = 5$, $P = 0,8571$).

In tabel 2 is aangegeven op welke soort sites de scent marks zijn aangetroffen. Onder rustplaats wordt verstaan een burcht, hol of leger. De sites die vallen onder het kopje 'overig' zijn niet nader te classificeren en als zodanig samengenomen. Het betref hier nog geen kwart van het totaal aantal sites.

Tabel 2: Overzicht van de scent mound sites gedurende de onderzoeksperiode.

week:	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	totaal
rustplaats	3	4	3	3	1	0	0	0	0	0	1	0	15
fourageerplek	18	18	5	12	10	4	5	1	1	0	2	1	77
wissel	6	23	15	10	13	9	7	5	6	3	2	1	100
overig	6	12	8	5	12	4	8	2	3	0	3	3	66
totaal	33	57	31	30	36	17	20	8	10	3	8	5	258

Discussie & Conclusies

Samenstelling families

Eén van de moeilijkheden tijdens dit onderzoek was het vaststellen van de juiste samenstelling van de verschillende families. Van twee families, die van het Gemaal en die van Erfkamer, was onbekend hoeveel dieren er met zekerheid huisden. Doordat de dagrustplaatsen van deze families onbekend was, was het niet mogelijk hier te posten om bij het uitzwemmen de dieren waar te nemen.

Verder gold voor de familie van het Gemaal de vraag, in hoeverre de vrouw contact onderhield met de vrijgezelle man van de Steenfabriek. Zij bleek in juni één of meerdere jongen geworpen te hebben in een burcht, welke in het najaar nog bewoond was door de vrijgezelle man en in de winter door hem verlaten was. Wellicht was zij door hem bevrucht, maar ook kan haar zoon de vader zijn van deze jongen. Van hem is echter onbekend of hij nog in het Gemaal territorium aanwezig was.

Inventarisatie scent marks

Door verschillende oorzaken zijn er tijdens het onderzoek scent marks gemist tijdens het inventariseren. Eén daarvan is dat een deel van het territorium van de Brug niet wekelijks werd geïnventariseerd (zie Materiaal & Methode). Het bleek overigens, dat alleen in de eerste weken hier scent marks werden geplaatst, zodat de gevonden scent mark piek in het begin van de onderzoeksperiode, alleen maar versterkt zou worden.

Voor de familie van het Gemaal bleek, dat ze onopgemerkt hun activiteitsgebied hadden verlegd of vergroot. Het vrouwelijke dier bleek opeens in een zandwinningsput te zitten, waar ze nog nooit eerder was waargenomen. Dit heeft ertoe geleid dat gedurende de eerste twee weken, dat ze zich daar bevond en ze scent marks heeft geplaatst, deze niet geïnventariseerd zijn. Daarna zijn hier geen verse scent marks meer gevonden, dus klaarblijkelijk heeft ze deze alleen bij aankomst in de put geplaatst. Overigens geldt ook voor deze scent marks, dat ze in het begin van de onderzoeksperiode zijn geplaatst en het missen hiervan dus niets afdoet aan de gevonden piek in geurmerkactiviteit.

Het missen van scent marks door onbereikbaarheid speelt praktisch geen rol, alleen bij Erfkamer kan dit nog gespeeld hebben. Een deel van dit gebied was noch te voet noch per kano bereikbaar en activiteit van bevers kon hier niet worden vastgesteld. Het gaat hierbij om een oeverlengte van een paar honderd meter met veel oud hout.

Een laatste element dat een rol gespeeld kan hebben bij het inventariseren bij de scent marks, is de sterk wisselende waterstand. Bij alle territoria heeft de waterstand gedurende de onderzoeksperiode geschommeld en het is mogelijk, dat hierdoor scent marks onopgemerkt zijn gebleven door overspoeling. Toch zal dit geen significant aantal zijn geweest.

Peilingen

Om vast te kunnen stellen of het bepalen van de ligging en grootte van de territoria op basis van geurmerkactiviteit accuraat is, moet een vergelijking gemaakt worden met een andere methode. De peilingen hebben echter niet voldoende intensief, gedurende de gehele onderzoeksperiode plaatsgevonden om op basis hiervan een goede vergelijking te kunnen maken. Op basis van de gemaakte peilingen zouden kleinere territoria gevonden zijn, zodat niet uit te sluiten valt dat bij intensiever peilen, de territoria juist groter blijken te zijn dan nu bepaald. Overigens ligt dit niet in de lijn der verwachting, aangezien ook de vraatsporen die

aangetroffen werden, binnen de op basis van de scent marks bepaalde territoria lagen.

Ligging en grootte territoria

Uit dit onderzoek is gebleken dat het in principe goed mogelijk is, de ligging en grootte van de territoria van bevers te bepalen, aan de hand van gevonden scent marks. Hierbij moeten echter een aantal kanttekeningen gemaakt worden. Ten eerste lijkt dit alleen op te gaan in de periode waarin de hoogste geurmerkactiviteit plaats vindt. De dieren blijken dan gezien de gedane zichtwaarnemingen en peilingen, inderdaad binnen dit gemarkeerde gebied te bevinden, op een enkele uitzondering na. Aangezien het aantal scent marks na deze piek zo afneemt, is het inventariseren hiervan dan niet langer toerijkend. Ten tweede blijken na dit tijdstip de territoria nog te kunnen verschuiven of uitgebreid te worden. Op dat moment moet overgestapt worden op andere aanwijzingen. Dit kunnen vraatsporen zijn, maar wanneer de bevers alleen nog waterplanten eten, wordt dit zo lastig, dat zichtwaarnemingen of peilingen noodzakelijk zijn, om de territoria van de bevers te kunnen bepalen.

Daarnaast zal het zo zijn dat wanneer de dichtheid aan bevers hoger ligt of de territoria pal aan elkaar liggen, het moeilijker zal zijn om te bepalen waar precies de grens ligt, aangezien aan de scent marks niet te zien is welke bever de maker is. Rosell et al. (1998) en Rosell & Nolet (1997) vonden een verhoogde hoeveelheid aan scent marks op de grenzen van de territoria. De vraag is of dit voldoende aanwijzingen geeft en er in deze gevallen niet altijd ook zichtwaarnemingen plaats moeten vinden, om de grenzen met zekerheid te kunnen vaststellen.

De waargenomen verschuivingen en vergrotingen van de territoria in de Gelderse Poort tijdens de onderzoeksperiode, wijken niet af van wat werd gevonden in de Biesbosch (Nolet, 1994). Ook hier bleek in de eerste jaren na uitzetting, dat de territoria in het voorjaar en zomer groter waren dan in de winter. Later toen de dichtheid aan bevers toenam, werden de territoria kleiner en behielden ze gedurende het gehele jaar dezelfde omvang.

De reden van deze verschuivingen en uitbreidingen van de territoria zou kunnen zijn, dat er een ander aantrekkelijker voedselaanbod in de lente en zomer is op plaatsen buiten hun winterterritorium. Zolang de verschillende territoria niet pal aan elkaar grenzen, hebben de bevers de mogelijkheid van deze ruimte te profiteren.

Er is wel eens gesuggereerd dat het territoriale gedrag van bevers ervoor zou zorgen, dat ze hun voedselbronnen niet zouden uitputten (Aleksiuk, 1968) en dat de grootte van hun winterterritorium hierop gebaseerd is. Het is echter gebleken dat overexploitatie van voedselbronnen door bevers geregeld voorkomt (Nolet, 1994; Ryden, 1992). Dit sluit overigens niet uit dat het territoriale gedrag in principe neerkomt op de verdediging van voedselbronnen.

Als er een vergelijking gemaakt wordt met de beginsituatie in de Biesbosch (Nolet, 1994), blijken de territoria in de Gelderse Poort een stuk kleiner te zijn en is ook de hoeveelheid beboste oever kleiner. Er werd gehoopt om een aanwijzing te vinden waarom de verschillende territoria in de Gelderse Poort onderling sterk in grootte verschilden. Eén van de ideeën was, dat het voedselaanbod in de winter wel eens de beperkende factor zou kunnen zijn. De verwachting was dat er daarom mogelijk een negatief verband zou kunnen zijn tussen de hoeveelheid beboste oever en de oppervlakte aan waterplanten, omdat beide in de winter een bijdrage kunnen leveren aan de voedselvoorziening van de bever. Er werd echter een

positief verband gevonden. En hoewel de schatting van de oppervlakte aan waterplanten zeer grof is gedaan, kan dat niet de oorzaak zijn van het gevonden verband. Toch kan de aanwezigheid van waterplanten een rol spelen in de grootte van de territoria t.o.v. de Biesbosch, bijvoorbeeld doordat wellicht door het aanbod aan waterplanten, het totale aanbod aan voedsel groter is per km oever (Helmer, 1993). De sterke fragmentatie van de potentiële leefgebieden in de Gelderse Poort zou echter wel eens belangrijker kunnen zijn in de beperking wat territoriumgrootte betreft.

Soorten sites

In de Biesbosch (Rosell & Nolet, 1997) werd gevonden, dat meer dan de helft van de scent mounds gemaakt waren op plaatsen die niet als rustplaats, fourageerplaats of wissel aangemerkt kon worden. Hieruit werd geconcludeerd dat de scent marks vooral een rol spelen bij het verdedigen van territoria. In de Gelderse Poort bleek het aantal scent marks dat tot overig gerekend werd, ongeveer een kwart van het totaal te zijn. Daar komt nog eens bij dat van deze 'overige' lokaties, zeker niet gezegd kan worden dat ze op de uiterste randen van het territorium waren geplaatst, zoals wel werd gevonden in de Biesbosch (Rosell & Nolet, 1997). Op basis van lokatie van de scent marks gevonden in de Gelderse Poort, kan dan ook niet geconcludeerd worden, dat de voornaamste rol van de scent marks de verdediging is.

