

Majavan maisema on monimuotoinen

Sari Holopainen, Mia Vehkaoja, Stella Thompson,
Eeva-Maria Suontakanen ja Petri Nummi



Photo: Sari Holopainen

Kosteikkojen katoaminen on vaikuttanut niistä riippuvaisten lajien esiintymiseen kaikkialla maapallolla. Majavan häviäminen monilta luontaisilta elinalueiltaan on ollut osasyynä kosteikkojen katoon. Majava on ekosysteemi-insinööri, joka muokkaa ympäristön rakennetta monia muita eliöitä hyödyttäväksi. Ekosysteemi-insinöörin avulla luonnonsuojelussa voidaan siirtyä yksittäisen lajin suojelusta koko ekosysteemin ja maiseman suojeluun.

Vähintään kaksi kolmasosaa Euroopan kosteikoista on hävinnyt viimeisten sadan vuoden aikana, ja monilla alueilla niitä on enää hyvin vähän (Amezaga ym. 2002). Suomessa vesiä on niin paljon, että helposti jää huomaamatta erilaisten kuivatustoimien vähentäneen matalia, tulvivia kosteikoita. Tällaiset kosteikot ovat tärkeitä monille eliöille, kuten sorsille ja sammakkoeläimille.

Kuivattamisen lisäksi kosteikoiden vähenemiseen on vaikuttanut kosteikkoita luovien ekosys-

teemi-insinöörin, majavien, vähentyminen liikametsästyksen takia Pohjois-Amerikassa ja lähes häviäminen Euraasiassa (Baker & Hill 2003, Halley ym. 2012, Nummi 2015). Ennen liikametsästystä Euraasiassa eli luultavasti yli 10 miljoonaa euroopanmajavaa *Castor fiber* (Vehkaoja 2016) ja Pohjois-Amerikkaa asutti jopa 60–400 miljoonaa amerikanmajavaa *Castor canadensis* (Seton 1929). 1900-luvun takaisinistutusten jälkeen majavat ovat palanneet tai palaamassa alkuperäisille alueilleen

Taulukko 1. Majavan (amerikan- ja euroopanmajavan) vaikutus muihin lajeihin tieteellisessä kirjallisuudessa. Muokattu artikkeleista Kemp ym. (2012) ja Stringer & Gaywood (2016). Luvut kuvaavat julkaisuja, joissa majavan vaikutus luonnon monimuotoisuuteen on ilmaista joko positiivisena, neutraalina tai negatiivisena. Kemp ym. (2012) kuvailee julkaisuja, joissa majavan vaikutuksen kaloihin kerrotaan olleen joko positiivinen tai negatiivinen.

Table 1. The effect of beavers (American and European) on other species in scientific literature. Modified from Kemp et al. (2012) and Stringer & Gaywood (2016). The numbers indicate publications in which the effect of beavers on biodiversity is described as positive, neutral or negative. Kemp et al. (2012) describes publications in which beavers have had a negative or positive influence on fish.

Eliöryhmä <i>Organism</i>	Yhteensä <i>Total</i>	Positiivisia <i>Positive</i>	Neutraaleja <i>Neutral</i>	Negatiivisia <i>Negative</i>
Kasvit, <i>Plants</i>	10	7	3	0
Sammakkoeläimet, <i>Amphibians</i>	10	8	1	1
Matelijat, <i>Reptiles</i>	8	4	2	2
Linnut, <i>Birds</i>	17	15	0	2
Nisäkkäät, <i>Mammals</i>	11	6	4	1
Kalat, <i>Fish</i>	60	40	–	20

kummallakin mantereella. Tällä hetkellä Euroopassa elää reilu miljoona ja Pohjois-Amerikassa 30 miljoonaa majavaa (Halley ym. 2012, Whitfield ym. 2015). Suomessa sukupuuttoon metsästettyä majavakantaa ryhdyttiin palauttamaan 1930-luvulla. Luontaisen euroopanmajavan lisäksi tänne istutettiin vahingossa myös amerikanmajavia. Näistä kahdesta lajista amerikanmajava on leviittänyt laajalti eteläiseen Suomeen, kun taas euroopanmajavia tavataan vain Satakunnassa ja mahdollisesti Tornionjoen ympäristössä. Ekotoimeltaan nämä kaksi lajia vastaavat toisiaan: ne ovat esimerkiksi yhtä innokkaita rakentamaan patoaltaita (Danilov ym. 2011, Kauhala & Turkia 2013, Vehkaoja ym. 2013). Majavakantojen kasvun seurauksena on maailmanlaajuisesti syntynyt 25 000 km² uusia kosteikoita ja 550 000 km tulvivaa rantaviivaa (Whitfield ym. 2015). Vaikka majavakannat eivät vielä ole saavuttaneet alkuperäistä kokoaan, populaatioiden kasvulla on ollut huomattava vaikutus boreaalisiin kosteikkoihin, niin ekosysteemi-prosesseihin kuin lajiston monimuotoisuuteen.

Ekosysteemi-insinöörit muuttavat huomattavasti muiden eliöiden olosuhteita muokkaamalla toimiltaan ympäristön bioottisia ja abioottisia tekijöitä (Jones ym. 1997). Näin ne voivat toimia avainlajeina (Bruno ym. 2003) ja joissain tapauksissa muiden lajien fasilitaattoreina (esim. Nummi & Hahtola 2008). Fasilitaattori edesauttaa jonkin toisen lajin tai lajien selviytymistä esimerkiksi muokkaamalla ympäristöä tai olemalla mutualistisessa suhteessa toisen lajin kanssa (Stachovicz 2001, Bruno ym. 2003). Fasilitaattori vaikuttaa monessa tapauksessa vain yhteen lajiin. Ekosysteemi-insinööri puoles-

taan vaikuttaa useisiin eri lajeihin muokkaamalla elinympäristöä niin, että myös aineiden kiertokulku muuttuu (Jones ym. 1994, Jones ym. 1997, Wright & Jones 2004). Majavat vaikuttavat ympäristönsä kaatamalla puita ja patoamalla vesiä (Donkor 2007, Nummi & Kuuluvainen 2013). Rantametsään noussut vesi huuhtoo maa-ainesta ja kasvillisuutta vesistöön. Vesistön orgaanisen hiilen määrä nousee erityisesti kolmena ensimmäisenä tulvavuotena, ja alkaa tämän jälkeen vähitellen palata alkuperäiseen tasoonsa (Vehkaoja ym. 2015). Orgaanisen hiilen määrän kasvu edesauttaa vaihteittain koko kosteikon ravintoverkkoa alkaen planktoneista ja selkärangattomista, päättyen sammakoihin, lintuihin sekä nisäkkäisiin.

Tässä työssä kokoamme yhteen viimeaikaisia tutkimuksia majavan vaikutuksesta luonnon monimuotoisuuteen Suomessa ja maailmalla.

Majava luonnon monimuotoistajana

Majava muokkaa toimillaan kokonaisia eliöyhteisöjä tarjoamalla monimuotoisten elinympäristöjen jatkumon, jossa eri-ikäiset tulva-altaat vaihtelevat maisemassa (Hyvönen & Nummi 2008). Majavan vaikutuksia muihin eliöihin on maailmanlaajuisesti tutkittu jo jonkin verran, ja majavan vaikutus luonnon monimuotoisuuteen on usein positiivinen. Stringerin & Gaywoodin (2016) mukaan majavan vaikutus on erityisen suotuisa linnuille, mutta muistakin eläinryhmistä löytyy enemmän positiivisia kuin negatiivisia vaikutuksia (taulukko 1). Monet majavan hyödyttämistä lajeista olivat tutkimusten mukaan uhanalaisia.

Majava-altaat tarjoavat monimuotoisen vesiympäristön. Seisovaa vettä on niin matalaa kuin syvääkin ja padon luota löytyy virtavesiä, jotka ovat alavilla mailla harvinaisia. Kuva: Sari Holopainen.

Beaver ponds offer a heterogeneous aquatic habitat. Both shallow and deep standing water is available and flowing water, otherwise rare in low-lying areas, can be found by the dam. Photo: Sari Holopainen.



