

Majavan avainlajivaikutukset eläimistöön

Petri Nummi & Saara Kattainen



Photo Esa Pienmunne

Majavia on monesti pidetty vabinkoeläiminä kun ne baittaavat tulvillaan metsätaloutta. Luonnon taloudessa majava sen sijaan hyödyttää monia lajeja ja lisää sitä kautta maisematason monimuotoisuutta. Hyötyjiä on muun muassa kaloissa, linnuissa ja nisäkkäissä. Majava avainlajivaikutuksia voitaisiin hyvin hyödyntää myös uhanalaisten lajien suojelussa.

Luonnon monimuotoisuuteen ja ennen kaikkea lajimäärään vaikuttavat tekijät ovat olleet pitkään kiinnostuksen kohteena. Tutkimuksissa on pääasiassa keskitytty ympäristön rakenteen sekä myrskyn ja tulen kaltaisten abioottisten häiriöiden vaikutusten selvittämiseen (mm. Pickett & White 1985). Viime aikoina on kuitenkin yhä enemmän kiinnitetty huomiota myös eri eliöiden merkitykseen ekosysteemien monimuotoistamisessa (Brown 1995). Ekosysteemi-insinööreiksi kutsu-

taan lajeja, jotka kykenevät luomaan ympäristöön monimuotoisuutta ja sitä kautta mahdollisesti vaikuttamaan lajimäärään (Jones ym. 1997, Wright ym. 2002).

Majava *Castor* spp. on tällainen habitaatteja muokkaava ekosysteemi-insinööri (Naiman ym. 1986, Nummi 2006). Samalla majava on myös avainlaji – eli sellainen, jonka vaikutus elinympäristöihin on suuri. Avainlaji muuttaa ekosysteemin rakennetta predaation, herbivorian, kilpailun tai

maisemanmuokkauksen kautta (Power ym. 1996). Avainlaji ei siis aina ole ekosysteemi-insinööri, mutta ekosysteemi-insinööri on aina avainlaji (Lawton & Jones 1995).

Majava vaikuttaa maisemaan, useimmiten metsään, luomalla siihen aukkoja. Samalla sukkessio palautuu alkuvaiheeseen. Majava vaikuttaa voimakkaimmin rakentamansa padon avulla, mutta se muuttaa rantametsien rakennetta myös laiduntamalla. Majava onkin afrikannorsun *Loxodonta africana* ohella ainoa nisäkäs, joka pystyy vaikuttamaan metsään kaatamalla täysikasvuisia puita (Laws 1970, Remillard ym. 1987, Herremans 1995). Majavalaikun erityispiirteinä on, että se käy läpi kaksi sukkession alkuvaihetta: kun majava tekee padon, maaekosysteemi muuttuu vetiseksi, ja kun majava lähtee, laikulla alkaa vähitellen terrestrinen sukkessio maakasvien palatessa. Maisematasolla majavalaikut lisäävät lajirikkuutta kasvattamalla maisemassa olevien erityyppisten habitaattilaikkujen määrää (Jones ym. 1997, Wright ym. 2002).

Kun majavat patoavat puron, padon yläpuolelle muodostuu lampi. Ne kasvi- ja eläinlajit, jotka ovat riippuvaisia juoksevasta vedestä, häviävät, ja tilalle tulee seisovan veden lajeja. Yksi patoamisen merkittävimmistä vaikutuksista on kuitenkin veden ja kosteikkojen osuuden kasvu maisemassa. Vesistöpinna-alan kasvaessa kasvaa myöskin vesissä viihtyville eliöille soveltuvan elinympäristön ala (Johnston & Naiman 1990a).

Ensimmäiseksi majavan toiminta vaikuttaa kasveihin. Pienet kasvit tuhoutuvat ja useimmat tulva-alueen puut kuolevat muutaman vuoden sisällä (Nummi 1989). Pidemmällä aikavälillä majavat muuttavat kasvillisuutta kaatamalla tai hukuttamalla joitakin lajeja ja luomalla suotuisat olosuhteet toisille. Tästä seuraa se, että monien vuosien jälkeen majavalammen ympärillä olevan metsän valtaapuulaji on usein muuttunut.

Veden virtauksen hidastuessa liikkuvan veden kuljettama maa-aines ja orgaaniset sedimentit asettuvat majavalammen pohjaan. Kun majava sitten myöhemmin hylkää alueen ja pato lopulta hajoaa, lampi kuivuu jättäen jälkeensä ison avoimen tilan. Tälle ravinnerikkaalle aukolle kasvaa yleensä rehevä niitty. Nämä majavaniityt ovat tavallisesti valoisampia, typpirikkaampia, ja kasvillisuudeltaan erilaisia kuin viereinen metsä. (Johnston ym. 1995, Wright ym. 2002). Näin metsä palaa majavan toiminnan kautta kierron alkuvaiheeseen, jolloin alueen valtaavat erilaiset pioneeripuut, kasvit ja -eläimet. (Barnes & Dibble 1986, Johnston & Naiman 1990b, Pastor & Naiman 1992, Donkor & Fryxell 2000).

