

Kausikosteikot lintujen ja nisäkkäiden elinympäristöinä

Janne Sundell, Charly Dixneuf ja Petri Nummi



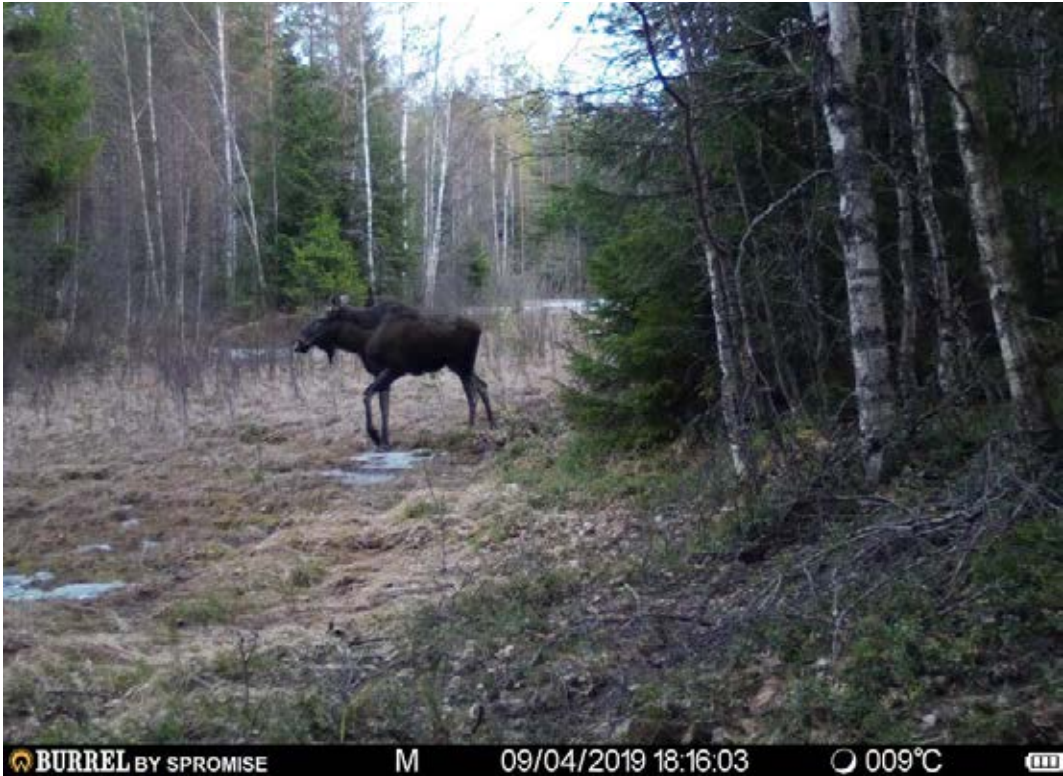
Photo Veli-Matti Väänänen.

Kausikosteikot ovat huonosti tunnettu elinympäristö, joka on harvinaistunut monien muiden kosteikkotyyppien ohella. Kausikosteikoilla on vettä yleensä vain keväisin ja ne kuivuvat kokonaan tai merkittävin osin kesän mittaan. Boreaalisten metsien keskellä ne ovat pienialaisia avoimia ruohokasvivaltaisia alueita, jotka lisäävät maiseman monimuotoisuutta, ja tätä kautta oletettavasti myös monien eliöryhmien monimuotoisuutta. Näissä kalattomissa vesissä vesiselkärangattomat esiintyvät runsaina, mikä osaltaan houkuttelee nisäkkäitä ja lintuja. Tässä tutkimuksessa selvitimme nisäkkäiden ja lintujen runsautta ja lajirikkautta kausikosteikoilla ja vertailimme niitä pysyvän veden alueisiin, pieniin lampiin.

Kosteikot vähenevät ympäri maailman, mutta Euroopassa niiden hupenemistahti on erityisen kiivas: on arvioitu, että 60–90 % Euroopan kosteikoista hävisi 1900-luvun mittaan (Čížková ym. 2013). Tämä on erityisen huolestuttavaa muun muassa siksi, että kosteikoilla elää niiden pinta-alaan nähden poikkeuksellisen suuri määrä eliöitä (Dudgeon ym. 2006). Kosteikot tuottavatkin

yli neljäsosan kaikista ekosysteemipalveluista, vaikka niiden pinta-ala on vain 1.1 % biosfääristä (Kingsford ym. 2016). Suomessa kosteikkojen häviö ei ole ollut yhtä vakavaa kuin monin paikoin muualla Euroopassa, mutta täälläkin suuri osa maltilista, tuottavista kosteikoista on kuivatettu maanviljelytarkoituksiin (Kuusisto ym. 1998).

Metsäalueilla tärkeitä pienvesiä ovat kausikos-



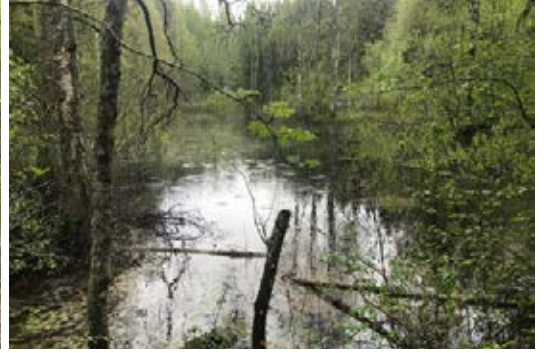
Kausikosteikot ovat hirven suosimaa elinympäristöä. Kuvassa näkyy Pirttikankaan kosteikon pajuja (9.4.2019). (Kuva Charly Dixneuf).

Moose are frequent visitors at vernal pools, where also willows can grow. (Photo Charly Dixneuf)

teikot (*vernal pool*), joiden ekologia ja hydrologia tunnetaan meillä tavattoman huonosti. Vielä jokin aika sitten ne eivät olleet edes mukana, kun etsittiin alueellisesti tärkeitä pienivesikohteita. Suomen luontotyypin uhanalaisuusluokituksessa (Kontula & Raunio 2018) kausikosteikot kulkevat nimillä “Suoarot” (koodi S08) ja “Kausikuiivat lammet” (koodi V2.09), jotka on luokiteltu puutteellisesti tunnetuiksi (DD). Kausikosteikoissa on vettä eniten keväällä, lumen sulamisen jälkeen. Kesän mittaan ne yleensä kuivuvat ilman lämmitessä ja haihtumisen voimistuessa (Zedler 2003, Brooks 2004). Sateisina syksyinä ne taas saattavat alkaa täyttyä. Ojitus on suuresti vaikuttanut kausikosteikoihin: 1950-luvulta lähtien intensiivisenä jatkuneissa ojituksissa oli Fennoscandiassa vuoteen 1991 mennessä kuivatettu 5.5 miljoonaa hehtaaria suota ja soistunutta metsää (Paavilainen & Päivänen 1995). Valitettavasti meillä ei ole tietoa kuinka paljon kausikosteikoita on luonnon-

tilaisessa maisemassa aikoinaan ollut ja kuinka paljon niitä on jo menetetty. Kartoilta näitä usein pienialaisia kosteikoita on vaikea löytää, johtuen varmaan siitä, että kartoitushetkellä ne ovat saattaneet olla kuivia. Kun maisemaan pureudutaan tarkemmin esimerkiksi kaukokartoituksen tai muun karttatarkastelun avulla, kausikosteikoitakin saattaa löytyä aiempaa enemmän (Davranche ym., julkaisematon).