Kasvillisuus ja selkärangattomat

Majavan laidunnus ja tulva luovat aivan oman tyyppisen kosteikkokasvillisuuden. Sille ovat ominaisia leveät vaihettumisvyöhykkeet, joissa sekoittuu maa- ja kosteikkokasvillisuutta sekä rantametsään majavan laidunnuksen seurauksena syntyneitä aukkoja (Rosell ym. 2005, Stringer & Gaywood 2016). Majavan kaataessa lehtipuita syvemmällä metsässä männyt ja kuuset hyötyvät heikentyneestä alikasvoskilpailusta (Johnston & Naiman 1990). Tulva-alueella taas puuston rakenne yleensä muuttuu lehtipuuvaltaisemmaksi havupuiden kuollessa nopeammin tulvaan, ja toisaalta taas tulvan palauttaessa metsän sukkession alkuvaiheeseen (Hyvönen & Nummi 2008). Lisääntynyt valoisuus maanpinnan tasolla voi myös lisätä kasvilajistoa. Kuivuvulle vanhalle majava-alueelle muodostuu kostea niitty, jolle metsä voi pikkuhiljaa palata (Naiman ym. 1988, Hyvönen & Nummi 2011). Kun maisemassa on eri-ikäisiä majavalaikkuja, niistä muodostuu monimuotoinen eri sukkessiovaiheiden mosaiikki (Hyvönen & Nummi 2008, kartta, ks. Nummi ym. 2008).

Mittakaavan merkitys on suuri majavan monimuotoisuusvaikutuksia tarkasteltaessa. Wright ym. (2002) havaitsivat tutkimuksessaan, että majavapaikoilla ei ollut merkittävästi enempää putkilokasvilajeja kuin majavattomilla ranta-

osuuksilla. Lajisto oli kuitenkin niin erilaista, että maisematason tarkastelussa majava lisäsi kasvillisuuden alueellista monimuotoisuutta. Muun muassa ruohovartisten kasvien monimuotoisuuden havaittiin lisääntyvän maisematasolla 33 %. Sukkessiovaiheiden moninaisuuden on myös todettu hyödyttävän uhanalaisia selkärangattomia. Bartel ym. (2010) havaitsivat, että majavahäiriöt ylläpitivät laikkuja, joissa esiintyi *Neonympha mitchellii francisci* -perhosen suosimaa sarakasvillisuutta.

Selkärangaton yhteisöt hyötyvät majavan luomasta monimuotoisesta vesiympäristöstä ja veteen jäävästä kasvimateriaalista (Hering ym. 2001, Stringer & Gaywood 2016). Majava kaivaa tunnelleita ja kanaaleita, joihin vesi jää seisomaan, ja toisaalta padon luota löytyy myös virtaavaa vettä. Alueilla, joilla virtavedet ovat harvinaisia, majavapatovirrat luovatkin arvokkaan lisän maisemaan. Majava-altaan rakenteesta riippuen allas voi joko viilentää tai lämmittää vettä, mikä vaikuttaa selkärangatonlajistoon paitsi altaassa, myös alajuoksulla (Stringer & Gaywood 2016).

Batzer & Ruhí (2013) vertasivat selkärangattomien yhteisöjä ja rikkautta 447 kosteikolla. Majavakosteikoita tutkimuksessa oli viisi, ja kaikki sijoittuivat kymmenen monimuotoisimman alueen joukkoon. Maisematasolla majava lisääkin selkärangattomien määrää, mutta joillekin lajeille tulva tai sen aiheuttama muutos vedessä ovat haitallisia

(Stringer & Gaywood 2016). Korkeasta happipitoisuudesta, veden virtauksesta ja vesistön kovasta pohjasta hyötyvien ryhmät, kuten koskikorennot (Plecoptera), vähenevät. Paksumpaa sedimenttikerrosta hyödyntävät ja vähähappisuutta sietävät ryhmät, kuten surviaissäasket (Chironomidae), sudenkorennot (Odonata), nivelmadot (Oligochaeta) ja pohjassa elävät äyriäiset (kuten vesisiira *Asellus asellus*), taas runsastuvat (Bush & Wissinger 2015). Suomessa tehdyssä majavaa matkivassa padotuskokeessa havaittiin, että virtavedessä viihtyvät koskikorennot vähenivät virranuomassa; rantavyöhykkeessä pohjaeläinten monimuotoisuus lahkotasolla pieneni, vaikka niiden lukumäärä kasvoi suuresti (Nummi 1989, Nummi ym. 1999). Majavan vaikutus selkärangattomien lajistoon jatkuu vielä hylätyissäkin altaissa: Kanadassa majavan hylkäämien altaiden lajisto erosi merkittävästi majavattomien vesistöjen lajistoista, ja etenkin vaaksiaisten (Tipulidae) toukkia esiintyi runsaasti majavan hylkäämissä vesistöissä (Hodkinson 1975).

Majavan vaikutuksesta rantametsän valoisuus kasvaa, kun puustoon muodostuu aukkoja (Johnston & Naiman 1990a). Lämpötilan nousu aukkoisilla alueilla vaikuttaa positiivisesti moniin maa-selkärangattomiin. Laidunnus aiheuttaa pensaiden ja lehtipuiden lehtien kemikaalipitoisuuksiin muutoksia, mikä voi lisäksi hyödyttää joitain selkärangattomia, kuten lehtikuoriaisia (Chrysomelidae) (Martinsen ym. 1998). Tulvan myötä syntyvä runsas lahoava puuainekasvillisuus ylläpitää runsaslukuista lahoapuulla elävää selkärangatonlajistoa (Thompson ym. julkaisematon).

Kalat

Majava muuttaa veden kemiallisia ja fysikaalisia ominaisuuksia, mikä vaikuttaa kalayhteisöihin. Majavan tulva ensinnäkin lisää vesialueen määrää. Majavan kaivamat kanavat ja tulva esimerkiksi muokkaavat turvemaata kaloille sopivaksi elinympäristöksi. Kalojen leviämistä edesauttavat vesipatsaan syveneminen ja avoimen veden muodostuminen sekä epäsuorasti esimerkiksi vesikasvien, selkärangattomien ja leväyhteisöjen kehittyminen (Ray ym. 2004). Suurin osa majava-altaan alasta on seisovaa vettä. Toisaalta alueilla, joilla virtavaa vettä on vähän, majavan padot vaikuttavat positiivisesti myös virtavesien lajeihin (Stringer & Gaywood 2016). Kalojen hyötyminen majavista tulee esiin varsinkin maisematasolla, jos

maisemassa on tarjolla eri-ikäisten majava-altaiden mosaiikki (Snodgrass & Meffe 1998). Kemp ym. (2012) laskivat, että heidän löytämissään 108 majava-kala-artikkelissa majavan positiivisista vaikutuksista kaloihin mainittiin 184 kertaa, kun taas negatiivisista 119 kertaa. Yleisimmiksi positiivisiksi vaikutuksiksi mainittiin kalojen parantunut lisääntyminen ja kasvu. Lisäksi kaloille muodostui enemmän ja monimuotoisempia elinympäristöjä sekä talvella että lisääntymisaikana.

Kalojen levittäytymiseen vaikuttavat esteet, kuten padot sekä kemialliset olosuhteet, esimerkiksi happipitoisuus. Majavien rakentamat padot voivat vähentää kalojen kolonisaatiota alueelle. Vaikka padot eivät täysin pysäytä veden virtaamista, ne voivat toimia esteinä kalojen liikkumiselle (Schlosser & Kallemeyn 2000). Patojen on havaittu haittaavan erityisesti syksyllä kutevia kaloja. Toisille kaloille pato on kuitenkin vain hidaste: ne pääsevät padon toiselle puolelle sivukanavia pitkin, hyppäämällä yli tai menemällä läpi vuotokohdista (Collen & Gibson 2001). USA:ssa Utahissa Lokteff ym. (2013) havaitsivat majavan padon olevan este lähinnä vieraille lohikaloille. Yksilöllisesti merkattujen lohien liikkumisen seuraaminen patojen ympäristössä paljasti, että paikallinen Bonneville punakurkkulohi *Oncorhynchus clarkii utah* liikkui sujuvasti majavan tekemien patojen ohi, kun taas kaksi alueelle vierasta lohilajia ohitti padot harvemmin.