Seizoenspiek in geurmerkactiviteit

Uit de resultaten blijkt duidelijk dat er sprake is van een piek aan geurmerkactiviteit in april, hoewel niet bekend is hoe hoog de intensiteit aan het plaatsen van scent marks in de voorafgaande periode was. Dit resultaat komt overeen met bevindingen in andere studies (Butler & Butler, 1979; Rosell et al., 1998; Svendsen, 1980). In de Biesbosch kon dit niet significant worden aangetoond, maar leek er wel degelijke sprake van verhoogde activiteit eind april (Rosell & Nolet, 1997).

In tegenstelling tot in de Biesbosch, waar tot en met de zomer een redelijke geurmerkactiviteit werd waargenomen (Rosell & Nolet 1997), zakte deze in de Gelderse Poort sterk in. Mogelijk dat door de lage dichtheid aan bevers de stimulans, om gedurende het hele jaar scent marks te plaatsen, ontbreekt. De piek in het voorjaar zou in dat geval een gevolg zijn van instinctmatig gedrag zonder externe stimulans. Ondanks dat er geen tweejarige bevers rondzwerven, beginnen de dieren toch scent marks te plaatsen. De uitkomst van dit onderzoek lijkt dan ook een aanwijzing dat de voornaamste functie van de scent marks het verdedigen van het territorium is. Anders is de verwachting dat er een hogere basisactiviteit aan het plaatsen van scent marks zou worden gevonden. Anderzijds wijzen de resultaten van dit onderzoek er niet op, dat de scent marks in de zomer gebruikt worden voor een ander doel, gezien het zeer lage niveau aan geplaatste scent marks. Dit sluit overigens niet uit dat in een ander seizoen de scent marks wel degelijk een andere communicatiefunctie vervullen.

Aantallen scent marks

In de Biesbosch werd er door Rosell & Nolet (1997) een positief verband gevonden tussen de lengte aan beboste oevers en het aantal scent marks. Dit werd niet gevonden in de Gelderse Poort, net als het wel of niet hebben van buren geen significant verschil uitmaakte in het aantal aangetroffen scent marks. In de Biesbosch werd gevonden, dat des te groter het aantal buurterritoria, des te groter het aantal scent marks dat werd geplaatst. Onduidelijk is of de

hoeveelheid beboste oever van de territoria in de Biesbosch, direct samenhangt met de grootte van de territoria en daarmee ook samenhangt met het aantal buurterritoria. Hierdoor zou het gevonden verband in de Biesbosch tussen beboste oevers en het aantal scent marks wel eens een artefact kunnen zijn.

Bij dit onderzoek werden geen verbanden gevonden tussen de aantallen scent marks en parameters als het aantal dieren per familie, de grootte van het winterterritorium en de cumulatieve oeverlengte gedurende het onderzoek. Ook de aanwezigheid van jongen leek geen verschil te veroorzaken in het aantal geplaatste scent marks.

Er werd dan ook geen aanwijzing gevonden, wat de mogelijke reden of stimulerende factor is voor het plaatsen van scent marks.

Aanbevelingen

Om te testen of het inventariseren geurmerkactiviteit inderdaad een accurate methode is om de ligging en grootte van de territoria te bepalen, zou het goed zijn om onafhankelijk van elkaar twee mensen hieraan te laten werken. Hierbij zou één de territoria in kaart moeten brengen op basis van de geurmerkactiviteit en de ander op basis van peilingen en zichtwaarnemingen. Een vergelijking van de uitkomsten zou dan de bruikbaarheid van beide methoden aan kunnen geven.

Om meer duidelijkheid te krijgen over de functie van de scent marks en de stimuli die dit gedrag oproepen, zou de komende jaren het geurmerkgedrag in de Gelderse Poort gevolgd moeten worden. De verwachting is dat naar mate de dichtheid aan bevers toeneemt, ook de geurmerkactiviteit toeneemt.

Een andere mogelijkheid om dit te benaderen is, om aan de rand van een aantal territoria familievreemde geurmerken te plaatsen. Hiermee kan wellicht een hogere dichtheid aan bevers nagebootst worden, waartegen ze hun territorium moeten verdedigen. Schulte (1998) heeft al aangetoond dat bevers onderscheid kunnen maken tussen familie-eigen en familievreemde scent marks. Verhoging van de geurmerkactiviteit bij families waar familievreemde geurmerken zijn geplaatst t.o.v. de ongemanipuleerde families, kan een aanwijzing zijn voor de stimulerende werking. Overigens is dit laatst moeilijk uitvoerbaar in de Gelderse Poort, vanwege de zeer grote verscheidenheid in territoria tussen de families onderling. Hierdoor worden vergelijkingen al snel verstoord door andere verschillen en verder maakt het lage aantal families een goede statistische vergelijking lastig. Schulte (1998) vond geen toename in het aantal scent mounds dat werd gemaakt onder invloed van plaatsing van familievreemde scent marks. Dit is wellicht te verklaren, doordat daar al sprake was van een hogere dichtheid aan bevers en hierdoor de geurmerkactiviteit al op een hoger peil lag, dan in de Gelderse Poort is waargenomen.

Nawoord

Mijn dank gaat allereerst uit naar de bevers die het mij soms erg moeilijk maakten, maar uiteindelijk genoeg van zichzelf hebben laten zien om er een verslag over te kunnen schrijven. Verder wil ik mevrouw Van Alst bedanken voor de zeer gastvrije huisvesting op haar erf, Staatsbosbeheer voor de toestemming voor betreding van hun terreinen, Anke voor haar aanvullende waarnemingen in het veld, Joost voor zijn adviezen omtrent onderzoek en verslag, het IBN-DLO om als vrijwillig aan de slag te gaan en als laatste Freek voor de totale begeleiding, zowel met extra waarnemingen in het veld als de aanwijzingen voor de verslaglegging.