Uutena uhkana kausikosteikoille on ilmaston lämpeneminen. Lumipeitteen ohetessa vettä tulee kausikosteikoihin vähemmän (Veijalainen ym. 2010), ja ilmaston lämmitessä sitä haihtuu enemmän (Brooks 2004); näin on Alaskan boreaalissa jo osoitettu käyneen (Corcoran ym. 2009). Haihtuminen on kausikosteikoiden kohtalonkysymys, sillä niissä veden tilavuus on paljon pienempi kuin pysyvissä vesissä (Brooks & Hayashi 2002). Kausikosteikoiden kuivuminen tulee vaikuttamaan niiden eliöstöön dramaattisesti (Colburn 2004).



Kausikosteikoiden vesimäärässä on suurta vuosien välistä vaihtelua. Kuvassa on Hautrimmen kausikosteikko kuvattuna toukokuussa 19.5.2019 ja 22.5.2021. (Kuvat Petri Nummi).

Water conditions at vernal pools are changing from year to year. The photos are taken from the same site in May in years 2019 and 2021 (Photos Petri Nummi)

Kausikosteikoiden sammakkoeläimistä ja selkärangattomista on maailmalta jonkin verran tutkimuksia (Colburn ym. 2007, Calhoun ym. 2017), mutta Suomesta vain vähän: muun muassa sammakko *Rana temporaria* on havaittu niillä tavattoman runsaaksi (Vehkaoja & Nummi 2015). Aiempien tutkimusten perusteella tiedetään, että kalattomuus on yksi kausikosteikoiden keskeinen piirre. Kun kalasaalistus puuttuu, monet selkärangattomat menestyvät kausikosteikoilla hyvin. Kausikosteikoiden muut selkärangattomat kuin sammakot tunnetaan globaalistikin huonosti (Colburn 2004).

Eliöyhteisöjen toiminnan kannalta huonosti tunnettu kausikosteikkojen piirre ovat niiltä massoittain kuoriutuvat hyttyset. Tämä ilmiö on niin paikallinen ja lyhytkestoinen, että sen merkitystä hyönteisiä syöville linnuille ja lepakoille ei tunneta lainkaan. Potentiaalisesti nämä massoittain kuoriutuvat hyttyset voivat olla tärkeä ravinnon lähde monille hyönteisiä syöville selkärangaisille. Maailmanlaajuisesti kausikosteikkojen vähenemisellä voi olla eliöstöön mittavat vaikutukset: esimerkiksi Siperiassa on Ob-joen tienoilla noin puoleltoista Suomen kokoinen alue, joka on kartoissa kuvattu mataliksi kosteikoiksi.

Tämän tutkimuksen tarkoitus on selvittää kausikosteikkojen merkitystä selkärangaisyhteisöille vertailemalla lintujen ja nisäkkäiden runsautta kausikosteikkojen ja tavallisten metsälampien välillä. Otaksumme että selkärangaisrunsaus olisi suurempi kausikosteikoilla kuin lammilla, samaan tapaan kuin on Evolla osoitettu olevan laita majavatulvikoilla (Nummi ym. 2019). Oletettavasti

vetisten ja kuivien vaiheiden vaihtelu kausikosteikoilla kiihdyttää hajotustoimintaa, mikä vapauttaa ravinteita eliöiden käyttöön enemmän kuin pysyvissä vesissä. Tämä tuottavuuden kasvu näkynee kasvillisuudessa ja selkärangattomien runsaudessa heijastuen myös useisiin selkärangaisiin.

Menetelmät

Tutkimus toteutettiin Evon retkeilyalueella eteläisessä Suomessa. Alue on pääosin melko karua havu-sekametsää, jolle luonteenomaista on pienten järvien, lampien ja muiden pienvesien runsas määrä. Alueen metsälammet ovat yleisesti niukkatuottoisia, ja niiden rantoja kiertää harvahko, kapea vesikasvillisuus vyöhyke, jonka valtalajeja ovat sarat *Carex* spp., järviruoko *Phragmites australis* ja ulpukka *Nuphar lutea* (Nummi & Pöysä 1993). Kausikosteikot ovat pienialaisia metsän ympäröimiä avoimia alueita, joiden keskeltä löytyy ruohovartisiakasveja ja pajuja *Salix* spp. Pajujen ja muiden pensaiden osuus kasvaa kohti kosteikon laitoja. Pohjakerroksen kasvillisuudessa kosteutta sietävät sammat ovat yleisiä.

Tutkimukseen valittiin kymmenen pientä lampea (5590–39180 m²) ja kymmenen kausikosteikkoa (300–4180 m²). Lammista yksikään ei ollut majavan vaikutuksen alainen, sillä majavan on aiemmin havaittu vaikuttavan nisäkkäiden runsauteen (Nummi ym. 2019).

Lintulajistoa ja runsautta tutkittiin kulkemalla 100 metrin matka noin kymmenen metrin etäisyydellä vesirajasta. Lintuja tarkkailtiin (näkö- ja



Kausikosteikot ovat tyypillisesti tulvillaan vettä keväällä (Pirttikangas 11.6.2012) ja kuivuvat kesän mittaan (Pirttikangas 13.7.2012). (Kuvat Sari Holopainen).

Typically, vernal pools are full of water in the spring and will dry during the summer. (Photos Sari Holopainen).

kuulohavainnot 30 metrin säteellä havaintopaikasta) 15 minuuttia linjan alkupisteessä, puolivälissä ja lopussa, yhteensä siis 45 min paikkaa ja tarkkailujaksoa kohden. Tarkkailujaksoja oli kuusi kappaletta per paikka. Lammet ja kosteikot jaettiin lähekkäisiksi pareiksi, joiden tarkkailujaksot ajoittuivat samaan kahden tunnin ajanjaksoon eri vuorokauden aikoina. Tarkkailujaksojen välillä tarkkailuiden järjestystä vaihdettiin kertojen välillä. Näin lampien ja kausikosteikoiden tarkkailujaksot olivat tasapainossa vuorokauden aikojen suhteen, mikä oli tärkeää, koska lintujen aktiivisuuden tiedetään vaihtelevan vuorokauden aikana. Analyysia varten tarkkailujaksot jaettiin ennen lisääntymiskautta (04.02.–13.03.2020) ja lisääntymiskautena (19.03.–30.04.2020) tehtyihin havaintoihin.

Suurempien nisäkkäiden esiintymistä eri elinympäristöissä selvitettiin asettamalla lampien ja kausikosteikoiden rannoille riistakameroita. Kuhnkin paikkaan sijoitettiin yksi kamera (Burrel S10/S12 HD tai Burrel Edge HD), yhteensä siis 20 kameraa. Kamerat sijoitettiin 2–5 metrin päähän vesirajasta, 120–130 cm korkeudelle, osoittamaan rannan suuntaisesti. Kamerat asetettiin ottamaan kolmen kuvan sarjoja ja pitämään vähintään minuutin tauko kuvasarjojen välillä. Kamerat olivat aktiivisina maastossa 04.08.–09.10.2019 ja 15.01.–21.09.2020. Kuvat saman lajin yksilöistä 30 minuutin sisällä käsiteltiin yhtenä havaintona analyyseissä.

Lintujen ja nisäkkäiden jätöksiä etsittiin 100 metrin pituisilta linjoilta, jotka käytiin läpi 12 kertaa per paikka. Linjat kulkivat n. 10 metrin

päässä vesirajasta. Kaikki löydetty jätökset kerättiin määrittystä varten, joka tehtiin lajittain ryhmätasolle. Kaikki saman lajin jätökset linjaa kohden laskettiin yhdeksi havainnoksi. Laskentapäivinä käytiin läpi aina yhtä monta lampea ja kausikosteikkoa, jotta vertailukelpoisuus elinympäristöjen välillä olisi tasapainossa. Laskennat sijoittuivat ajanjaksolle 19.02.–22.07.2020.