Majavapadoilla on dramaattinen vaikutus veden vaihtuvuuteen, ja näin ollen ne vaikuttavat kalojen käytettävissä olevien ympäristöjen fysikaalis-kemiallisiin olosuhteisiin. Majava-altaissa esiintyville kalalajeille on havaittu olevan tyypillistä korkea hapettomien olojen sietokyky. Varsinkin talviaikana hapensietokyvyn vaikutukset korostuvat lajirikkaudessa ja -koostumuksessa (Schlosser & Kallemeyn 2000). Majavien padot voivat vahingoittaa lohikalojen kutua vähentämällä veden virtausta ja aiheuttamalla liiallista hienojakoisen sedimentin kerääntymistä kutupaikoille (Collen & Gibson 2001). Toisaalta Lang ym. (2006) havaitsivat majava-altaiden olevan sopivia lohien lisääntymis- ja talvehtimispaikkoja, koska ne ovat riittävän syviä ja suojaisia sekä niissä on paljon ravintoa lohen poikasille. Korkealaatuisen ravinnon runsaus ja sopiva veden lämpötila tehostavat lohenpoikasten kasvua, ja luovat majava-altaasta lohenpoikasten tuotannon keskittymiä. Muidenkin kalalajien on havaittu käyttävän majava-altaita lisääntymispaikkanaan (Schlosser & Kallemeyn 2000).

Sammakot hyödyntävät kutuaikaan majava-altaiden lämpimiä matalanveden alueita. Kuva: Sari Holopainen.

Frogs utilize shallow and warm beaver ponds for spawning. Photo: Sari Holopainen.



Ray ym. (2004) havaitsivat uposkasvien runsauden olevan tärkein biologinen tekijä selittämään kalayhteisöjen monimuotoisuutta majava-altaiissa. Tiheä uposkasvillisuus parantaa kalojen selviytymistä toimimalla suojana sekä ravinnonlähteenä. Useat majava-altaiilla havaittavat kalalajit kiinnittävät mätimunansa vesikasveihin. Kalojen levittäytyminen eristäytyneisiin turvemaiden majava-altaisiin saattaa tapahtua yhdessä vesikasvien kanssa. Majavat, hirvet *Alces* sp., valkohäntäkauris *Odocoileus virginianus* ja vesilinnut voivat majava-altaiilla liikkeessaan kuljettaa vesikasveja ja siirtää niiden mukana myös kalojen mätimunia altailta toisille (Ray ym. 2004).

Sammakkoeläimet

Sammakkoeläinten suojeleminen on otettu maailmanlaajuisesti tärkeäksi tavoitteeksi 1980-luvulta lähtien, jolloin useiden lajien havaittiin vähenevän dramaattisesti. Elinympäristöjen muuttuminen ja tuhoutuminen ovat vähenemisen tärkeimpiä syitä (Dodd 2010). Viimeisen sadan vuoden aikana noin puolet maailman kosteikoista (Barber 1993) ja kaksi kolmasosaa Euroopan kosteikoista on useiden eriyneiden takia tuhoutunut (Amezaga ym. 2002). Jo 23 % Euroopan sammakkoeläimistä on uhanalaisia (Temple & Cox 2009). Lammikoiden ja vesistöjen suojeleminen ja ennalleen palauttaminen ovat suojeleksen keskeisiä lähtökohia, varsinkin lammikoissa lisääntyvillä sammakkoeläimillä (Stevens ym. 2007).

Vehkaoja ja Nummi (2015) tarkastelivat majavatulvan vaikutuksia suomalaisen sammakko-yhteisöön ojitetussa maisemassa. Tutkimusaineisto kerättiin Evolta (61° 20' N, 25° 11' E) Hämeessä kolmelta erityyppiseltä vesistöltä: majavakosteikoilta (10 kpl), tavallisilta järviltä (10 kpl) sekä kausikosteikoilta (8 kpl). Sammakkolajien esiintyminen ja runsaus selvitettiin kurnutusindeksin avulla. Kaikilla Suomen sammakoilla on hyvin omanlaisensa kurnutus, joten ne on helppo tunnistaa lajilleen äänestä (menetelmät tarkemmin ks. Vehkaoja & Nummi 2015).

Tutkimuksessa havaittiin, että majava-altaiilla esiintyi monipuolisempi sammakkolajisto kuin muissa alueen vesistöissä (kuva 1). Lisäksi sammakoiden yksilömäärät olivat suuremmat majava-altaiilla (kuva 2). Suomessa esiintyy vain kolme alkuperäistä sammakkolajia (sammakko eli ruskosammakko *Rana temporaria*, viitasammakko *Rana arvalis* ja rupikonna *Bufo bufo*), ja niitä kaikkia tavattiin majava-altaiilla. EU:n direktiivilaji viitasammakko suosi boreaalisella alueella majava-altaita, joissa myös ruskosammakkoa esiintyi runsaimmin. Rupikonna puolestaan viihtyy syvemmissä vesistöissä kuin kaksi edellä mainittua, mutta koska majava-altaiilla on sekä matalampia että syvempiä osia, löytyi rupikonaa järvien lisäksi myös majava-altaiilla.

Myös Keski-Euroopassa majavan on havaittu hyödyttävän sammakkoeläimiä (Dahlbeck ym. 2007).

Viitasammakko
Rana arvalis



Majavakosteikko, Beaver lake
Tavallinen järvi, Lake
Kausikosteikko, Temporary pond

Ruskosammakko
Rana temporaria



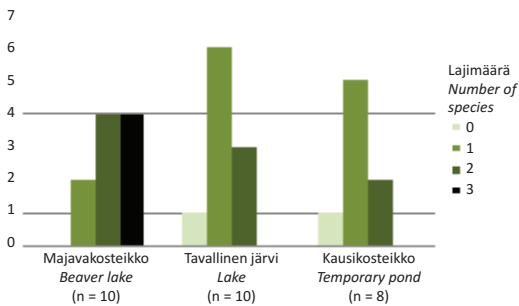
Majavakosteikko, Beaver lake
Tavallinen järvi, Lake
Kausikosteikko, Temporary pond

Rupikonna
Bufo bufo



Majavakosteikko, Beaver lake
Tavallinen järvi, Lake
Kausikosteikko, Temporary pond

0 1 2 3
Kurnutusindeksi (vesistön keskiarvo), Anuran calling index (mean value)



Kuva 2. Sammakkolajien määrä erilaisilla Evon tutkimusvesistöillä.

Fig. 2. Number of frog species in the different Evo study wetlands.

Sammakot hyötyvät majavan toimista hyvin moninaisesti. Majava-altaat tarjoavat erinomaisen elinympäristön sammakoille. Matala ja lämmin vesi kiihdyttää niijapäiden kuoriutumista, kasvua ja muodonmuutosta. Runsas vesikasvillisuus puolestaan toimii kudun kiinnityspaikkana sekä antaa suojaa petoja vastaan. Tulvan huuhtoman orgaanisen aineksen määrän kasvu tuottaa vesistöön runsaasti kasvi- ja eläinplanktonia sekä vesiselkärangattomia. Edellä mainitut tarjoavat ravintoa niin niijapäille kuin aikuisille sammakoille. Lisäksi majava-altailla löytyy sammakoille hyviä talvehtimispaikkoja: sammakot etsiytyvät sekä padon että pesän onkaloihin, joiden lisäksi vesistön pohja on käytössä, sillä majavatulvikot harvemmin jäätyvät pohjaa myöten (Vehkaoja & Nummi 2015).

Kuva 1. Sammakkolajien runsaus kurnutusindeksin perusteella Evon tutkimusvesistöissä.

Fig. 1. Frog species abundance of the Evo study wetlands based on the anuran call index.

Linnut

Majava on hyvä esimerkki riistalajin positiivisesta vaikutuksesta toisiin riistalajeihin, sillä se hyödyttää vesilintuhyteistöä, kuten sorsia ja kahlaajia (Nummi & Holopainen 2014, Holopainen ym. 2014) sekä hanhia (Bromley & Hood 2013). Nämä vesilinnut hyötyvät majavasta ilmeisesti parantuneen ympäristön rakenteen, kuten matalan rannan sekä lisääntyneiden ravintovarojen takia (Bruno 2000, Nummi & Hahtola 2008).

Kanadassa Bromley ja Hood (2013) havaitsivat majavan toiminnan hyödyttävän kanadanhanhea *Branta canadensis* heti lisääntymiskauden alussa. Hanhet saapuvat Kanadassa pesimäalueilleen kun järvet ovat vielä suurelta osin jäässä, joten pääsy avoveteen on lisääntymisen aloittamista rajoittava tekijä. Kanadalaisissa majava-altaissa havaittiin avovettä olevan tarjolla keskimäärin 10 päivää majavattomia vesistöjä aikaisemmin. Avovettä oli saatavilla varsinkin majavan kekopesän suuaukon sekä talvivaraston lähellä. Kanadanhanhet myös pesivät mielellään majavan kekopesäsaarilla, missä pesä on ilmeisesti mannerta peremmin suojassa pedoilta.