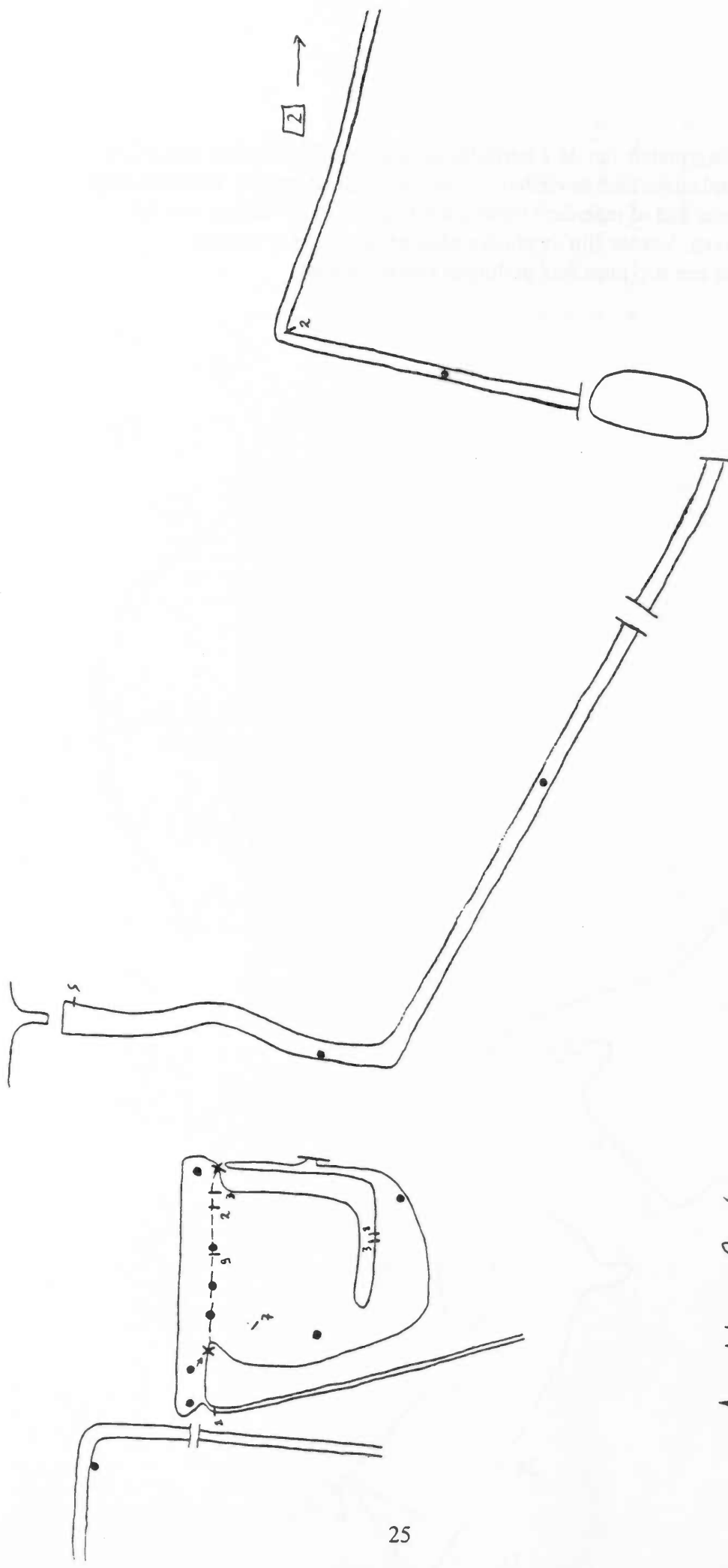
Literatuur

- Aleksiuk, M., 1968. Scent-mound communication, territoriality, and population regulation in beaver (*Castor canadensis* Kuhl). *Journal of Mammalogy*, 49: 759-762.
- Brady, C.A. and Svendsen, G.E., 1981. Social behaviour in a family of beaver, *Castor canadensis*. *Biology of Behaviour*, 6: 99-114.
- Brown, J.L., 1969. The buffer effect and productivity in tit populations. *American Naturalist*, 103: 347-354.
- Butler, R.G. and Butler, L.A., 1979. Toward a functional interpretation of scent marking in the beaver (*Castor canadensis*). *Behavioral and Neural Biology*, 26: 442-454.
- Fretwell, S.D., 1972. Populations in a seasonal environment. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Futuyma, D.J., 1986. Evolutionary Biology, 2nd edition, Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts.
- Gosling, L.M., 1990. Scent marking by resource holders. Alternative mechanisms for advertising the costs of competition, pp. 315-328, in Macdonald, D.W., Müller-Schwarze, D. and Natynczuk, S.E. (eds.). *Chemical Signals in Vertebrates*. Oxford University Press, Oxford.
- Helmer, W., 1993. Bevers in de Gelderse Poort. Stichting Ark, Laag Keppel, 41 p.
- Hodgdon, H.E. and Lancia, R.A., 1983. Behavior of the North American beaver, *Castor canadensis*. *Acta Zool. Fennica*, 174: 99-103.
- Johnson, R.P., 1973. Scent marking in mammals. *Animal behavior*, 21: 521-535.
- Müller-Schwarze, D. & Heckman, S., 1980. The social role of scent marking in beaver (*Castor canadensis*). *Journal of Chemical Ecology*, 6: 81-95.
- Muskens, G.J.D.M., Niewold, F.J.J., Broekhuizen, S. and Van Wingerden, W.K.R.E., 1997. Onderzoek naar de populatieontwikkeling van bevers in de Gelderse Poort. Jaarverslag 1995 en 1996. Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek (IBN-DLO), Wageningen, 46 p.
- Niewold, F.J.J., Muskens, G.J.D.M., Van Wingerden, W.K.R.E. and Woesthuis, H., 1998. De bevers van de Gelderse Poort in 1997. Jaarverslag monitorproject 1997. Instituut voor Bos- en Natuuronderzoek (IBN-DLO), Wageningen, 11 p.
- Nolet, B.A., 1994. Return of the beaver tot the Netherlands: Viability and prospects of a re-introduced populations. Ph.D. thesis, Rijksuniversiteit Groningen, Groningen.

- Norusis, M.J., 1990. SPSS Base System User's Guide, SPSS inc. Chicago, USA.
- Rosell, F., Bergan, F. and Parker, H., 1998. Scent-marking in the Eurasian beaver (*Castor fiber*) as a means of territory defense. *Journal of Chemical Ecology*, 24: 207-219.
- Rosell, F. and Nolet, B.A., 1997. Factors affecting scent-marking behavior in Eurasian beaver (*Castor fiber*). *Journal of Chemical Ecology*, 23: 673-689.
- Ryden, H., 1992. De lelievijver: vier jaar met een beverfamilie. Uitgeverij De Arbeiderspers, Amsterdam.
- Schulte, B.A., 1998. Scent marking and responses to male castor fluid by beavers. *Journal of Mammalogy*, 79: 191-203.
- Svendsen, G.E., 1980. Patterns of scent-mounding in a populations of beaver (*Castor canadensis*). *Journal of Chemical Ecology*, 6: 133-148.
- Welsh, R.G. & Müller-Schwarze, D., 1989. Experimental habitat scenting inhibits colonization by beaver, *Castor canadensis*. *Journal of Chemical Ecology*, 15: 887-893.
- Wilson, L., 1971. Observations and experiments on the ethology of the European beaver (*Castor fiber* L.). *Viltrevy*, 8: 115-266.
- Wittenberger, F.F., 1981. Animal social behavior. Wadsworth, Inc., Belmont, USA.
- Zar, J.H., 1996. Biostatistical analysis. Third edition, Prentice-Hall, London.