Pikkunisäkkäitä, jotka eivät yleensä laukaise riistakameroita, tutkittiin loukutuksin. Loukkuja asetettiin 15 loukun linjoihin, joita oli pyynnissä kaksi per paikka. Ensimmäinen linja kulki metrin etäisyydellä vesirajasta ja toinen 5–6 metriä ensimmäisestä. Loukkujen väli linjassa oli 5 metriä. Loukut olivat metallisia heti-tappavia hiirenloukkuja tai suurempia rotanloukkuja. Rotanloukkuja oli kolme kappaletta, mutta vain vesirajaa lähempänä olevassa linjassa. Hiirenloukut oli syötetty ruisleivällä ja rotanloukut porkkanalla. Rotanloukkuja käytettiin, jotta saaliiksi olisi saatu myös vesimyyriä, joille hiirenloukut ovat liian pieniä; syöttinä käytetty leipä ei ole myöskään niin houkutteleva kuin porkkana (oma huomio). Loukut olivat pyynnissä kerrallaan kaksi yötä ja ne tarkistettiin molempien öiden jälkeen. Pyyntijaksoja per paikka oli kolme ja ne sijoittuivat ajankohtiin 16.04.–22.04., 21.05.–27.05., 19.06.–25.06.2020.

Tilastolliset analyysit suoritettiin käyttämällä R-ohjelmistoa (R Core Team 2019). Yleistettyä lineaarista mallia (GLM tai GLMM), virhetermien Poisson-jakaumalla, käytettiin lintujen aktiivisuuden ja lajirikkauden testaamiseen. Elinympäristötyyppi (lampi/kausikosteikko), vuodenaika (ennen pesintäkautta/pesimäkaudella) ja ajankohta olivat



Lumisuus on avainasemassa siinä miten paljon kausikosteikossa on keväällä vettä. (Kuva Aurélie Davranche).

The amount of snow dictates how much there will be water in vernal pools in spring (Photo: Aurélie Davranche).

mallissa selittävinä tekijöinä. Samanlaista mallia käytettiin myös suurempien nisäkkäiden kohdalla, selittävinä tekijöinä elinympäristö ja vuodenaika. Aineiston laadun perusteella käytettiin joko quasi-Poisson-, negatiivista binomiaali-tai yleistä Poisson-jakaumaa ”MASS” paketissa. Jos GLM-mallin oletukset eivät toteutuneet, käytettiin Wilcoxonin testiä. Pikkunisäkkäiden runsauden kohdalla GLM-mallin virhetermeissä käytettiin binomiaalijakaumaa. Lajirikkautta ei testattu, koska lajeja oli yhteensä vain kolme. Kaikissa malleissa tutkimuspaikka oli satunnaistekijänä ja optimaalisen mallin valinnassa käytettiin Akaiken informaatiokriteeriarvoja. Analyysissä lähdettiin monimutkaisimmasta mallista, joka sisälsi kaikki selittävät tekijät interaktioineen. Lopullisesta mallista tiputettiin ei-merkitsevät interaktiot.

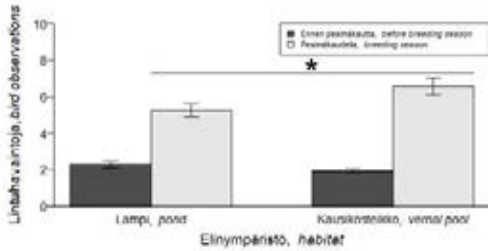
Lintu- ja nisäkäsyhteisöjen eroja eri elinympäristöissä tutkittiin laskemalla niin sanottu

Bray-Curtis erillaisuusindeksi (paketti ”vegan”; Oksanen ym. 2019), jossa täysin samanlainen lajijyhteisö saa arvon 0 ja täysin erilainen arvon 1. Analyysiin on syvennytty tarkemmin kansainvälisessä artikkelissa (Dixneuf ym. 2021)

Tulokset

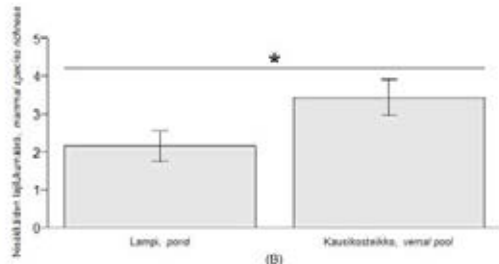
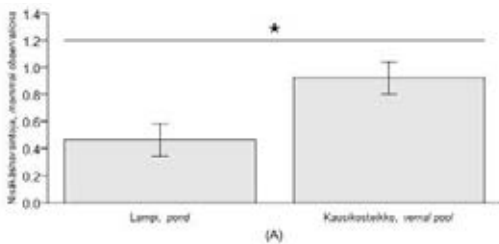
Linnut

Tutkimuksessa havaittiin kaikkiaan 42 lintulajia (2 056 havaintoa), joista 30 kausikosteikoilta ja 34 lammilta. Lajirikkauksessa ei ollut eroja näiden elinympäristöjen välillä, ja erillaisuusindeksikin oli vain 0.16. Sen sijaan lintuyläilöitä oli pesimäaikana merkitsevästi enemmän kausikosteikoilla verrattuna lampiin (GLM: estimaatti = - 0.226; Z = - 2.570; P = 0.049; Kuva 1). Ennen pesintäaikaa tällaista eroa ei havaittu. Keväällä runsaimmat lajit



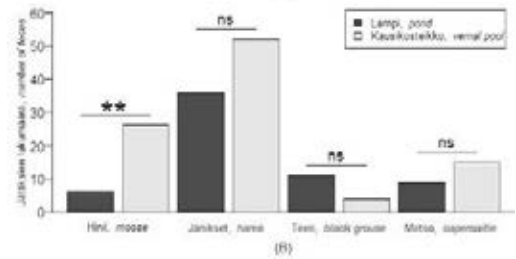
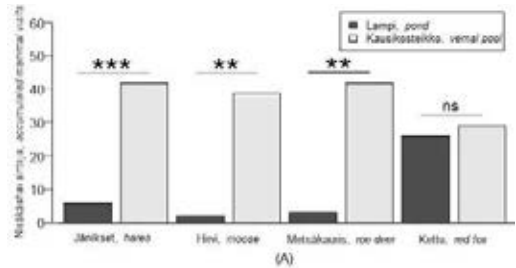
Kuva 1. Keskimääräinen (+/- SE) lintuhavaintojen lukumäärä 45 minuutin tarkkailujaksoa kohden lammilla ja kausikosteikoilla ennen pesimäkautta ja pesimäkaudella. Tilastollisesti merkitsevä ($P < 0.05$) ero on merkitty asteriksilla

Figure 1. Mean (+/- SE) number of observations on birds per 45 min observation period by ponds and vernal pools before and during the breeding season. Statistically significant ($P < 0.05$) difference is marked with asterisk.



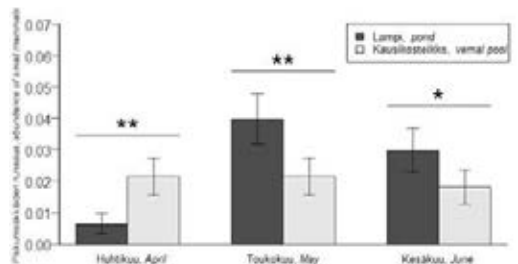
Kuva 2. (A) Keskimääräinen (+/- SE) nisäkäshavaintojen määrä ja (B) lajirikkaus kamera-aineistossa lammilla ja kausikosteikoilla. Tilastollisesti merkitsevä ($P < 0.05$) ero on merkitty asteriksilla

Figure 2. (A) Mean (+/- SE) number of observations and (B) species richness of large mammals by ponds and vernal pools. Statistically significant ($P < 0.05$) difference is marked with asterisk.



Kuva 3. (A) Nisäkäshavaintojen lukumäärä kamera-aineistossa lammilla ja kausikosteikoilla. (B) Jätöksien lukumäärä 100 metriä kohden lammilla ja kausikosteikoilla. Tilastollinen merkitsevyys on merkitty asteriksilla: $P < 0.001$ (***) ja ei-merkitsevä (ns).