Suomessa majavan on havaittu hyödyttävän lisääntyviä sorsia ja kahlaajia. Nummi & Holopainen (2014) osoittivat Evolla pitkäaikaistutkimuksessa, että järvien sorsa- ja kahlaajamäärät kasvoivat sen jälkeen, kun majava nostatti järville tulvan. Sorsista etenkin tavi *Anas crecca* yleistyivät tulvan noustua. Sinisorsa *Anas platyrhynchos* ja

Taulukko 2. Vertailu tavin paritiheyden, poikuetiheyden ja poikuetuoton välillä Evon majavallisilla ja majavattomilla järvillä (Suontakanen 2016 mukaisesti). Testituloksissa on esitetty majavallisten (M) ja majavattomien kontrollijärvien (K) ennen tulvaa ja tulvan aikaisille sorsamäärille tehdyt Wilcoxonin merkittyjen sijalukujen testin tulokset. Z = testi-arvo, merkitsevät tulokset $P < 0.05$.

Table 2. Teal pair density, brood density and brood production at the beaver lakes and normal, non-beaver lakes at Evo (modified from Suontakanen 2016). Test results indicate the Wilcoxon signed rank tests performed for the duck parameters before and during the flood at the beaver lakes (M) and control lakes (K). SD = standard deviation; Z = test value; significant results $P < 0.05$.

	Majavalliset järvet, <i>Beaver lakes</i> (N = 24)	Kontrollijärvet, <i>Control lakes</i> (N = 18)	Testitulokset <i>Test results</i>
Paritiheys, <i>Pair density</i>			
keskiarvo, mean	0.95	0.30	
keskihajonta, SD	1.05	0.22	M: $Z = -1.60$; $P = 0.110$
vaihteluväli, range	0.00–3.88	0.06–0.79	K: $Z = -0.56$; $P = 0.575$
Poikuetiheys, <i>Brood density</i>			
keskiarvo, mean	0.27	0.03	
keskihajonta, SD	0.35	0.05	M: $Z = -2.24$; $P = 0.025$
vaihteluväli, range	0.00–1.36	0.00–0.16	K: $Z = -1.34$; $P = 0.180$
Poikuetuotto paria kohti, <i>Brood production per pair</i>			
keskiarvo, mean	0.08	0.01	
keskihajonta SD	0.09	0.02	M: $Z = -2.02$; $P = 0.043$
vaihteluväli, range	0.00–0.27	0.00–0.08	K: $Z = -1.34$; $P = 0.180$

haapana *Anas penelope* eivät käyttäneet tutkittuja järviä ollenkaan ennen niiden tulvaamista. Ilmeisesti tulvaamisen jälkeinen kasvillisuuden rehevöityminen teki järvistä soveliaita myös näille lajeille. Majavan toiminta onkin karulla Evon alueella merkittävä paikallinen järvien rehevyyttä lisäävä tekijä (Suhonen ym. 2011). Kahlaajista metsäviklon *Tringa ochropus* määrät kasvoivat merkittävästi järvien tulvaamisen jälkeen. Myös taivaanvuohia *Gallinago gallinago* ja rantasipejä *Actitis hypoleucos* oli tulvan jälkeen kesimäärin enemmän, mutta tulos ei ole tilastollisesti merkitsevä (Nummi & Holopainen 2014).

Sorsapoikueille majava-altaiden on havaittu olevan erityisen hyviä elinympäristöjä. Nummi ja Hahtola (2008) havaitsivat, että tavinpoikasten kuolleisuus oli majava-altailla huomattavasti vähäisempää kuin muilla järvillä. Suontakanen (2016) tutkimuksessa tarkasteltiin tavitiheyksiä ennen majavan tulvaa ja sen aikana 19 Evon järvellä ja vastaavalla määrällä tulvaamattomia kontrollijärviä noin 20 vuoden aikajaksolla (taulukko 2). Paritiheydessä ei havaittu merkitsevää muutosta tulvan ilmetessä eikä kontrollijärvillä. Sen sijaan poikuetiheys majavan tulvaamilla järvillä

kasvoi merkittävästi tulvan aikana mutta ei kontrollijärvillä. Tavon poikuetuotto paria kohti parani niin ikään tulvatuilla järvillä, mutta ei kontrollijärvillä. Holopainen ym. (2014) havaitsivat selkärangatonravinnon olevan yhdessä majava-altaiden määrän kanssa tärkeimpiä tavon poikuetuottoa selittäviä tekijöitä Evolla. Tulokset korostavat majava-altaiden merkitystä poikueaikana: taviparit voivat käyttää laajasti boreaalisen alueen järviä, mutta poikueille kelpaavat vain parhaat järvet. Majava voikin mahdollistaa tavipoikueiden varttumisen poikueille muutoin kelpaamattomilla järvillä.

Majavan toiminta vaikuttaa pitkäaikaisesti kosteikoiden lintulajistoon muokkaamalla kasvillisuuden rakennetta. Yhdysvalloissa ruostehiirihaukan *Buteo lineatus* on todettu suosivan pesimäalueinaan majava-altaiden ja lampien läheisiä kosteikkometsiä (Dykstra ym. 2001, Howell & Chapman 1997). Joillekin lajeille majavan lähdön jälkeen syntyneet majavaniityt ovat erityisen edullisia ympäristöjä. Aznar ja Desrochers (2008) tutkivat hylättyjen, jo ruohottuneiden majava-altaiden lintulajistoa Kanadassa. Lajien monimuotoisuuden todettiin olevan suurempi (ka 6.4 lajia hylätyillä majavalammilla) kuin vertailukohteilla (ka 2.4–3.1 lajia aktiivisilla



Monet linnut löytävät majavatulvikoilta ravintorikkaan, turvallisen elinympäristön. Sorsat, esimerkiksi tavit, hyödyntävät vedessä eläviä selkärangattomia. Kuva: Sari Holopainen.

Many bird species find beaver floods to be nutrition-rich and safe habitats. Ducks, particularly teals, utilize the aquatic invertebrates. Photo: Sari Holopainen.

majavalammilla, ja jokien ja järvien rantametsiköissä). Ruohovartisten kasvien ja lehtipuupensaiden määrä vaikutti positiivisesti lintulajien määrään.

Lepakot

Vedestä kuoriutuvat hyönteiset, erityisesti survi-
aissäasket (Chironomidae) ja vesiperhoset (Trichoptera) ovat monien lepakoiden ruokavaliassa keskeisellä sijalla. Niinpä kosteikoiden väheneminen on vaikuttanut kielteisesti myös moniin lepakoihin. Majavatulvan tiedetään lisäävän ainakin survi-
aissäasketoukkien määrää (McDowell & Naiman 1986, Nummi 1989), joten majavan otaksuisi vaikuttavan positiivisesti myös lepakoihin.

Evolla tutkittiin 2002–2004 lepakoiden esiintymistä 11 majavalammella (0.3–12.3 ha), joilla kullakin oli häiriintymätön kontrollilampi (0.2–14.3 ha). Lepakoita havainnointiin detektorilla kahdella käynnillä (kesäkuun puolivälissä ja heinäkuun lopulla). Havainnointi tehtiin kirkkaina, tyyninä iltoina, ja se aloitettiin noin klo 23.30–00.30. Havainnointi tehtiin D 100 heterodyne detektorilla (Pettersson Elektronik, Sweden). Kukin majavalampi-kontrolli -pari tutkittiin samana yönä, ensin satunnaisessa järjestyksessä ja jälkimmäisellä kerralla päinvastaisessa. Laskennat tehtiin kullakin lammella kahdessa pisteessä. Kullakin pisteellä oltiin noin tunti, jonka aikana tehtiin 10 kappaletta yhden minuutin seurantoja. Tämän minuutin aikana kaikki lepakoiden kaikuluotaukset laskettiin, ja lepakoiden määrä arvioitiin. Seuranta-

minuutteja tehtiin kullakin lammella 20, paitsi kahdella järviparilla, joilla kesäkuun käynneillä tehtiin vain 10 minuutin seurantajaksoa. Lepakkoaktiivisuus esitetään siis ensiksi havaintoina 30 minuutin havainnointia kohden. Toinen indeksi ilmaisee samanaikaisten kaikuluotauksen, eli eri yksilöiden, maksimimäärän kullakin kierroksella kullakin lammella. Yksilöiden määrä pystyttiin arvioimaan yksinkertaisella heterodyne-detektorilla, sillä yleensä havaittiin vain 2–3 lepakon ryhmiä, ja suurimmillaankin ryhmäkoko oli vain neljä. Myös lajimääritys oli suhteellisen helppoa, sillä Suomessa on vakituisesti vain viisi lepakkolajia, joista boreaalisissa metsissä yleensä vain neljä (menetelmät tarkemmin, ks. Nummi ym. 2011).