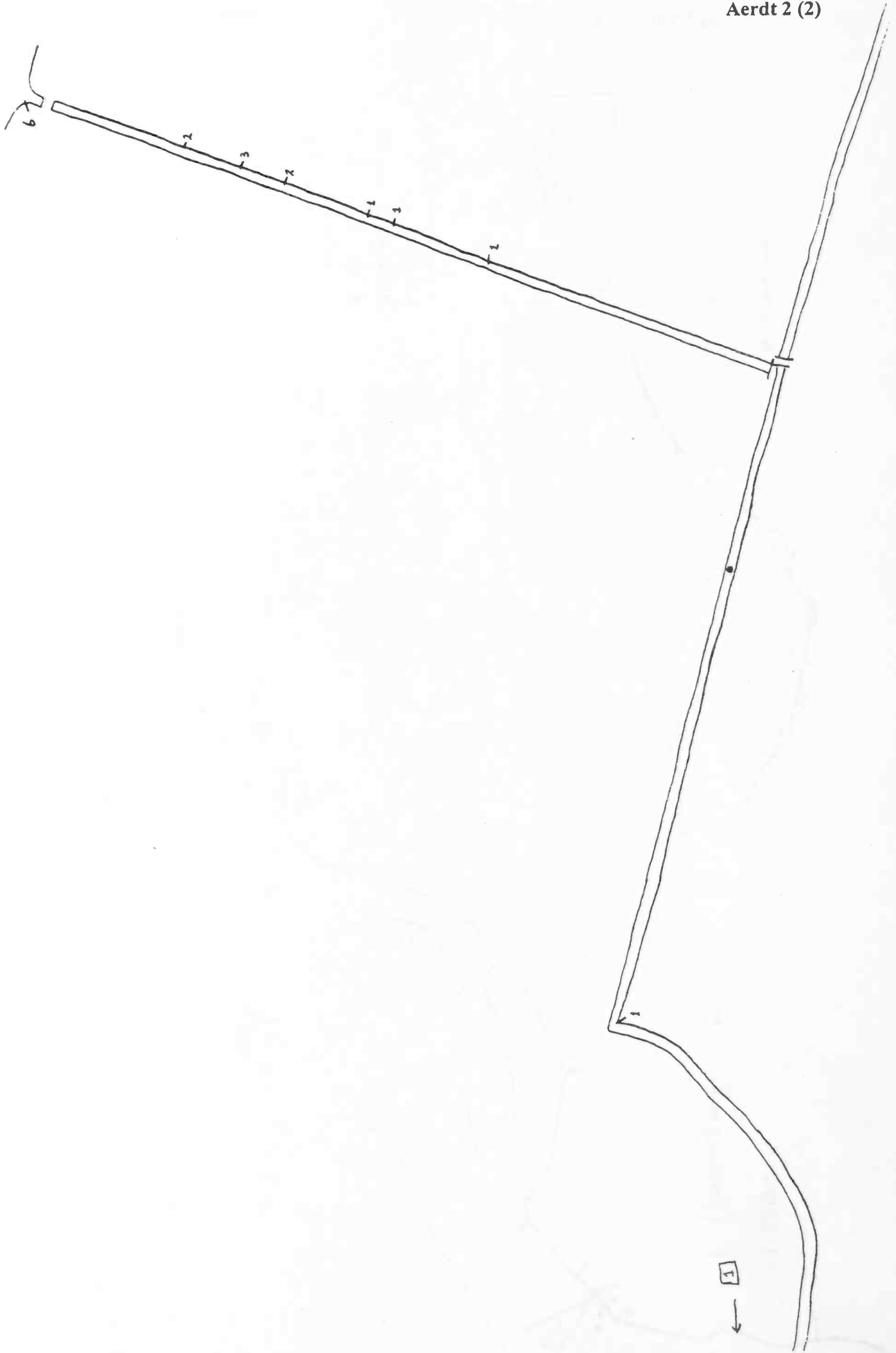
Bijlage I

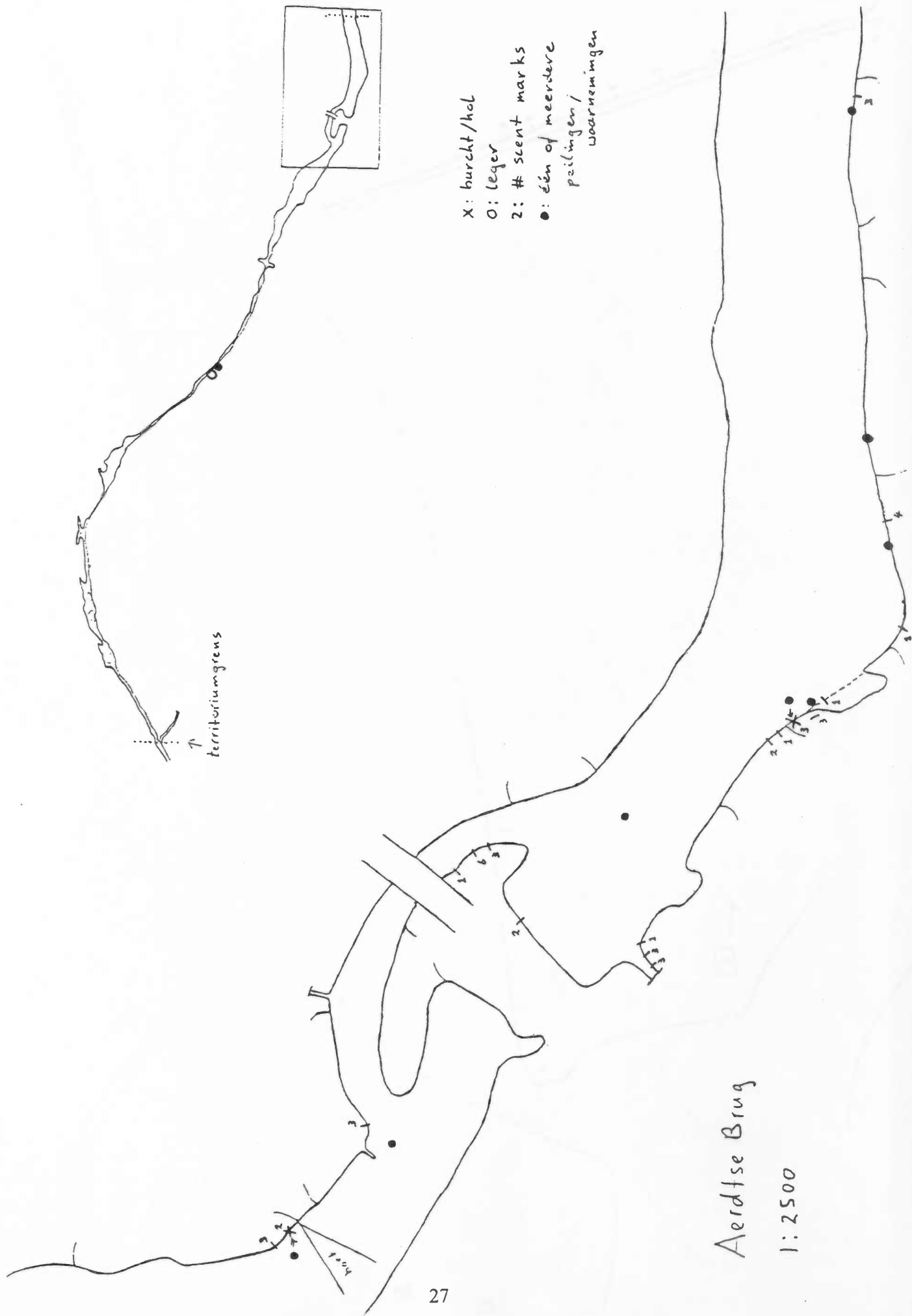
In deze bijlage staan de plattegronden van de 7 territoria aangegeven. Voor zover bekend, is aangegeven waar de dagrustplaatsen zich bevinden (holen, burchten en legers). Daarnaast zijn alle plaatsen aangegeven, waar één of meerdere verse scent marks zijn gevonden, met het precieze aantal daarbij gegeven. Verder zijn de plaatspeilingen ingetekend, waarbij opgemerkt moet worden, dat één stip meerdere peilingen kan betekenen.



Aerdse Poel

1:2500



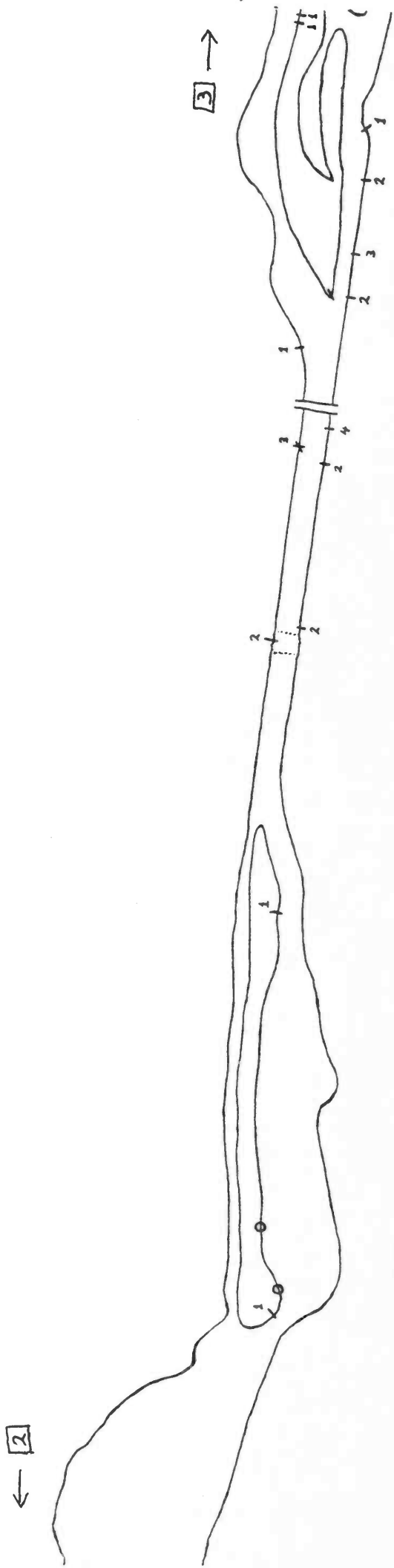


- x: burcht/hol
- o: leger
- 2: # scent marks
- : één of meerdere peilingen/ waarnemingen