Figure 3. (A) Accumulated number of observations on large mammals in camera trap data by ponds and vernal pools. (B) Accumulated number of feces per 100 m. Statistically significant differences were marked with asterisks: $P < 0.001$ (***) and non-significant (ns).



Kuva 4. Keskimääräinen (+/- SE) pikkunisäkkäiden runsaus ilmaistuna loukkuvuorokautta kohden pyyntijankohdittain lammilla ja kausikosteikoilla. Tilastollinen merkitsevyys on merkitty asteriksilla: $P < 0.001$ (***) ja $P < 0.05$ (*).

Figure 4. Mean (+/- SE) abundance of small mammals per trap night during different catching periods by ponds and vernal pools. Statistically significant differences were marked with asterisks: $P < 0.001$ (***) and $P < 0.05$ (*).

kausikosteikoilla olivat varpuslintuja, kuten viher-varpusia *Spinus spinus*, urpiaisia *Acanthis flammea* ja peippoja *Fringilla coeleps*.

Suuret nisäkkäät

Kuva-aineistossa oli kaikkiaan 243 nisäkshavaintoa. Lajeja havaittiin kausikosteikoilla kahdeksan ja lammilla 11. Kuitenkin sekä havaintojen määrä että lajirikkaus olivat suurempia kausikosteikoilla kuin lammilla (havaintojen määrä; GLM: $e = 0.81$, $Z = 2.413$, $P = 0.016$, lajimäärä; GLM: $e = 0.693$, $Z = 2.103$, $P = 0.035$, Kuva 2). Kun tarkasteltiin neljän yleisimmän nisäkäslajin esiintymistä eri elinympäristöissä havaittiin hirven *Alces alces*, metsäkauriin *Capreolus capreolus* ja jänisten *Lepus* sp. esiintyvän useammin kuvissa kausikosteikoilla kuin lammilla. Ketun *Vulpes vulpes* esiintymisessä ei ollut eroa elinympäristöjen välillä (Kuva 3).

Jätökset

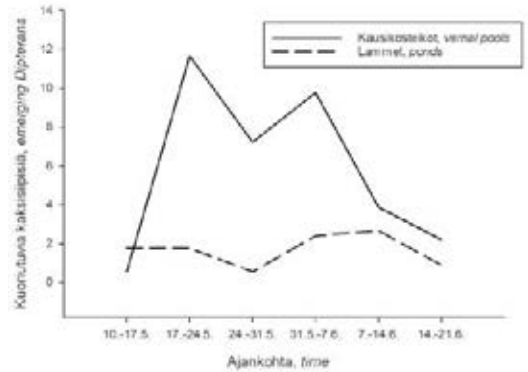
Kaikkiaan havaintoja tehtiin 350 jätöksestä. Näistä 245 oli nisäkkäiden ja 105 lintujen jätöksiä, ja ne kuuluivat viidelle lajille kausikosteikoilla ja kuudelle lajille lammilla. Eroja elinympäristöjen lajimäärissä tai jätöksien runsaudessa ei havaittu (Wilcoxonin testi: runsaus; $W = 9414$, $P = 0.16$; lajimäärä; $W = 5700$, $P = 0.19$). Neljästä yleisimmästä lajista vain hirven jätöksiä havaittiin enemmän kausikosteikoilla kuin lammilla. Jänisten, teeren *Lyrurus tetrix* ja metson *Tetrao urogallus* kohdalla eroja ei havaittu (Kuva 3). Nisäkäsyhteisöjen, joissa kamera- ja jätösaineistot oli yhdistetty, erilaisuusindeksi oli 0,43 elinympäristöjen välillä.

Pienet nisäkkäät

Metsämyyrä *Clethrionomys glareolus* oli selvästi yleisin laji loukutusaineistossa. Koko saaliista (83 yksilöä) metsämyyriä oli 76. Huhtikuun pyyntijaksolla metsämyyrä oli merkitsevästi runsaampi kausikosteikoilla kuin lammilla, kun taas tilanne oli päinvastainen touko- ja kesäkuussa (Kuva 4).

Pohdinta

Pienialaisuudestaan huolimatta kausikosteikat ovat tärkeitä eri selkärangaisryhmille. Tässä tutkimuksessa havaittiin, että pesinnän aloitusaikaan pieniä varpuslintuja oli runsaasti kausikosteikoilla,

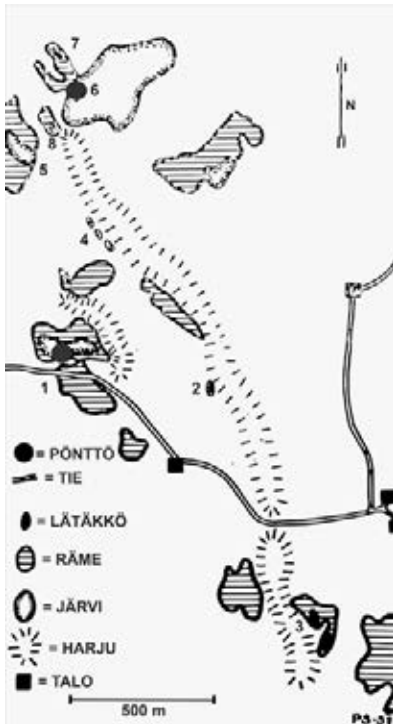


Kuva 5. Kuoriutuvien kaksisiipisten runsaus lammilla ja kausikosteikoilla keväällä ja alkukesällä 2019. Aineisto on kerätty kelluvilla kuoriutuvaispyydyksillä kolmelta lammelta ja kuudelta kausikosteikolta Evon alueelta. Kullakin alueella oli kolme pyydystä pyynnissä tutkimusjakson ajan. Kuva on muokattu Christopher Kubinin julkaisemattomasta aineistosta.

Figure 5. Abundance of emerging Dipterans in ponds and vernal pools during spring and early summer 2019 in Evo area. The data is collected with floating emergence traps from three ponds and six vernal pools. In each site, three traps were set for the entire study period. The figure is modified from the Christopher Kubin's unpublished material

vaikka ennen pesintää elinympäristöjen välillä ei ollut eroja. Samoin isompien nisäkkäiden runsaus ja lajimäärä olivat suurempia kausikosteikoilla. Erityisesti jänikset, metsäkauris ja hirvi käyttivät mielellään kausikosteikoita, sillä näistä lajeista saatiin useampia kuvia kausikosteikoilla verrattuna lampiin. Hirvien osalta tulos vahvistui myös jätösten etsinnöissä. Pikkunisäkässaalis oli lajistoltaan vaatimaton, mutta runsaimpana esiintyvän lajin, metsämyyrän, määrä oli huhtikuussa kausikosteikoilla suurempi kuin lammilla. Mielenkiintoista kyllä, tilanne kääntyi vastakkaiseksi toukokuussa ja kesäkuussa.

Lintujen runsauteen voi vaikuttaa se, että kausikosteikoilta on havaittu kuoriutuvan hyönteisiä alkukesällä enemmän kuin lammilta (Scheffers ym. 2006, Kuva 5; Christopher Kubin 2019, julkaisematon). Myös hyönteisiä syövät lepakot näyttävät käyttävän kausikosteikoita ruokailuunsa (Marteau ym. 2023). Kun kausikosteikoissa ei yleensä ole kaloja, niissä on paljon enemmän selkärangattomia kuin normaaleissa lammissa – ne muistuttavat tässä suhteessa majavatulvikoita (Nummi & Hahola 2008, Holopainen ym. 2016). Siemensyöjienä

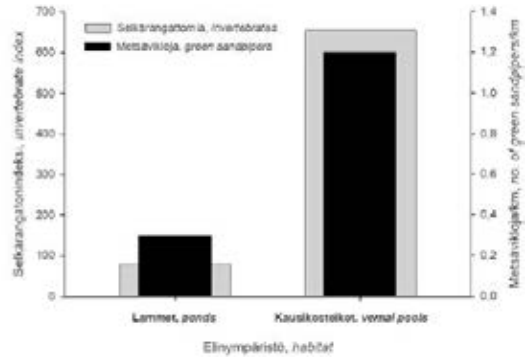


Kuva 6. Telkkäpoikueiden käyttämiä kausikosteikoita Evon Syrjänelusen harjun alueella Sirénin (1956) mukaan. Kartalla numeroilla 2, 3, 4, 7 ja 8 merkityt ovat poikueiden käyttämiä kausikosteikoita. Poikueet siirtyivät usein kosteikoilta toiselle, joskus edestakaisin.