Tutkimuksessa havaittiin kahta lepakkolajia, pohjanlepakkoa *Eptesicus nilssonii* ja vesisiippaa *Myotis daubentoni*. Lepakot käyttivät kaiken kaikkiaan enemmän majavalampia kuin vertailulampia (taulukko 3). Ero oli selvä pohjanlepakolla, vähemmän selvä vesisiipalla (taulukko 3). Myös etenkin pohjanlepakoiden määrä oli suurempi majavalammilla kuin kontrolleilla. Lepakot myös ruokailivat useammin 2–4 yksilön ryhmissä majavalammilla kuin muissa vesissä: kaikki lepakot (7 vs. 0, merkkitesti $P < 0.05$), pohjanlepakko (4 vs. 0), vesisiippa (5 vs. 0, $P < 0.10$).

Lahopuut

Arviolta 20–25 % Suomen metsälajeista on riippuvaisia lahopuusta jossain elinkaarensa vaihees-

Taulukko 3. Wilcoxonin parittaisen testin tulokset kaikkien lepakoiden ja eri lajien esiintymiselle majava-altailla sekä kontrollijärville. Ka = keskimääräinen ruokailuaktiivisuus; ruokailu: havaintoja 30 min havainnointijaksolla; yksilömäärä: samanaikaisten yksilöiden maksimimäärä lammilla; T = testi-arvo; P:n merkitsevyysraja = 0.05.

Table 3. Wilcoxon paired tests for all the bats and species specifically at the beaver lakes and control lakes. Mean = average foraging activity; Foraging = observations during the 30-minute study time; Individuals = the maximum number of individuals foraging at the lakes; T = test value; P = significance (<0.05).

	Kaikki lajit <i>All species</i>			Pohjanlepakko <i>Eptesicus nilssonii</i>			Vesisiippa <i>Myotis daubentoni</i>		
	Ka, mean	T	P	Ka, mean	T	P	Ka, mean	T	P
Ruokailu, <i>Foraging</i>									
Majava-allas, <i>Beaver lake</i>	22.1	-2.940	0.003	11.3	-2.845	0.004	9.4	-1.660	0.097
Kontrolli, <i>Control lake</i>	3.3			1.3			2.1		
Yksilömäärä, <i>Individuals</i>									
Majava-allas, <i>Beaver lake</i>	3.0	-1.994	0.046	1.7	-2.297	0.022	1.2	-1.057	0.291
Kontrolli, <i>Control lake</i>	1.0			0.4			0.6		

sa (Siitonen 1998, 2001). Thompson ym. (2016) osoittivat Evolla majava-altaiden ympäristöön syntyvän tulvaamisen vaikutuksesta merkitsevästi enemmän lahoppuuta Evon ja Nuuksion (60° 31' N, 24° 48' E) majavattomiin alueisiin verrattuna (kuva 3). Siinä missä Evolla on tiheä majavakanta, Nuuksiosta majavat puuttuvat kokonaan. Tutkimus toteutettiin linjalaskennoilla, jossa majava-altaiden ympäristöstä Evolla laskettiin kaikki viisienttiset ja sitä suuremmat lahoppukappaleet altaiden luhtaisimmasta kohdasta ja sen vastarannalta. Kontrollieina käytettiin majavattomia järviä Evolla ja Nuuksiossa. Alavilla kosteilla mailla esiintyy harvoin puustoa tappavia häiriöitä, mutta majava-altaiden ympärille lahoppuuta alkaa muodostua tulvan tappaessa puut (Nummi ja Kuvluvainen 2013).

Lahoppuun rakenne (mm. lahonneisuusaste, puulaji ja koko) vaikuttaa puun kelpoisuuteen lahoppuusta riippuvaisille eliöille eli saproksyyleille. Kuollut puu on harvinaistunut borealisessa maisemassa intensiivisen metsätalouden takia (Siitonen 2001). Yleisen harvinaisuutensa lisäksi osa lahoppurakenteista on erityisen harvinaista borealisissa metsissä (mm. Ekbohm ym. 2006, Linder & Östlund 1998, Siitonen 2001). Majavan vaikutuksesta syntyy rakenteellisesti hyvin eriytyneistä lahoppuusta, muun muassa eriasteisesti lahonneita ja erikokoisia pysty- ja maapuita, sekä lehtipuusta ja havupuusta koostuvaa luhomateriaalia. Pystyyn kuollutta ja lehtilahoppuuta esiintyi Evon majava-altailla merkitsevästi majavattomia

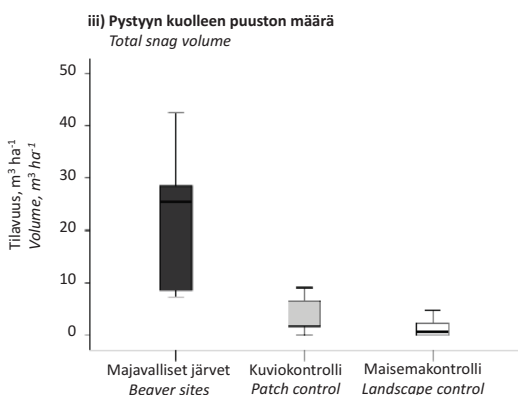
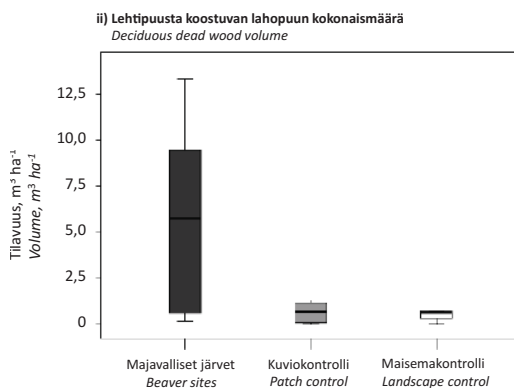
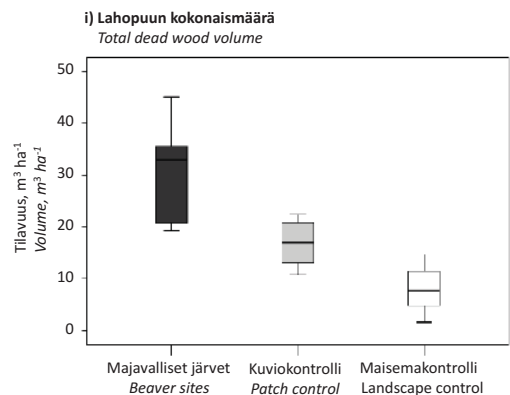
alueita enemmän (kuva 3). Majava-alueiden lahoppuusta 73 % oli pystyyn kuollutta ja 78 % oli tuoretta lahoppuuta, jonka lahoamisprosessi on vasta aluillaan.

Majava-alueiden monipuolinen lahoppuuvaihtelu mahdollisesti ylläpitää vaihtelevaa lahoppuusta riippuvaista lajistoa verrattuna muunlaisiin häiriöihin (Thompson ym. julkaisematon). Lahoppuusta riippuvainen lajisto on Suomessa kaventunut lahoppuun vähetessä metsissä. Etenkin lehtilahoppuun tai pystyyn kuolleeseen puuhun erikoistuneet lajit, kuten nokinuppisjäkälat (Vehkaoja ym. 2016), voivat hyötyä majavan tulvaamisen vaikutuksista. Tulvan luoma kostea lahoppu voi myös ylläpitää omanlaistaan lahoppuusta riippuvaista lajistoa.

Majavan luoman lahoppuudynamiikan erikoisuutena voidaan pitää sen toistuvuutta maisemassa. Majavan siirtyessä ravintopulan vuoksi uudelle kosteikolle, lahoppuusukessio edellisellä alueella voi jatkua uuden alueen tuottaessa tuoretta lahoppuuta. Näin luodaan maisemaan lahoppuverkosto ja lahoppurykelmiä eli hotspotteja, jotka voivat vaikuttaa positiivisesti lahoppuusta riippuvaisten lajien rikkauteen muuten lahoppuuköyhissä metsissä.