territoriumgrens

Aerditse Brug

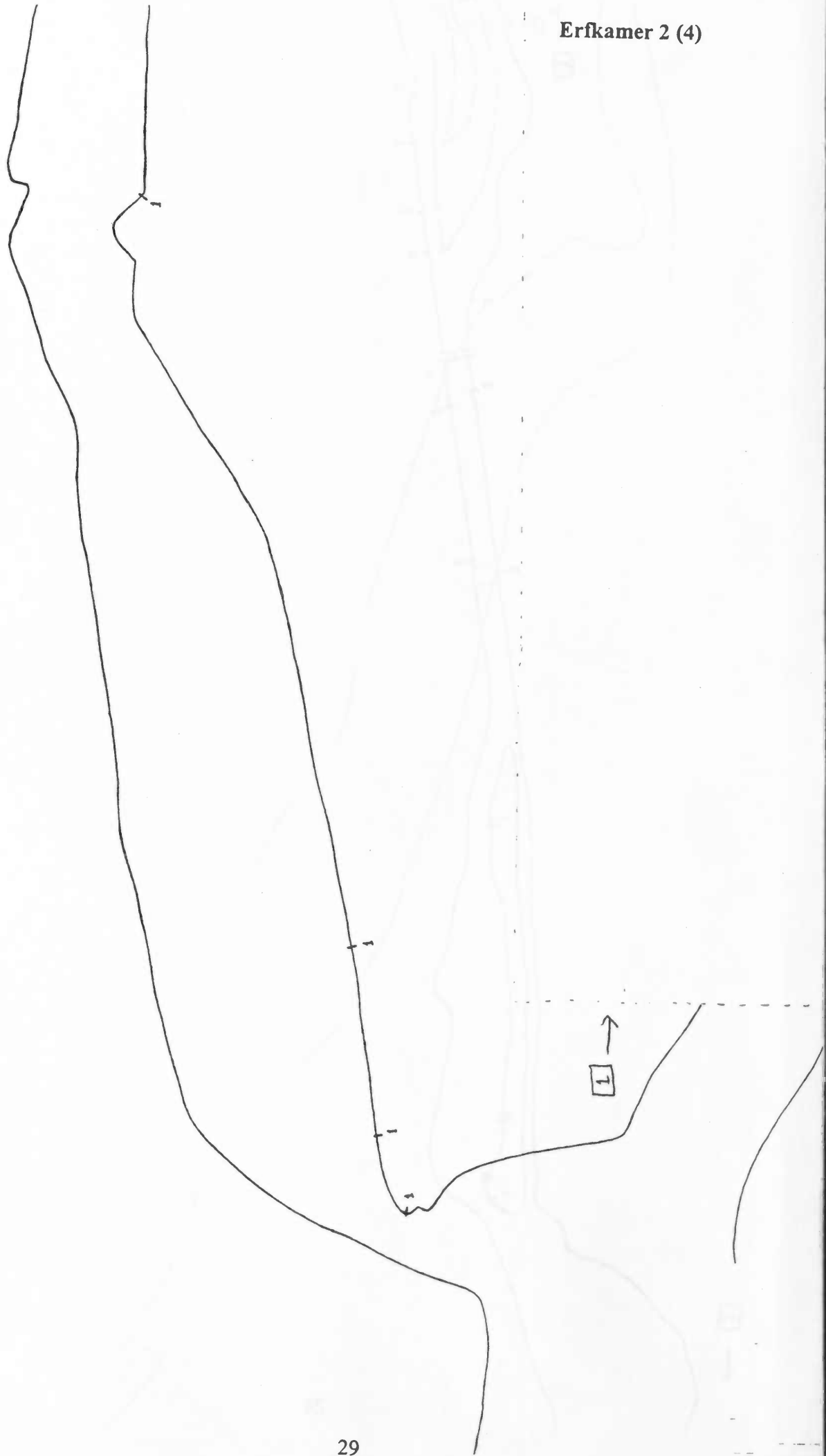
1: 2500



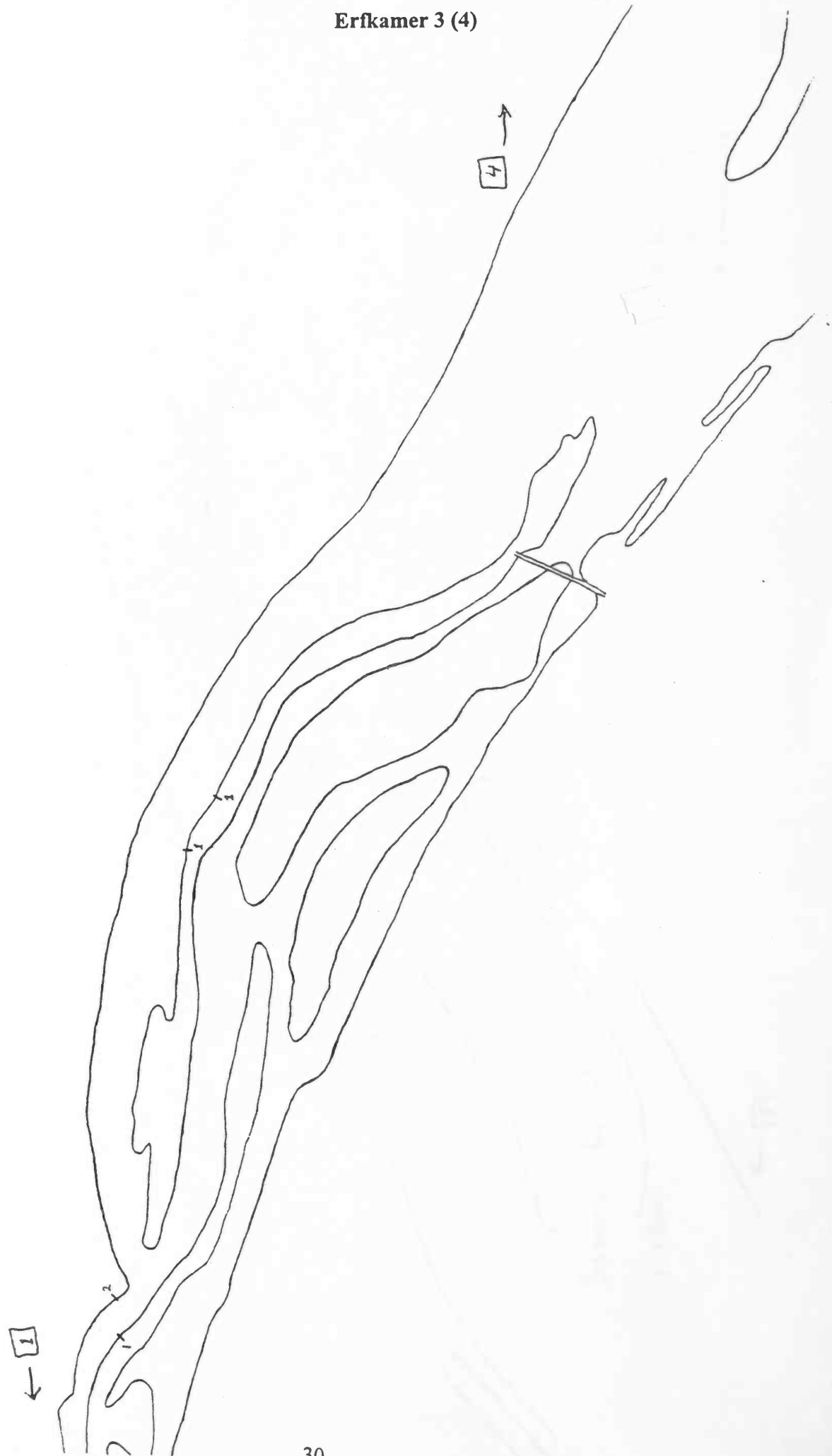
X: burcht/hol
O: leger
2: # scent marks

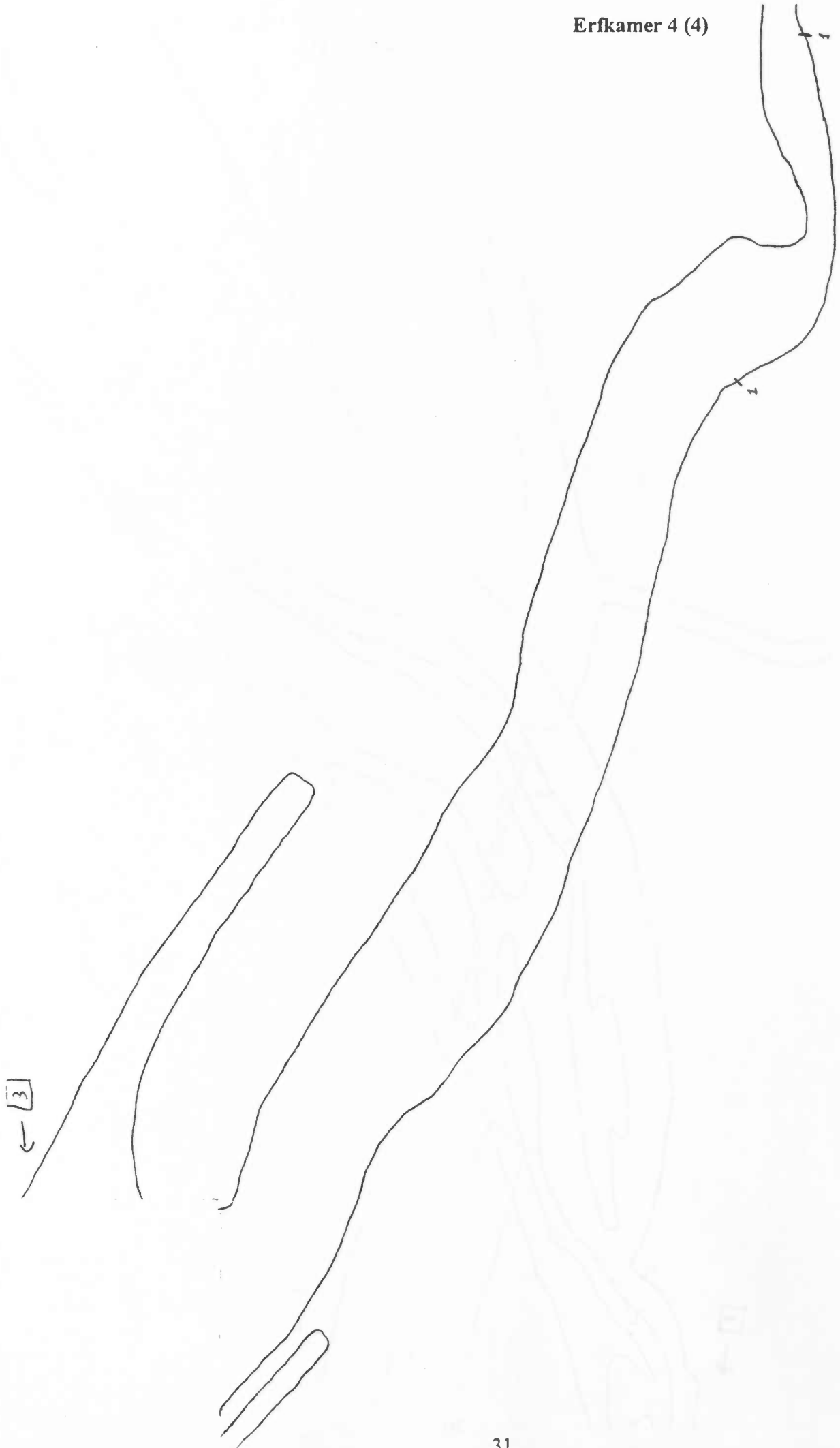
Erfkamerling schap

1:2500

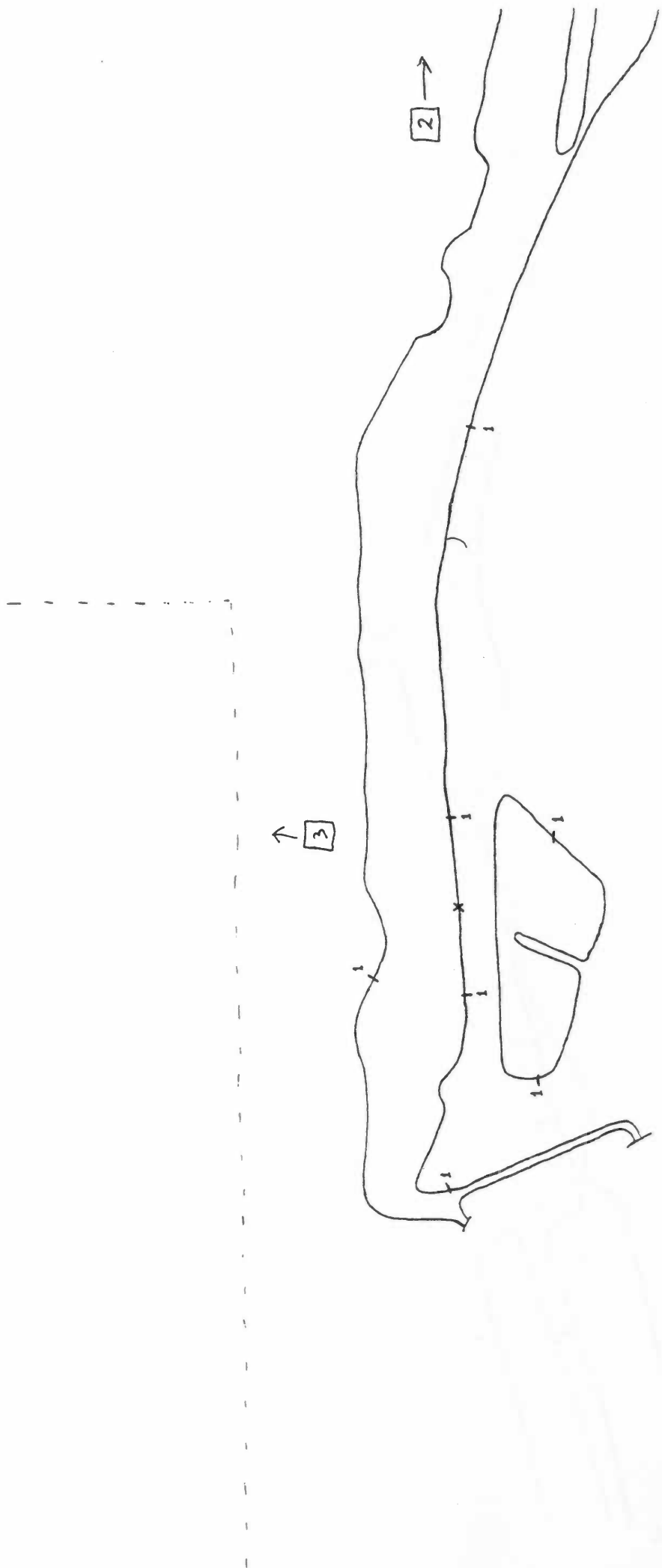


Erfkamer 3 (4)