Figure 6. Vernal pools used by goldeneye broods in the Evo area in southern Finland (Sirén 1956). Numbers 2, 3, 4, 7 and 8 denotes vernal pools used by the pools. Broods were often moving from a pool to another.

tunnetut varpuslinnut, kuten tämän tutkimuksen lajit, ruokkivat nekin poikasiaan pääasiassa hyönteisravinnolla. Esimerkiksi peipon on todettu ruokkivan poikasiaan ainoastaan hyönteisillä (Holland ym. 2006). Eri elinympäristöjen välillä ei havaittu eroja ennen pesintäaika, jolloin suuren osan lajistosta muodostivat paikkalinnut, kun taas pesimäaikana lintuja havaittiin enemmän kausikosteikoilla lajiston painoutuessa muuttolintuihin.

Tutkimuksessa havaittiin vain vähän vesilintuja. Useimmat vesilinnut ovat melko harvalukuisia, joten havainnot niistä ovat selvästi vähäisempiä kuin runsaslukuisista pienistä varpuslinnuista. Lisäksi vesilinnut arkoina kaikkoavat helposti pienialaisilta kosteikoilta niitä lähestyttäessä, jolloin havaintoja niistä ei aina saada. Se kuitenkin tiedetään, että myös vesilinnut käyttävät mielusti



Kuva 7. Selkärangattomien ja metsäviklojen runsaus Evon alueen lammilla ja kausikosteikoilla. Selkärangatonpyynnit vuosilta 1990, 1995, 1997 ja 2005; metsäviklohavainnot vuosilta 1988–2007. Selkärangattomien runsaus on ilmaistu indeksinä, joka ottaa huomioon lajiryhmien runsauden ja biomassin. Selkärangattomat on pyydystetty aktiivisuuspyydyksin (Nummi & Hahtola 2008). Metsäviklojen runsaus perustuu havaittujen metsäviklojen lukumäärään kuljettua rantaviivakilometriä kohden. Kuva on muokattu Kattaisen (2008) julkaisemattomasta pro gradu-aineistosta.

Figure 7. Abundance of the invertebrates and green sandpipers by ponds and vernal pools in Evo area 2007. Invertebrate trappings are from years 1990, 1995, 1997 and 2005; green sandpiper observations are from the years 1988–2007. Abundance of invertebrates is shown as an index which includes the abundance and biomass of different groups of invertebrates. The invertebrates have been collected with activity traps (Nummi & Hahtola 2008). The abundance of the green sandpipers is presented as number of individuals observed per km of shoreline. The figure is modified from the unpublished MSc thesis of Kattainen (2008).

kausikosteikoita. Jo Mika Sirén (1956) havaitsi Evolla (Kuva 6), että telkkäpoikueet *Bucephala clangula* käyttivät halukkaasti kausikosteikoita siirtyessään kuoriutumisen jälkeen kosteikolta toiselle – myöhemmät radiolähetintutkimukset ovat vahvistaneet tätä kuvaa (Pöysä 1995, Paasivaara 2009). Sirén (1956) myös jo kuvasi, miten kaksi telkänpoikaa varttui Evon Syrjärimellä (”harjukuopassa”, Kuva 6, kosteikko numero 4) lentokykyisiksi saakka, vaikka vesipinta-ala kosteikolla pieneni koko ajan. Evon telkkäpoikueiden ympäristönkäytössä oli sekä 1950- että 1990- luvulla aivan samoja piirteitä, sillä emot usein johdattivat vastakuoriutuneet poikaset ensin kausikosteikoille ja myöhemmin poikasten varttuessa isompiin vesiin. Kiintoisa seikka tosiaan on, että yksittäisiä poikasista usein jää pieniin kausikosteikoihin vart-

tumaan; sitä, onko kyseessä emon aktiivinen poikashoidon strategia vai vahinko, on vaikea sanoa (Sirén 1956, Pöysä 1995). Telkänpoikasia hyödyttävät paitsi kausikosteikoiden runsaat ravintovarot myös se, että hauet eivät ole niitä siellä saalistamassa (Paasivaara & Pöysä 2004).

Maisematasolla on lisäksi havaittu, että kevään tulvaisuus hyödyttää myöskin esimerkiksi nuoria tavipoikueita *Anas crecca* (Holopainen ym. 2014). On myös eduksi, jos maisemassa on sekä kausikosteikoita että pysyvämpiä majavatulvikolta (Nummi & Pöysä 1995) – yksi ja sama telkänpoikue esimerkiksi voi kulkiessaan pysähtyä ensin kausikosteikolle ja jatkaa sieltä majavatulvikolle. Kahlaajista metsäviklo *Tringa ochropus* on hanakka pesimään erilaisilla tulvikoilla, myös kausikosteikoiden liepeillä (Kuva 7, Kattainen 2008, Nummi ym. 2021). Kaikille näille lajeille kausikosteikoiden runsaat selkärangattomat ovat poikasaikaan tärkeä ravinnonlähde. Kausikosteikoiden merkitys vesilinnuille olisikin tärkeä tulevaisuuden tutkimusaihe; lintujen runsautta voitaisiin selvittää vähemmän häiritsevillä menetelmillä, esimerkiksi riistakameroin, jotka on asetettu kuvaamaan tätä tutkimusta enemmän varsinaista vesialuetta kuin rantaa. Erityisesti tarkkailujaksoa pitäisi pidentää touko-kesäkuulle, jolloin suurempi osa vesilinnuista liikkuu jo poikastensa kanssa ravinnonhaussa.

Tutkimus antaa vankkaa näyttöä riistanisäkkäiden kausikosteikoiden käytöstä. Hirvillä kausikosteikoiden suosiminen näyttää poikkeuksellisen selvältä, sillä suosiminen perustuu paitsi riistakameroin tehtyyn havainnointiin myös jätöksien laskentaan. Samanlaisia havaintoja hirven elinympäristönkäytöstä on tehty myös Pohjois-Amerikassa (Eakin ym. 2018). Hirveä houkuttelee kausikosteikoille luultavasti ravinto. Hirven tiedetään suosivan vesikasveja niiden hirvelle tarpeellisten ravintoaineiden, kuten maakasveja runsaamman natriumin takia (Fraser ym. 1984). Varsinaisten vesikasvien lisäksi hirveä houkuttelevat muut avoimen ja kostean paikan kasvit kuten sarat ja pajut, jotka ovat hirven suosimaa ravintoa (Hjeljord ym. 1990, Dungan & Wright 2005). Kausikosteikot ovat matalia vesialueita, joilta vesikasvien syöminen onnistuu helposti. Sama pätee myös majavatulvikoihin, jotka ovat myös hirvien suosiossa (Nummi ym. 2019). Suurena eläimenä hirvi kärsii helposti kuumuudesta, ja hirvet hakeutuvat osin sen takia vesistöjen äärelle (Street ym. 2015).

Kausikosteikot sijaitsevat maaston painanteissa, joissa mikroilmasto on oletettavasti ympäristöään viileämpi, mikä sopii hirvelle.