Kolopesijät

Kolopesijät ovat lahoppuusta riippuvainen lajiryhmä, joka käyttää kuolleeseen puuhun syntyviä onkaloita pesäpaikkoina. Ryhmään kuuluu muun muassa useita tikka-, pöllö-, sorsalintu- ja



Kuva 3. Majava lisää borealisissa metsässä harvinaiseksi käynnyttä lahopuuta laikkutasolla (kuviokontrolli) ja maisemasalla (maisemakontrolli). Majavan toiminnan seurauksen kasvavat i) lahopuun kokonaismäärät, ii) lehtipuusta koostuvan lahopuun määrä ja iii) pystyyn kuolleen puuston määrä. Kuviokontrolli: majavattomat lammet Evolla. Maisemakontrolli: Nuuksio.

Fig. 3. Beavers increase dead wood, a rare element in boreal forests, at both the patch level (patch control) and the landscape level (landscape control). The levels of i) total dead wood, ii) deciduous dead wood and iii) snags are increased by beavers. Patch control: non-beaver wetlands at Evo. Landscape control: non-beaver wetlands at Nuuksio.

varpuslintulajeja, mutta myös nisäkkäitä kuten liito-orava *Pteromys volans* ja näätä *Martes martes*. Onkaloiden syntymisessä ovat oleellisessa osassa lahottajasienet ja puita kovertavat tikat. Vesistöjen läheisten metsiköiden suurempi kosteus mahdollistaa (lahottaja)sienten ripeän kehittymisen (Jackson ja Jackson 2004).

Lochmiller (1979) vertasi kahta majavan tulvaamaa metsikköä kontrollialueeseen havaitakseen mahdollisia eroja alueiden tikkapopulaatioissa. Tutkimuksessa havaittiin tikkojen käyttävän kontrollialuetta vähemmän kuin majava-aitaiden metsiköitä. Yksi tikkalajeista (mahlatikka, *Sphyrapicus varius*) havaittiin ainoastaan yhdeltä majava-altaalta. Punapäätikka *Melanerpes erythrocephalus* esiintyi molemmilla majava-altailla, mutta ei kontrollimetsikössä. Majava-altailla havaittiin huomattavan paljon ravinnonhankintaan liittyvää toimintaa, mikä tukee teoriaa siitä, että majava-aitaiden kuoleva puusto tarjoaisi tikoille runsaasti hyönteisiä ravinnoksi. Myös pohjantikka *Picoides*

tridactylus käyttää hyväkseen majavatulvan tappamia puita (Burdett 2002).

Kanadassa tutkittiin kelopääskyn *Tachycineta bicolor* pesimistä kahdella majava-altaalla (Rendell ja Robertson 1989). Kummallakin alueella oli satoja vedessä seisovia kuolleita pystypuita, joihin tikat olivat kovertaneet koloja. Tutkimusalueilla todettiin elävän vahvat kelopääskypopulaatiot. Pesät sijaitsivat yleensä enintään 55 metriä rannasta. Tutkimuksessa havaittuja muita sekundaarisia kolopesijöitä, jotka vaikuttivat suosivan majava-alueiden lahopuita, olivat kottarainen *Sturnus vulgaris*, purppuraturpiaali *Quiscalus quiscula*, hohtosinikka *Sialis sialis*, kultatikka *Colaptes auratus* ja isotöyhtönapsu *Myiarchus crinitis*.

Johtopäätökset

Majavan voidaan nähdä luovan omanlaisensa ekosysteemien dynaamisen verkon, jossa sen toimet synnyttävät maisemaan laikuittaisen eri-ikäisten



Stella Thompson ja Mia Vehkaoja lahoppuukartoituksissa majava-altaalla Evolla. Kuva: Sari Holopainen.

Stella Thompson and Mia Vehkaoja measuring dead wood at a beaver pond. Photo: Sari Holopainen.

tulva-aldaiden jatkumon. Majavan vaikutus altailla jatkuu vielä pitkään itse eläimen poistuttua.

Ekosysteemi-insinöörien hyödyntäminen suojelun keinona tuo monipuolisia hyötyjä ja on siksi kustannustehokasta suojelua (Bangert & Slobodchikoff 2006, Byers ym. 2006, Crain & Bertness 2006). Majavien muokkaamassa maisemamosaikkissa viihtyvät monet lajit ja majavakannan elpymisen voidaan katsoa edesauttavan Suomessakin kosteikoista ja lahoppuusta riippuvaisten lajien säilymistä. Majavan toiminnan hyödyt ovat kuitenkin yksittäisiä lajeja laajemmalla: se tarjoaa mahdollisuuden kaiken kattavaan kosteikkoekosysteemin suojeluun. Ekosysteemi-insinöörien avulla suojelu muuttuu yksittäisen lajin suojelusta koko ekosysteemin ja maiseman suojeluun (Franklin 1993, Hanski 1999, Turner ym. 2003).

Mikäli vieraslaji amerikanmajava päätetään poistaa Suomesta, olisikin huomioitava toimien

vaikutukset kosteikkoluontoon. Majavilla on keskeinen rooli kosteikkoekosysteemiprosessien ylläpidossa sekä monimuotoisuuden säilymisessä. Luontaisen majavalajimme euroopanmajavan levittäytymistä tukemalla voitaisiin mahdollistaa kosteikkoluonnon dynamiikan säilyminen.

Kiitokset. Tähän artikkeliin on koottu otteita useasta väitöskirjasta. Haluamme lämpimästi kiittää kaikkia väitöskirjatutkimusten rahoittajia: Jenny ja Antti Wihurin rahasto, Suomen Luonnonsuojelun Säätiö ja Suomen Riistanhoito-säätiö (SH), Maj ja Tor Nesslingin säätiö (MV), Koneen säätiö (ST) sekä Haavikko-säätiö (SH, MV). Kiitämme myös lukuisia kenttätöyläisiä vuosien varrelta, apunne on ollut korvaamatonta! Suuret kiitokset käsikirjoitusta parantaneista kommentteista Kaarina Kauhalalle sekä anonyymille arvioijalle.

Summary: Beavers engineer landscape biodiversity

Diminishing wetland areas have negatively affected wetland-dependent species. One reason behind declining wetlands is the disappearance of beavers from many parts of their natural habitat. The beaver is an ecosystem engineer that modifies its surroundings, increasing habitat suitability for many other organisms. This review gathers together recent studies from Finland and elsewhere concerning the effects of beavers on biodiversity.

The beaver populations of Europe and North America currently total ca. one and 30 million individuals, respectively. Despite population levels remaining below their original size, beaver population growth has had a pronounced effect on boreal wetlands, both in terms of their ecosystem processes and biodiversity. Recent population growth has resulted in the formation of 25 000 km² of new wetlands and 550 000 km of flooding shoreline.

Beavers affect their surroundings by felling trees and damming waterways. Organic carbon levels rise as a result of the damming, facilitating the entire wetland food web. Beaver-engineered landscapes have flood zones of varying ages that offer a continuum of diverse habitats. Flooding creates unique vegetation assemblages typical for shallow waters. Deciduous trees become more dominant in the flood zone, while deeper in the forest conifers may benefit from the decrease in undergrowth competition due to beaver grazing. The heterogenic conditions support a wide assemblage of communities. Many of the species facilitated by beavers are endangered.

The intermix of standing and flowing water, warmer and cooler water temperature, and increases in plant matter all increase aquatic invertebrate assemblage. However, species requiring high oxygen conditions, strong currents or a hard bottom layer usually decrease in numbers. Terrestrial invertebrates benefit from increased sunlight and temperature conditions. Dead wood created during a flood can uphold a high assemblage of terrestrial invertebrates and pin lichens.

The chemical and physical changes occurring in beaver waters affect the fish communities present. Increased water depth, open water areas and invertebrate numbers benefit fish. However, beaver dams may also hinder fish mobility during colonization or spawning, and species requiring high oxygen conditions may suffer.

Frogs benefit from beaver waters through increased surface area and safety for eggs, increased hatching and development of tadpoles, and increased invertebrate and plankton nutrition. Frogs also utilize beaver dams and nests for overwintering.

Beavers facilitate waterbird communities. Ducks, geese and waders benefit from the shallow shores and increased nutrition available at beaver ponds. The numbers of Eurasian teal *Anas crecca* and green sandpipers *Tringa ochropus* are high in beaver ponds. Beaver ponds also promote the breeding success of teals. Furthermore it appears that the increased eutrophication caused by beaver floods in barren boreal lakes benefits mallards *Anas platyrhynchos* and Eurasian widgeon *Anas penelope*.