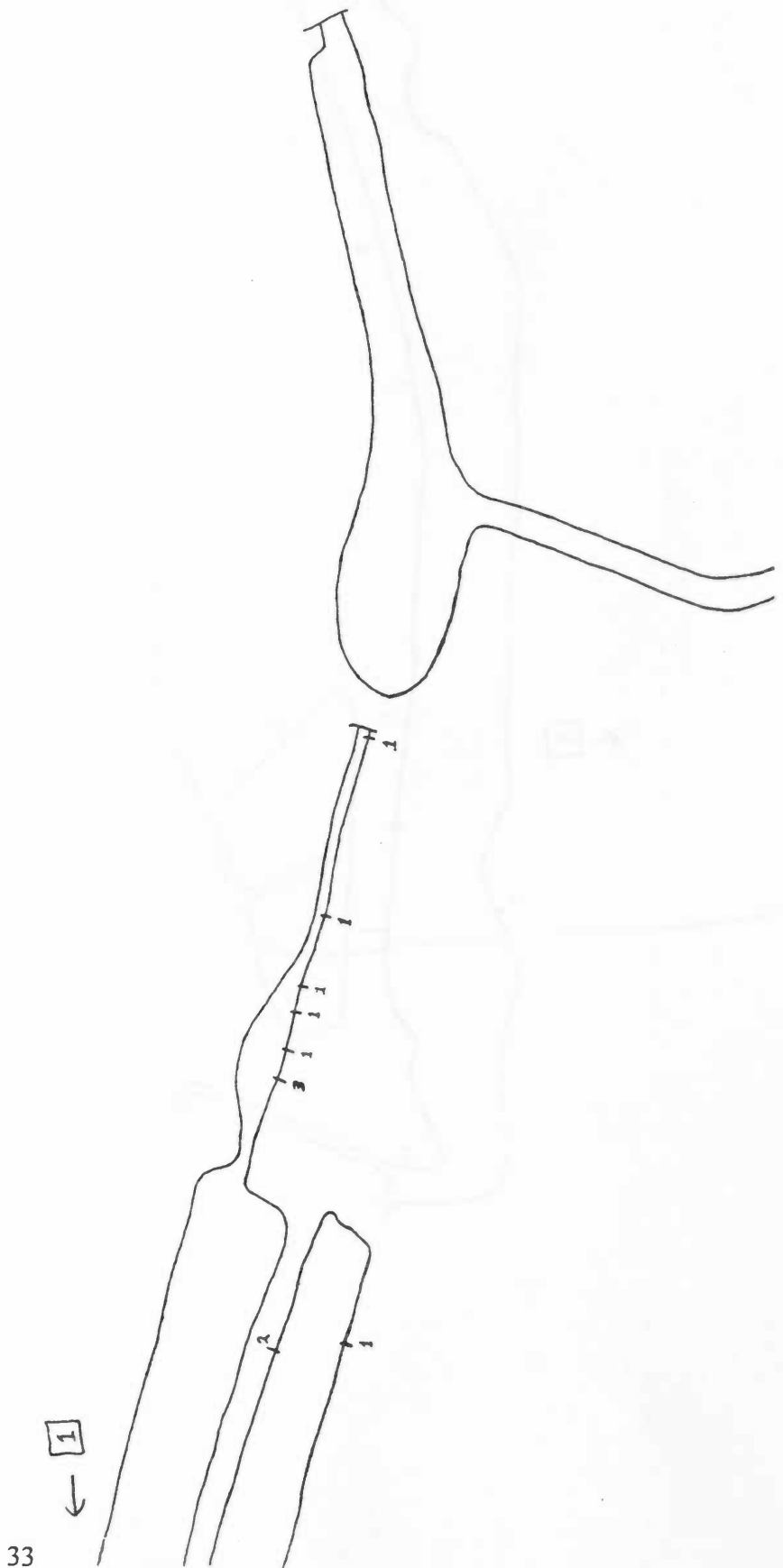
Gemaal 1 (4)