Metsäkauriin yleisyyttä kausikosteikoilla selittävät pääosin samat syyt kuin hirvellä. Metsäkaurinkin löytää sopivaa ravintoa kausikosteikoilta ja myös niille kuumuusstressi on vahingollista (Linnell ym. 2004).

Jäniksilläkin ravinto lienee tärkein tekijä elinympäristön valinnassa. Kausikosteikoiden suuri pensas- ja ruohovartisten kasvien määrä houkuttelee myös näitä kasvinsyöjiä. Jäniseläimistä rusakko on enemmän aukeiden ruohostomaiden asukki (Jansson & Pehrson 2007), joten on luontevaa, että se metsäisissä ympäristöissä hakeutuu avoimille paikoille, kuten kausikosteikoille niiden ollessa kuivina. Myös metsäjänis hyötyy runsaina esiintyvistä lehtipuiden taimista ja pajukoista. Riistakamera-aineiston lisäksi jänisten jätöksiä oli enemmän kausikosteikoilla kuin lammilla, vaikka ero ei ollutkaan tilastollisesti merkitsevä. Valitettavasti metsäjänis ja rusakko jouduttiin käsittelemään yhtenä ryhmänä, koska useista kuvista, ja etenkin jätöksistä, näitä jäniseläimiä ei pystytty varmuudella erottamaan toisistaan.

Pikkunisäkkäsaaliista selvästi suurin osa oli metsämyyriä. Metsämyyrä on elinympäristön valinnassaan joustava; populaatiosyklin pohjavaiheessa, kun tiheydet ovat alhaisia, metsämyyriä löytyy parhaimmilla metsähabitaateilta, mutta tiheyksien kasvaessa yksilöitä siirtyy hakkuuaukoille ja niityille (Sundell ym. 2012). Yleisesti ottaen tämän lajin kohdalla odotusarvona oli, ettei tutkittujen elinympäristöjen välillä olisi eroja. Varsinkin kun aiemmassa tutkimuksessa, jossa verrattiin pikkunisäkkäiden esiintymistä majavan vaikutuksen alaisissa kosteikoissa ja karumpien pienvesien ympäristössä, havaittiin että metsämyyrä oli yhtä yleinen kummassakin elinympäristössä (Sundell ym. 2021). Tässä tutkimuksessa kuitenkin huomattiin metsämyyrän olevan runsaampi huhtikuussa kausikosteikoilla ja myöhemmin kesällä taas lammilla. Ilmiötä saattaa selittää metsämyyrien lisääntymiskierto, elinympäristöjen muuttuminen tai molemmat tekijät yhdessä. Huhtikuussa myyrätiheydet ovat tyypillisesti alhaiset ennen lisääntymiskautta, ja lisääntymistään aloittelevat sukukypsät myyrät asuttavat parhaita alueita. Kun lisääntyminen lähtee käyntiin ja myyrien tiheydet nousevat, nuoret yksilöt joutuvat siirtymään muualle, myös eri elinympäristöihin. Tämä saattaa

selittää metsämyyrien kasvaneen määrän lammilla. Pienialaiset kausikosteikot taas ovat jo valmiiksi saturoituneet myyristä eikä niihin enää mahdu lisää myyriä. Tiheydet pysyvätkin niissä tasaisina koko tutkimuksen ajan. Lammilla tiheyksien on mahdollista nousta kausikosteikoita korkeammiksi, koska nuoret myyrät sietävät paremmin lajitovereitaan kuin lisääntyvät myyrät. Toisena mahdollisena selityksenä on, että lammot elinympäristönä paranevat kevään edistytessä, mikä sallii korkeammat yksilötiheydet. Molemmat selitysmallit vaativat kuitenkin vielä lisätutkimuksia.

Tärkeistä taantuneista riistalajeista kausikosteikoita käyttävät muun muassa tavi ja telkkä. Niiden kannalta kausikosteikoiden ja muiden tulvikoiden säästäminen ja ennallistaminenkin on suotavaa. Tutkimuksemme kertoo myös laajemmin kausikosteikoiden merkityksestä hyönteisiä syöville selkärangkaisille ja kasvinsyöjäisäkkäille. Tätä tietoa voidaan käyttää hyväksi niin kosteikoiden säilyttämisessä, ennallistamisessa kuin luomisessakin (Calhoun ym. 2014, Alhainen ym. 2015, Nummi & Holopainen 2020, Nummi ym. 2022). Tällainen toiminta nivoutuu tiukasti Euroopan Vesipuitedirektiivin tavoitteisiin.

Kiitokset Aineiston keruussa avustivat Parami Peiris, Annemiek Dijk, Eszter Megyeri, Clarisse Blanchet ja Mikael Honkala. Kiitokset heille tärkeästä avusta. Kiitos myös Lammien biologisen aseman tutkimusteknikoille avusta kenttätöiden järjestelyssä ja Wenfei Liaolle vinkeistä tilastollisiin analyyseihin. Tutkimusta tuki rahallisesti Lammien biologisen aseman Ympäristötutkimuksen Säätiö (apuraha Charly Dixneuffille).

Summary: Vernal pools as a habitat for birds and mammals

Wetlands are globally under threat. An estimated 60–90% of all European wetlands were lost during the 20th century. This is of great concern, as wetlands harbour considerable biodiversity. A similar loss of wetlands has also occurred in Finland.

Vernal pools are an important wetland type in boreal forests. Unfortunately, the hydrology and ecology of these habitats are still poorly known. These habitats are wettest during spring after snowmelt. During the summer, they will dry out due to rising temperatures. In autumn, they may become wet again. The intensive forestry practices with ditching have destroyed a great deal of these habitats. Approximately 5 Mha of forests have been ditched and dried during 1950–1991 in Fennoscandia.

Climate warming is a new threat to vernal pools. Future snow cover will be reduced, and less water will reach the

vernal pools. Also, the warming climate increases evapotranspiration and will dry out the pools. Vernal pools typically have a low water volume, meaning they are especially vulnerable to changes in climatic conditions.

As vernal pools dry out periodically, they are usually fishless. Without competition and predation by fish, the invertebrate fauna flourishes. Not much is known about the associated vertebrate fauna, apart from amphibians, living in and around vernal pools.

In this study, we investigated the bird and mammal fauna in vernal pools and compared the abundances of species and individuals between the vernal pools and permanent small wetlands, i.e., ponds. We assumed vernal pools to have more diverse and abundant vertebrate fauna compared to ponds, as has been shown to be the case in beaver-modified wetlands when they have been compared to wetlands without beaver. In both cases, it is likely that the changes in wet–dry periods enhance decomposition, i.e., the release of nutrients and increase in productivity leading to lush vegetation and abundant invertebrate fauna, which in turn lures vertebrates.

The study was conducted in southern Finland, in the forested area of Evo. This area is dominated by coniferous-mixed forests with many small lakes and ponds. Most waterbodies are low in productivity and have a sparse aquatic vegetation belt along the shores, in which sedges, reeds and water lilies are the dominant plants.

Vernal pools are usually rather small, open areas among forests. Their vegetation consists of herbaceous plants and willows. The proportion of willows and other bushes increases towards the edges of the vernal pool area. Ten vernal pools and 10 permanent ponds were selected for the study. None of the waterbodies were modified by beavers.

Birds were censused by observing (visual and acoustic) at the beginning, middle and end of a 100-m route travelling along the shoreline. At each point, birds were observed for 15 min. For analyses, observations were divided into pre-breeding and breeding seasons.

Larger mammals were observed with camera traps, with one camera placed at each study site. Cameras were attached to trees at a height of 120–130 cm and were aligned parallel to the shoreline. They took three photo bursts with a minimum break of 1 min between bursts. The cameras were active during 04.08.–09.10.2019 and 15.01.–21.09.2020.

Birds and mammal faeces were searched for along the 100-m route, which followed the shoreline. All located faeces were collected during the 12 visits per site. All faeces of the same species on the same route were counted as one observation in the analyses. Faecal counts were conducted during 19.02.–22.07.2020.