Increased aquatic invertebrate emergence is also likely to benefit bats. The northern bat *Eptesicus nilssonii* has been observed to use beaver ponds more frequently than control areas, and their numbers are greater at beaver ponds than at the controls.

Beaver-induced flooding causes tree mortality, resulting in copious quantities of heterogenic dead wood. Particularly large amounts of deciduous dead wood and snags are produced, both of which are especially rare in heavily managed boreal forests. This serves as a suitable substrate for a wide range of saproxylic organisms. Beaver activity creates dead wood hotspots of varying age and decomposition in the landscape, increasing saproxylic species assemblage. These hot spots are also recurring. Cavity nesters, such as woodpeckers and certain duck species, benefit from increased dead wood levels.

The benefits of beaver activity offer the option of all-round wetland conservation compared to single-species protection. The role of beavers as upholders of wetland biodiversity should be recognized in the future. With the aid of ecosystem engineers, conservation efforts could shift from species-specific conservation to protecting entire ecosystems and landscapes.

Kirjallisuus/References

- Amezaga, J.M., Santamaria, L. & Green, A.J. 2002: Biotic wetland connectivity – supporting a new approach for wetland policy. – *Acta Oecologica* 23: 213–222.
- Aznar, J.C. & Desrochers, A. 2008: Building for the future: Abandoned beaver ponds promote bird diversity. – *Ecoscience* 15: 250–257.
- Baker, B. W. & Hill, E.P. 2003: Beaver (*Castor canadensis*). – *Teoksessa/in: Feldhamer, G.A., Thompson, B.C. & Chapman, J.A. (toim./eds), Wild Mammals of North America: Biology, Management, and Conservation*. Second Edition. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland, USA. pp. 288–310.
- Bangert, R.K. & Slobodchikoff, C.N. 2006: Conservation of prairie dog ecosystem engineering may support arthropod beta and gamma diversity. – *Journal of Arid Environments* 67: 100–115.
- Barber, A. 1993: Benefit: Cost analyses of on-farm pasture renovation strategies and catchment drainage options. Background report to upper south east dryland salinity and flood management plan. Keith, S. Aust (Department of Primary Industries). 98 p.
- Bartel, R.A., Haddad, N.M. & Wright, J.P. 2010: Ecosystem engineers maintain a rare species of butterfly and increase plant diversity. – *Oikos* 119: 883–890.
- Batzer, D.P. & Ruhí, A. 2013: Is there a core set of organisms that structure macroinvertebrate assemblages in freshwater wetlands? – *Freshwater Biology* 58: 1647–1659.
- Bromley, C.K. & Hood, G.A. 2013: Beavers (*Castor canadensis*) facilitate early access by Canada geese (*Branta canadensis*) to nesting habitat and areas of open water in Canada's boreal wetlands. *Mammalian Biology* 78: 73–77.
- Bruno, J.F. 2000: Facilitation of cobble beach plant communities through habitat modification by *Spartina alterniflora*. – *Ecology* 81: 1179–1192.
- Bruno, J.F., Stachovicz, J.J. & Bertness M.D. 2003: Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 119–125.
- Bush, B.M. & Wissinger, S.A. 2015: Invertebrates in beaver-created wetlands and ponds. – *Teoksessa/in:*

- Batzer, D. & Boix, D. (Toim./eds), Invertebrates in Freshwater Wetlands: An International Perspective on their Ecology. Springer. pp. 411–449.
- Burdett, C. L. 2002: Conservation Assessment for Three-toed Woodpecker (*Picoides tridactylus*). – USDA Forest Service, Eastern Region.
- Byers, J.E., Cuddington, K., Jones, C.G., Talley, T.S., Hastings, A., Lambrinos, J.G., Crooks, J.A. & Wilson, W.G. 2006: Using ecosystem engineers to restore ecological systems. – Trends in Ecology and Evolution 21: 493–500.
- Collen, P. & Gibson, R.J. 2001: The general ecology of beavers (*Castor* spp.) as related to their influence on stream ecosystems and riparian habitats, and the subsequent effects on fish – a review. – Reviews in Fish Biology and Fisheries 10: 439–461.
- Crain, M.C. & Bertness, M.D. 2006: Ecosystem engineering across environmental gradients: implications for conservation and management. – BioScience 56: 211–218.
- Dalbeck, L., Lüscher, B. & Ohlhoff, D. 2007: Beaver ponds as habitat of amphibian community in a central European highland. – Amphibia-Reptilia 28: 493–501.
- Danilov, P., Kanshiev, V. & Fyodorov, F. 2011: Characteristics of North American and Eurasian beaver ecology 362. – Wildlife biology 18:4 (2012) in Karelia. – Teoksessa/In: Sjöberg, G. & Ball, J.P. (toim./eds), Restoring the European Beaver: 50 years of experience. p. 55–72. Pensoft Publishers, Sofia.
- Dodd, C.K. 2010: Preface. – Teoksessa/in: Dodd, C.K. (toim./eds), Amphibian ecology and conservation. A handbook of techniques. Oxford University Press. p. 5–7.
- Donkor, N.T. 2007: Impact of beaver (*Castor canadensis* Kuhl) foraging on species composition of boreal forests. – Teoksessa/in: Johnson, E. A. & Miyanishi (toim./eds), Plant Disturbance Ecology. Elsevier, Amsterdam. pp. 579–602.
- Dykstra, C.R., Daniel, F.B., Hays, J.L. & Simon, M. 2001: Correlation of red-shouldered hawk abundance and macrohabitat characteristics in southern Ohio. – The Condor 103: 652–656.
- Ekbom, B., Schroeder, L.M. & Larsson, S. 2006: Stand specific occurrence of coarse woody debris in a managed boreal forest landscape in central Sweden. – Forest Ecology and Management 221: 2–12.
- Franklin, J.F. 1993: Preserving biodiversity: species, ecosystems, or landscapes? – Ecological Applications 3: 202–205.
- Halley, D., Rosell, F. & Saveljev, A. 2012: Population and distribution of Eurasian beaver (*Castor fiber*). – Baltic Forestry 18: 168–175.
- Hanski, I. 1999: Habitat connectivity, habitat continuity, and metapopulations in dynamic landscapes. – Oikos 87: 209–219.
- Hering, D., Gerhard, M., Kiel, E., Ehlert, T. & Pottgiesser, T. 2001: Review study on near-natural conditions of Central European mountain streams with particular reference to debris and beaver dams: results of the "REG Meeting" 2000. Limnologica 31: 81–92.
- Hodkinson, I.D. 1975: A community analysis of the benthic insect fauna of an abandoned beaver pond. – Journal of Animal Ecology 44: 535–553.
- Holopainen, S., Nummi, P. & Pöysä, H. 2014: Breeding in the stable boreal landscape: lake habitat variability drives brood production in the teal (*Anas crecca*). – Freshwater Biology 59: 2621–2631.
- Howell, D.L. & Chapman, B.R. 1997: Home range and habitat use of red-shouldered hawk in Georgia. The Wilson Bulletin 109: 131–144.
- Hyvönen, T. & Nummi, P. 2008: Habitat dynamics of beaver *Castor canadensis* at two spatial scales. – Wildlife Biology 14: 302–308.
- Hyvönen, T. & Nummi, P. 2011: Plant succession in beaver patches during and after flooding. – Teoksessa/in: Sjöberg G. & Ball J.P. (toim./eds), Restoring the European beaver: 50 years of experience, Pensoft Publishers, Sofia. pp. 163–171.
- Jackson, J.A. & Jackson, N.J.S. 2004: Ecological relationships between fungi and woodpecker cavity sites. – The Condor 106: 37–49.
- Johnston, C.A. & Naiman, R.J. 1990: Browse selection by beaver: effects on riparian forest composition. – Canadian Journal of Forest Restoration 20: 1036–1043.
- Jones, C.G., Lawton J.H. & Shachak M. 1994: Organisms as ecosystem engineers. – Oikos 69: 373–386.
- Jones, C.G., Hawton, J.H. & Shachak, M. 1997: Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. – Ecology 78: 1946–1957.
- Kauhala, K. & Turkia, T. 2013: Majavien elinympäristönkäyttöä alkuperäislajin alustavaa vertailua (Summary: Habitat use of beavers: preliminary comparison between a native and alien species). – Suomen Riista 59: 20–33.
- Kemp, P.S., Worthington, T.A., Langford, T.E.L., Tree, A.R.J. & Gaywood, M.J. 2012: Qualitative and quantitative effect of reintroduced beavers on stream fish. – Fish and Fisheries 13: 158–181.
- Lang, D.W., Reeves, G.H., Hall, J.D. & Wipfli, M.S. 2006: The influence of fall-spawning coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) on growth and production of juvenile coho salmon rearing in beaver ponds on the Copper River Delta, Alaska. – Canadian Journal of Fishers and Aquatic Sciences 63: 917–930.
- Linder, P. & Östlund, L. 1998: Structural changes in three mid-boreal Swedish forest landscapes, 1885–1996. – Biological Conservation 85: 9–19.
- Lochmiller, R.L. 1979: Use of beaver ponds by southeastern woodpeckers in winter. – The Journal of Wildlife Management 43: 263–266.
- Lokteff, R.L., Roper, B.B. & Wheaton, J.M. 2013: Do beaver dams impede the movement of trout? – Transactions of the American Fisheries Society 142: 1114–1125.
- McDowell, D.M. & Naiman, R.J. 1986: Structure and function of a benthic invertebrate stream community as influenced by beaver (*Castor canadensis*). – Oecologia 68: 481–489.
- Martinsen, G.D., Driebe, E.M. & Whitham, T.G. 1998: Indirect interactions mediated by changing plant chemistry: beaver browsing benefits beetles. – Ecology 79: 192–200.
- Naiman, R.J., Johnston, C.A. & Kelley, J.C. 1988: Alteration of North American streams by beaver: the structure and dynamics of streams are changing as beaver recolonize their historic habitat. – BioScience 38: 753–762.