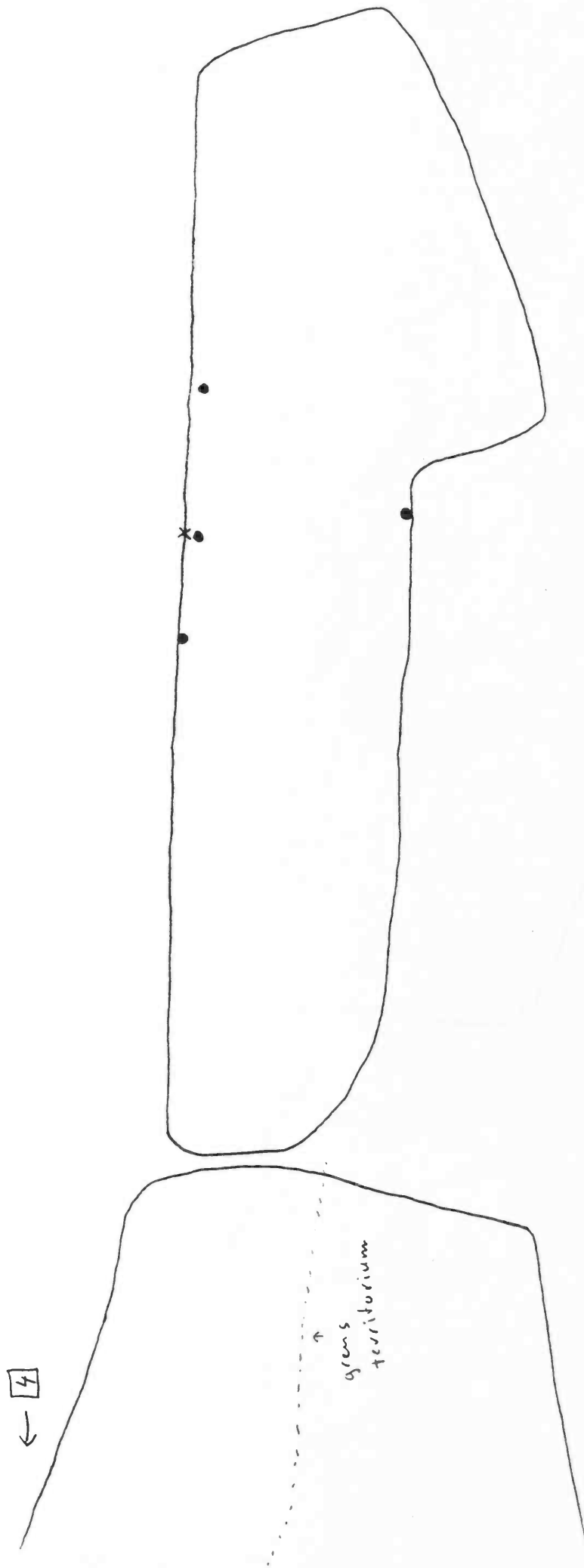


- X: burcht / hol
- 2: # scent marks
- : water neming

Gemaal bij Lobith

1:2500

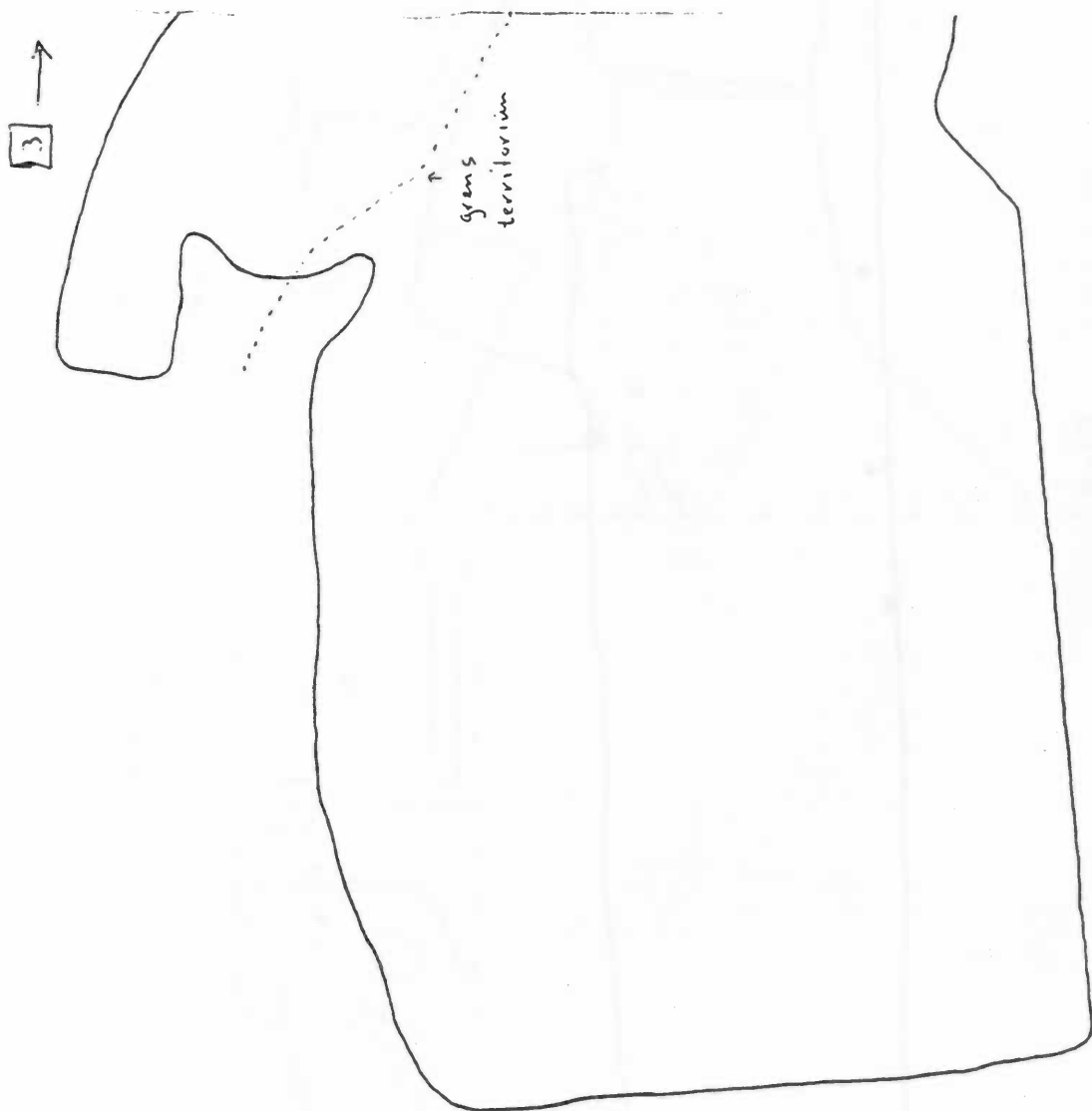


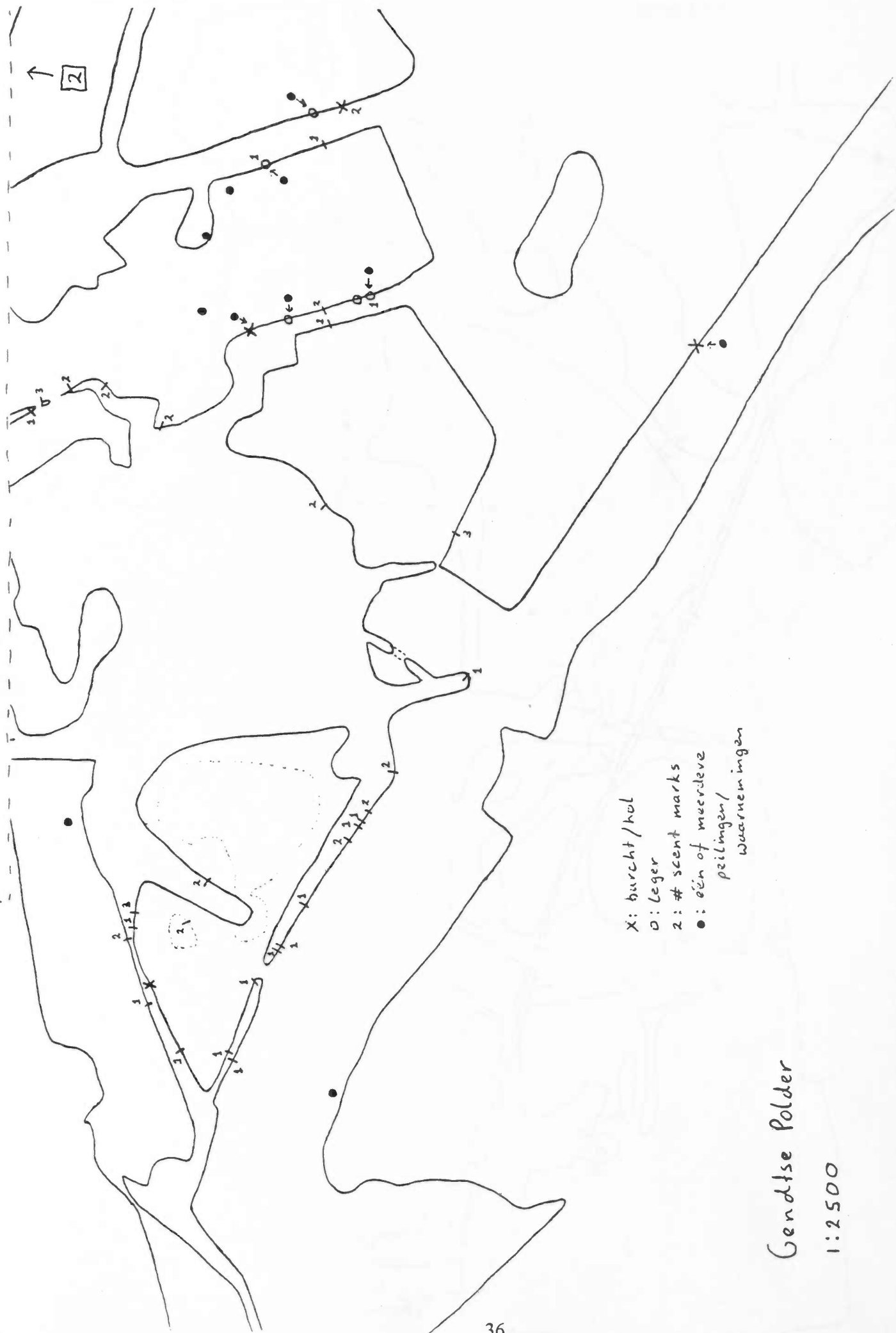


1 →

← 4

grens
territorium

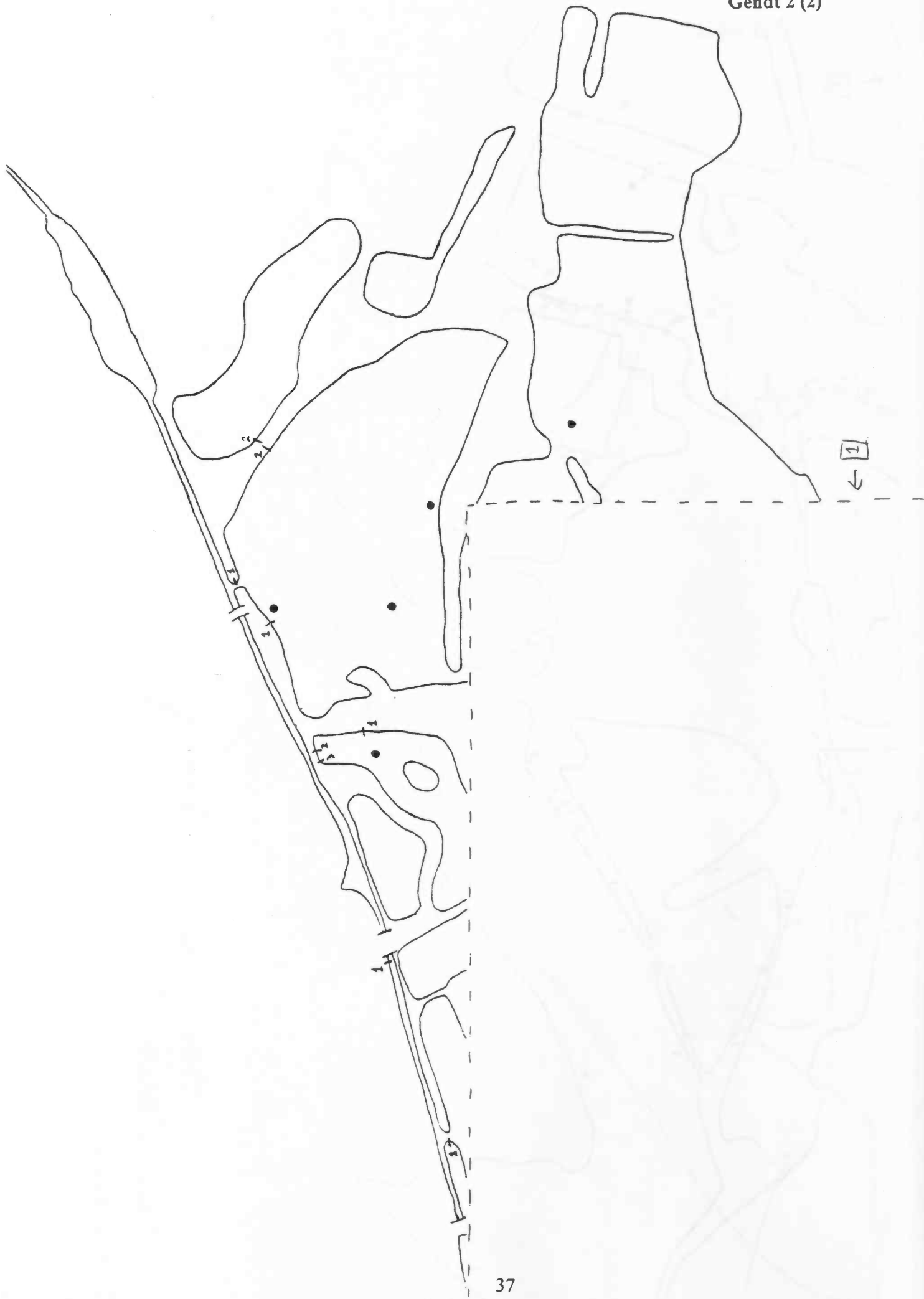




- X: burcht/hol
- O: leger
- 2: # scent marks
- : één of meerdere peilingen/waarnemingen