Small mammals that are so small that they seldom trigger the camera traps were studied with snap-trapping. Thirty snap-traps, baited with rye bread or carrots, were set in two equally long transects following the shorelines of each site. The distance between transects and traps was 5–6 m. The first line was within 1 m of the shoreline. Traps were set for two nights, and they were checked also after the first night. Three trapping sessions were used that covered all the study sites, 16.04.–22.04., 21.05.–27.05., 19.06.–25.06.2020.

The analyses were performed with programme R using generalized linear models (GLM and GLMM). If the assumptions of GLM were not met, Wilcoxon's test was used instead. Details of the analyses can be found in the article of Dixneuf et al. (2021).

Altogether 42 species of birds were detected in the censuses (2056 observations). No differences were observed in species richness between habitats, but during the breeding season, more observations of birds were made at vernal pools than at permanent ponds (Fig. 1). Before the breeding season, no such difference was detected. Small passerines were the most abundant birds.

More species and more observations of large mammals were recorded at the vernal pools compared to permanent ponds (Fig. 2). Among the four most common species, the moose *Alces alces*, the roe deer *Capreolus capreolus* and two hares *Lepus* sp. were more often observed at vernal pools than at permanent ponds, while such a difference was not detected in the red fox *Vulpes vulpes* (Fig. 3).

There were no differences between habitats in species richness or abundance in the faecal tracking data. Among the four most common species, only moose faeces were more common at vernal pools compared to permanent ponds. However, no significant differences were detected between habitats in hares, black grouse *Lyrurus tetrix* or capercaillie *Tetrao urogallus* (Fig. 3).

The bank vole *Clethrionomys glareolus* was clearly the most common species of small mammals in the catch. It was more common at vernal pools than at permanent ponds in April, while the situation was the opposite in May and June (Fig. 4).

Even if small in size, vernal pools are important for many vertebrate groups. For small passerines, abundant insect food is essential during the breeding season, when they feed their young almost solely on invertebrates. More insects emerge from vernal pools in early summer than from permanent ponds (Fig. 5). Vernal pools are also important feeding areas for insectivorous bats. Although waterfowl were rare in the data of this study, anecdotal observations of them suggests the vital role of vernal pools for many species. For example, common goldeneye *Bucephala clangula* ducklings use vernal pools during the first weeks of their lives (Fig. 6), making overland movements to reach these areas. Similarly, young common teals *Anas crecca* and green sandpipers *Tringa ochropus* are known to use vernal pools during the breeding season (Fig. 7). For all these species, the abundant invertebrate fauna is a likely reason for the attractiveness of vernal pools. Vernal pools are fishless, which allows these food items to become more abundant, but this habitat also lacks predatory fishes, such as the pike *Esox lucius*, which poses a threat to ducklings in permanent ponds.

Moose and roe deer were both more common at vernal pools than at permanent ponds. For both, it is likely that vernal pools provide more and/or better food than permanent ponds. Herbaceous plants and bushes, such as willows, are staple food for these ungulates. The moose is known to also prefer aquatic plants because of their favourable sodium content. Abundant aquatic plants are also easy to reach in the shallow water of vernal pools. Both species, especially the moose, are also sensitive to high temperatures, and can suffer from heat stress during the summer. Vernal pools are often formed in shady depressions in the landscape, which may have a cooler microclimate, partly explaining why these species favour them over permanent ponds.

Hares were more common at vernal pools than at ponds in the camera trap data, while the difference was not significant in the faecal data. Hares are herbivores, and they likely prefer the vernal pool habitat due to the availability of

suitable forage. The European brown hare *Lepus europaeus* is known to favour grassland habitats, and this species is expected to be found in such open grassy habitats within the boreal forest landscape represented by vernal pools. Unfortunately, hare species could not be identified at the species level in all photos, and especially from the faeces, and the two focal species were therefore treated as a species group.

The bank vole is a generalist species expected to not differentiate between the studied habitats. However, this species was more common at vernal pools than at permanent ponds in April, during the early breeding season, while the opposite was observed later. The observed phenomenon could be explained with the reproductive cycle of the bank vole and/or seasonal changes in habitat quality. At low densities, bank voles are known to live in the best habitats, while other habitats will also be inhabited at increasing densities. The densities were generally low at the beginning of the breeding season, and mature bank voles were found at the vernal pools. As the breeding season advanced, more voles were found at permanent ponds. It may be that the small-sized vernal pool patches were saturated and could not support the increasing population, causing young voles to disperse to other habitats, including permanent ponds. This is supported by the observation that the vole abundance at vernal pools remained stable. Another explanation could be that the habitat quality of permanent ponds was becoming better as the quality advanced. Both explanations still need more research.

Many game birds with declining populations, such as the common goldeneye and common teal use vernal pools, as do other insectivores and herbivores. For these species, conserving, restoring and creating new wetlands, such as vernal pools and other flowages, is highly recommended, and is in line with the goals of the European Water Framework Directive.

Kirjallisuus/References

- Alhainen, M., Niemelä, T., Siekkinen, J., Svensberg, M., Kuittinen, J., Nurmi, J., Väyrynen, H., Rautiainen, M., Väänänen, V.-M., Nummi, P., Berndtson, S. & Korkiakoski, P. 2015: Kosteikko-opas. – Suomen Riistakeskus.
- Brooks, R. T. 2004: Weather-related effects on woodland vernal pool hydrology and hydroperiod. – *Wetlands* 24: 104–114
- Brooks, R. T. & Hayashi, M. 2002: Depth-area-volume and hydroperiod relationships of ephemeral (vernal) forest pools in southern New England. – *Wetlands* 22: 247–255.
- Calhoun, A.J.K., Arrigoni, J., Brooks, R.P., Hunter, M.L. & Richter, S.C. 2014: Creating successful vernal pools: a literature review and advice for practitioners. – *Wetlands* 34: 1027–1038.
- Calhoun, A. J. K., Mushet, D. M., Bell, K. P., Boix, D., Fitzsimons, J. A. & Isselin-Nondedeu, F. 2017: Temporary wetlands: challenges and solutions to conserving a 'disappearing' ecosystem. – *Biological Conservation* 211: 3–11.
- Čížková, H., Květ, J., Comin, F. A., Laiho, R., Pokorný, J. & Pithart, D. 2013: Actual state of European wetlands and their possible future in the context of global climate change. – *Aquatic Sciences* 75: 3–26.