- Nummi, P. 1989: Simulated effects of the beaver on vegetation, invertebrates and ducks. – *Annales Zoologici Fennici* 26: 43–52.
- Nummi, P. 2015: Majavan lammella. Metsäkustannus Oy, Latvia. (In Finnish).
- Nummi, P. & Hahtola, A. 2008: The beaver as an ecosystem engineer facilitates teal breeding. – *Ecography* 31: 519–524.
- Nummi, P. & Holopainen, S. 2014. Whole-community facilitation by beaver: ecosystem engineer increases waterbird diversity. – *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 24: 623–633.
- Nummi, P., Hyvönen, T. & Kattainen, S. 2008. Majava muokkaa metsää – tarkastelua laikon ja maiseman tasolla (Summary: Beaver affects forest structure – implications for patch and landscape level). – *Suomen Riista* 54: 95–104.
- Nummi P., Kattainen S., Ulander P. & Hahtola A. 2011: Bats benefit from beavers: a facilitative link between aquatic and terrestrial food webs. – *Biodiversity and Conservation* 20: 851–859.
- Nummi P. & Kuuluvainen, T. 2013: Forest disturbance by an ecosystem engineer: beaver in boreal landscapes. – *Boreal Environment Research* 18: 13–24.
- Nummi, P., Pienmunne, E. & Haapanen, P. 1999: Pienet tulva-altaat sorsien poikueympäristöjen hoidossa (Summary: Use of small flowages as duck habitat management practice). – *Suomen Riista* 45: 44–51.
- Ray, H.L., Ray, A.M. & Rebertus A.J. 2004: Rapid establishment of fish in isolated peatland beaver ponds. – *Wetland* 24: 399–405.
- Rendell, W.B. & Robertson, R.J. 1989: Nest-site characteristics, reproductive success and cavity availability for tree swallows breeding in natural cavities. – *The Condor* 91: 875–885.
- Rosell, F., Bozsér, O., Collen, P. & Parker, H. 2005: Ecological impact of beavers *Castor fiber* and *Castor canadensis* and their ability to modify ecosystems. – *Mammal Review* 35: 248–276.
- Schlosser I.J. & Kallemeyn L.W. 2000: Spatial variation in fish assemblages across a beaver-influenced successional landscape. – *Ecology* 81: 1371–1382.
- Seton, E.T. 1929: Lives of game animals. Doubleday, Doran & Co., Garden City N.Y.
- Siitonen, J. 1998: Lahopuun merkitys metsäluonnon monimuotoisuudelle – kirjallisuuskatsaus. – *Teoksessa/ in: Annala, E. (toim./eds), Monimuotoinen metsä: Metsäluonnon monimuotoisuuden tutkimusohjelman väliraportti. Metsäntutkimuslaitoksen tiedonantoja 705:131–162.* (In Finnish)
- Siitonen, J. 2001: Forest management, coarse woody debris and saproxylic organisms: Fennoscandian boreal forests as an example. – *Ecological Bulletins* 49: 11–41.
- Snodgrass J.W. & Meffe G.K. 1998: Influence of beavers on stream fish assemblages: effects of pond age and watershed position. – *Ecology* 79: 928–942.
- Stachowicz, J.J. 2001. Mutualism, facilitation, and the structure of ecological communities. *BioScience* 51:235–246.
- Stevens, C.E., Paszkowski, C.A. & Foote, A.L. 2007: Beaver (*Castor canadensis*) as a surrogate species for conserving anuran amphibians on boreal streams in Alberta, Canada. – *Biological Conservation* 134: 1–13.
- 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*.
- Suhonen, S., Nummi, P. & Pöysä, H. 2011: Long term stability of habitats and their use by ducks in boreal lakes. – *Boreal Environmental Research* 16 (suppl B): 71–80.
- Suontakanen, E.-M. 2016: Majavafasilitaation vaikutus taviin – vertailu laikku- ja maisematasolla. Helsingin yliopisto. – Permalink: <http://urn.fi/URN:NBN:fi:hulib-201606092330>
- Temple, H.J. & Cox, N.A. 2009: European Red List of amphibians. IUCN species programme. – IUCN Regional Office for Europe. p. 34.
- Thompson, S., Vehkaoja, M. & Nummi, P. 2016: Beaver-created deadwood dynamics in the boreal forest. – *Forest Ecology and Management* 360: 1–8.
- Turner, M.G., Gardner, R.H. & O'Neill R.V. 2003: Landscape ecology in theory and practice. Springer-Verlag, New York.
- Vehkaoja, M. 2016. Beaver in the drainage basin: an ecosystem engineer restores wetlands in the boreal landscape. – *Dissertationes Forestales* 220: 1–32.
- Vehkaoja, M. & Nummi, P. 2015: Beaver facilitation in the conservation of boreal anuran communities. – *Herpetozoa* 28: 75–87.
- Vehkaoja, M. & Nummi, P. & Rikkinen, J. 2016: Beavers promote calcicoid diversity in the boreal landscape. – *Biodiversity and Conservation*. Painossa.
- Vehkaoja, M., Nummi, P., Parker, H., Hartman, G. & Rosell, F. 2013: Amerikanmajava *Castor canadensis* Suomessa ja Euroopassa: pohdintoja vaikutuksista ja mahdollisesta hävittämisestä (Summary: American beaver *Castor canadensis* in Finland and Europe: a discussion of the potential consequences and an eradication strategy). – *Suomen Riista* 59: 52–61.
- Vehkaoja, M., Nummi, P., Rask, M., Tulonen, T. & Arvola, L. 2015: Spatiotemporal dynamics of boreal landscapes with ecosystem engineers: beavers influence the biogeochemistry of small lakes. – *Biogeochemistry* 124: 405–415.
- Whitfield, C.J., Baulch, H.M., Chun, K.P. & Westbrook, C.J. 2015: Beaver-mediated methane emission: The effects of population growth in Eurasia and the Americas. – *AMBIO* 44: 7–15.
- Wright, J.P., Jones, C.G. & Flecker, A.S. 2002: An ecosystem engineer, the beaver, increases species richness at the landscape scale. – *Oecologia* 132: 96–101.
- Wright J.P. & Jones C.G. 2004: Predicting effects of ecosystem engineers on patch-scale species richness from primary productivity. – *Ecology* 85: 2071–2081.

Hyväsytty/Accepted 20.10.2016

Sari Holopainen, Mia Vehkaoja, Stella Thompson,
Eeva-Maria Suontakanen & Petri Nummi
Helsingin yliopisto,
Metsätieteiden laitos
University of Helsinki,
Department of Forest Sciences
P.O. Box 27 (Latokartanonkaari 7)
FI-00014 University of Helsinki, Finland
email: sari.holopainen@helsinki.fi