Gentse Polder

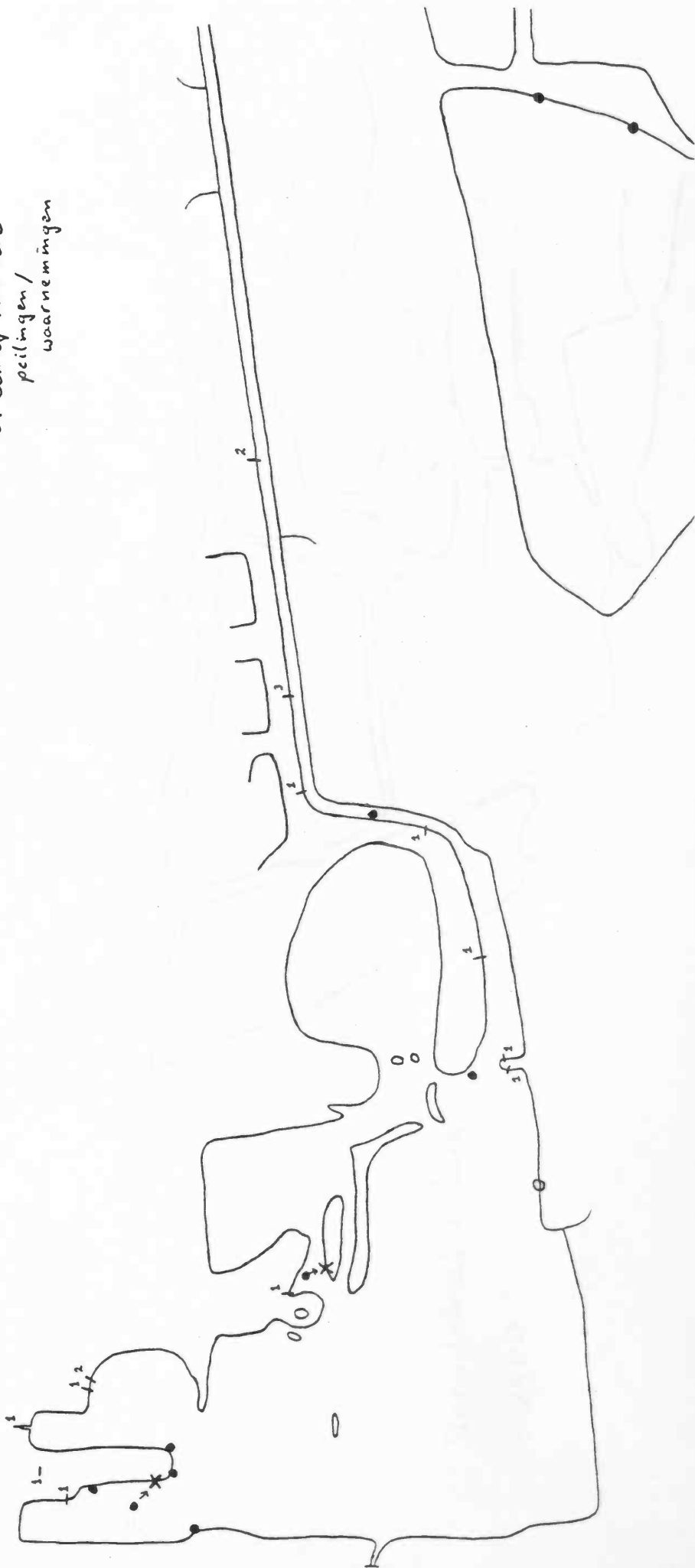
1:2500



Lobberdenschce Waard

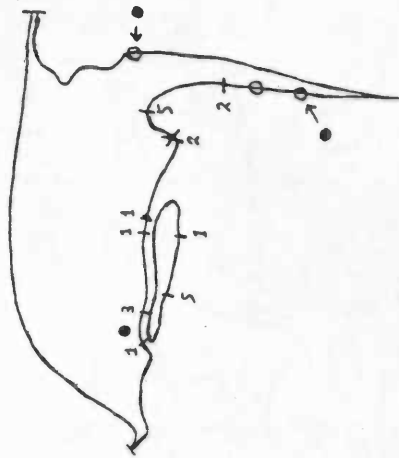
1: 2500

- x: burcht/hol
- o: leger
- 2: # sceht marks
- : één of meerdere peilingen/ waarnemingen



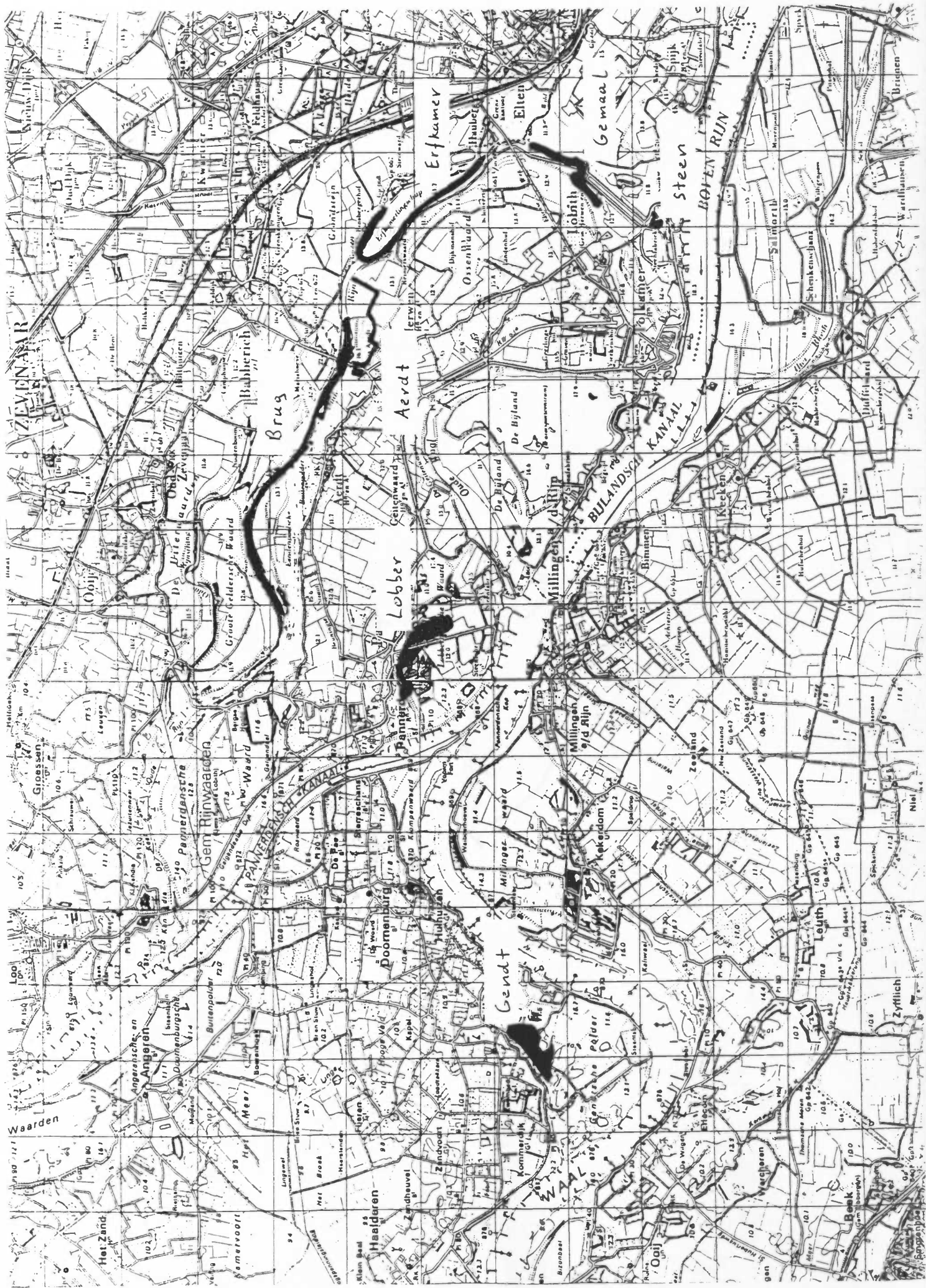


x: burcht / hol
o: leger
2: # scent marks
●: waarneming



Sleenfabriek lobith

1: 2500



Bijlage II

Overzicht van de bepaalde waarden per familie, zoals die gebruikt zijn voor de grafieken 2, 3 en 5 t/m 9 van het hoofdstuk resultaten.

familie	winterterritorium (km)	lengte beboste oever (km) winterterritorium	cumulatieve oeverlengte (km)	oppervlakte aan waterplanten (ha)
Aerd	0.56	0.21	4.20	0.015
Brug	1.56	1.06	8.30	0.29
Erfkamer	5.34	1.62	6.59	1.74
Gemaal	2.62	1.48	3.90	0.83
Gendt	2.53	1.57	5.05	1.59
Lobber	2.21	1.11	5.20	0.021
Steen	0.52	0.23	0.52	0

familie	# sites in week0	# sites met verse scent marks	totaal # verse scent marks
Aerd	2	17	50
Brug	13	19	47
Erfkamer	25	25	41
Gemaal	7	15	18
Gendt	9	41	64
Lobber	5	13	17
Steen	4	9	21