- Colburn E. A. 2004: Vernal Pools. Natural History and Conservation. – The McDonald & Woodward Publishing Company, Blacksburg, Virginia.
- Colburn, E. A., Weeks, S. C. & Reed, S. K. 2007: Diversity and ecology of vernal pool invertebrates. Teoksessa/*In*: Calhoun, A. J. K., DeMaynadier, P. (toim./eds.), Science and Conservation of Vernal Pools in Northeastern North America. – CRC Press, Boca Raton, FL, USA: 105–126.
- Corcoran R. M., Lovvorn J. R. & Heglund P. J. 2009: Long-term change in limnology and invertebrates in Alaskan boreal wetlands. – *Hydrobiologia* 620: 77–89.
- Dixneuf, C., Peiris, P., Nummi, P. & Sundell, J. 2021: Vernal pools enhance local vertebrate activity and diversity in a boreal landscape. – *Global Ecology and Conservation* 31, e01858.
- Dudgeon, D., Arthington, A. H., Gessner, M. O., Kawabata, Z. I., Knowler, D. J., Leveque, C., ... Sullivan, C. A. 2006: Freshwater biodiversity: Importance, threats, status and conservation challenges. – *Biological Reviews* 81: 163–182.
- Dungan, J. D. & Wright, R. G. 2005: Summer diet composition of moose in Rocky Mountain National Park, Colorado. – *Alces: A Journal Devoted to the Biology and Management of Moose* 41: 139–146.
- Eakin, C. J., Hunter Jr., M. L. & Calhoun, A. J. K. 2018: Bird and mammal use of vernal pools along an urban development gradient. – *Urban Ecosystems* 21: 1029–1041.
- Fraser, D., Chavez, E. R., & Palohelmo, J. E. 1984: Aquatic feeding by moose: selection of plant species and feeding areas in relation to plant chemical composition and characteristics of lakes. – *Canadian Journal of Zoology* 62(1): 80–87.
- Hjeljord, O., Hovik, N. & Pedersen, H. B. 1990: Choice of feeding sites by moose during summer, the influence of forest structure and plant phenology. – *Holarctic Ecology* 13: 281–292.
- Holland, J. M., Hutchison, M. A. S., Smith, B. & Aebischer, N. J. 2006: A review of invertebrates and seed-bearing plants as food for farmland birds in Europe. – *Annals of Applied Biology* 148: 49–71.
- 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.
- Holopainen, S., Vehkaoja, M., Thompson, S., Suontakanen, E.-M. & Nummi, P. 2016: Majavan maisema on monimuotoinen (Summary: Beavers engineer landscape biodiversity). – *Suomen Riista* 62: 19–32. (In Finnish)
- Jansson, G. & Pehrson, A. 2007: The recent expansion of the brown hare (*Lepus europaeus*) in Sweden with possible implications to the mountain hare (*L. timidus*). – *European Journal of Wildlife Research* 53: 125–130.
- Kattainen, S. 2008: Pesintä vaihtelevissa ympäristöissä: metsäviklo (*Tringa ochropus*) Evon allikoilla, majavakosteikoilla ja muilla järvilla. Julkaisematon Pro gradu -tutkielma. – Metsäekologian laitos, Helsingin yliopisto. (In Finnish)
- Kingsford, R. T., Basset, A. & Jackson, L. 2016: Wetlands: Conservation's poor cousins. – *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 26: 892–916.
- Kontula, T. & Raunio, A. (toim.). 2018: Suomen luontotyyppien uhanalaisuus 2018. Luontotyyppien punainen kirja – Osa 1: Tulokset ja arvioinnin perusteet. – Suomen ympäristökeskus ja ympäristöministeriö, Helsinki. (In Finnish)
- Kuusisto, E., Bäck, S., Vuoristo, H., Mannio, J. & Lappalainen, I. 1998: Vesiluonto osana ihmisen taloutta. Teoksessa/*In*: I. Lappalainen (toim./eds.), Suomen luonnon monimuotoisuus. – Oy Edita Ab, Helsinki. 196–211. (In Finnish)
- Linnell, J. D. C., Nilsen, E. B. & Andersen, R. 2004: Selection of bed-sites by roe deer *Capreolus capreolus* fawns in an agricultural landscape. – *Acta Theriologica* 49 (1): 103–111.
- Marteau, B., Nummi, P., Lilley, T., & Sundell, J. (2023). Role of vernal pools in activity and diversity of bats and birds linked with the emergence of flying insects. *Global Ecology and Conservation*, e02722.
- Nummi, P. & Pöysä, H. 1993: Habitat associations of ducks during different phases of the breeding season. – *Ecography* 16: 319–328.
- Nummi, P. & Pöysä, H. 1995: Habitat use by different-aged duck broods and juvenile ducks. – *Wildlife Biology* 1: 181–187.
- Nummi, P. & Hahtola, A. 2008: The beaver as an ecosystem engineer facilitates teal breeding. – *Ecography* 31: 519–524.
- Nummi, P. & Holopainen, S. 2020: Restoring wetland biodiversity using research: Whole-community facilitation by beaver as framework. – *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 30: 1798–1802.
- Nummi, P., Arzel, C. & Sauramo, V. 2021: Populations in stable and variable habitats: Green and common sandpiper in a beaver-influenced landscape. – *Global Ecology and Conservation* 28: e01678.
- Nummi, P., Liao, W., Huet, O., Scarpulla, E. & Sundell, J. 2019: The beaver facilitates species richness and abundance of terrestrial and semi-aquatic mammals. – *Global Ecology and Conservation* 20: 1–10.
- Nummi, P., Čehovská, M., Kattainen, S., Putaala, A. & Väänänen, V.-M. 2022: Rakennetut kosteikot sorsien ja kahlaajien pesimäympäristöinä Suomessa (Summary: Ducks and waders in constructed wetlands). – *Suomen Riista* 68: 7–23. (In Finnish)
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlenn, D., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., Simpson, G. L., Solymos, P., Stevens, M. H. H., Szoecs, E. & Wagner, H. 2019: vegan: Community Ecology Package. R Package Version 2, 5–6.
- Paasivaara, A. 2009: Telkkäpoikueiden tilankäyttö ja elinympäristön valinta borealisessa metsäympäristössä (Summary: Space use and habitat selection of breeding common goldeneye (*Bucephala clangula*)). – *Suomen Riista* 55: 97–110. (In Finnish)
- Paasivaara, A. & Pöysä, H. 2004: Mortality of common goldeneye (*Bucephala clangula*) broods in relation to predation risk by northern pike (*Esox lucius*). – *Annales Zoologici Fennici* 41: 513–523.
- Paavilainen, E. & Päivänen, J. 1995: Peatland Forestry Ecology and Principles. – Springer-Verlag, New York.

- Pöysä, H. 1995: Evon riistantutkimusaseman telkkätutkimuksen historiaa. – Suomen Riista 41: 7–12. (In Finnish).
- R Core Team 2019: R: a language and environment for statistical computing. – R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Scheffers, B. R., Harris, J. B. C. & Haskell, D. G. 2006: Avifauna associated with ephemeral ponds on the Cumberland Plateau, Tennessee. – *Journal of Field Ornithology* 77 (2): 178–183.
- Sirén, M. 1956: Miten telkkäpoikueet saadaan sidotuiksi omille riistamaille. – Suomen Riista 11: 59–64. (In Finnish)
- Street, G. M., Rodgers, A. R. & Fryxell, J. M. 2015: Mid-day temperature variation influences seasonal habitat selection by moose. – *Journal of Wildlife Management* 79 (3): 505–512
- Sundell, J., Church, C. & Ovaskainen, O. 2012: Spatio-temporal patterns of habitat use in voles and shrews modified by density, season, and predators. – *Journal Animal Ecology* 81: 747–755.
- Sundell, J., Liao, W. & Nummi, P. 2021: Small mammal assemblage in beaver modified habitats. – *Mammal Research* 66: 181–186.
- Vehkaoja, M. & Nummi, P. 2015: Beaver facilitation in the conservation of boreal anuran communities (Anura: Bufonidae, Ranidae). – *Herpetozoa* 28: 75–87.
- Veijalainen, N., Lotsari, E., Alho, P., Vehviläinen, B. & Käyhkö, J. 2010: National scale assessment of climate change impacts on flooding in Finland. – *Journal of Hydrology* 391: 333–350.
- Zedler, P.H. 2003: Vernal pools and the concept of “isolated wetland”. – *Wetlands* 23: 597–607.

Hyväksytty/Accepted 29.11.2023

Janne Sundell
Helsingin yliopisto, Lammin biologinen asema
University of Helsinki, Lammi Biological Station
Pääjärventie 320 FI-16900 Lammi, Finland
e-mail: janne.sundell@helsinki.fi

Charly Dixneuf
Helsingin yliopisto, Lammin biologinen asema
University of Helsinki, Lammi Biological Station
Pääjärventie 320 FI-16900 Lammi, Finland

Petri Nummi
Metsätieteiden osasto, Helsingin yliopisto
Department of Forest Sciences P.O. Box 27
FI-00014 University of Helsinki, Finland
e-mail: petri.nummi@helsinki.fi