Majavan insinööritoiminta sisältää myös kaksi muuta aktiviteettia: kekopesän rakentamisen sekä

kanavien kaivuun. Kekopesien rakentaminen lisää lampeen karkeaa puista jätettä, jota jotkin kalat käyttävät suojakseen (France 1997, Collen & Gibson 2001). Kanavat ovat yleensä n. 30–60 cm leveitä ja 20–35 cm syviä ja voivat ulottua satojen metrien päähän metsään (Stocker 1985, Collen & Gibson 2001). Kanavissa majava voi kelluttaa kaatamiensa puiden oksia turvallisempiin syömispaikkoihin.

Majavan hyödyllisyys muille eläimille perustuu osin lisääntyneeseen ravintoon, osin ympäristön suotuisiin rakennepiirteisiin. Näistä on esimerkkejä taulukossa 1.

Majava ja selkärangattomat

Ensimmäiseksi majavatulvikolle muodostuu varhaisen vaiheen vesiekosysteemi, jossa veden alle jääneet kasvit kuolevat ja hajoavat. Samalla ravinteita vapautuu pohjan hajoavaa ainesta syöville selkärangattomille (Danell & Sjöberg 1979, Nummi 1989, Clifford ym. 1993). Majavalampien ravintoverkko perustuukin hajoavaan orgaaniseen ainekseen, jota erilaiset kariketta syövät selkärangattomat käyttävät hyväkseen (Hodginson 1975, McDowell & Naiman 1986).

Majava-altaan selkärangattomien yhteisö muttuu muutaman vuoden sisällä paljonkin. Majava-altaan tulva-alueella runsastuvat ensimmäisenä tulvavuonna vapaan veden selkärangattomat, erityisesti vesikirput Cladocera. Suurien pohjassa elävien selkärangattomien määrä kasvaa hieman hitaammin, vasta toisena tulvavuonna. Tulvikon pohjaeläimissä ovat vallitsevina vesisiira *Asellus aquaticus* ja surviaissäskien Chironomidae toukat. Siirat kuuluvat pilkkojiin, jotka käyttävät ravinnokseen tulvan alle jäänyttä karkeaa, kasvistosta peräisin olevaa orgaanista ainesta. Pohjan selkärangattomat ovat usein runsaimmillaan 5–7 tulvavuoden aikana. Surviaissäskitoukat, jotka siivilöivät ravinnokseen hienojakoista orgaanista ainesta, ovat silloin dominoivia (Sjöberg & Danell 1983, Nummi 1989, Nummi ym. 1999).

Jos majavapato on tehty puroon, myös uoma-alueen pohjaeläimistö muuttuu tulvan aikana. Siellä runsastuvat siivilöivät selkärangattomat, surviaissäskitoukat sekä varsinkin hernesimpukat *Pisidium* (Gard 1961, Nummi 1989).

Koska hyönteistoukkia on tulvikoilla paljon, niin jossain vaiheessa niistä myös kuoriutuu paljon aikuisia (Danell & Sjöberg 1982a, Nummi & Pöysä 1995). Tähän voi vaikuttaa sekin, että kaloja ei ehkä aluksi ole kovin paljon saalistamassa selkärangattomia matalassa tulvikossa. Kuoriutuvat hyönteiset ovat lähinnä surviaissäskiä, mutta myös päiväkorennoilla Ephemeroptera saattaa olla lyhyitä, korkeita kuoriutumishuippuja, ja vä-

Photo Petri Nummi



Sorsapoikueet hakeutuvat majavien patoamiin altaisiin. Untuvikot pyydystävät hyönteisiä ja muita selkärangattomia kasveilta ja vedenpinnan tuntumasta.

Duck broods thrive in beaver impoundments. Downy ducklings pick insects and other invertebrates from emergent plants and from the water surface.

hitellen tulvikoilla voivat runsastua myös vesiperhoset Trichoptera (Danell & Sjöberg 1982a, Nummi 1987, 1989, Nummi & Pöytä 1995).

Majava ja kalat

Kun majava patoaa pieniä puroja, se saattaa vaikuttaa kalojen selviytymiseen, kasvuun ja lisääntymiseen. Nämä majavan aikaansaamat muutokset voivat olla joko positiivisia tai negatiivisia riippuen majavien määrästä, sekä siitä mitkä muut tekijät paikallisiin kalakantoihin vaikuttavat. Yleisesti ottaen kalat hyötyvät majavasta viileillä alueilla, mutta lämpimillä alueilla majavasta voi olla niille jopa haittaa (Collen & Gibson 2001). Uudet majava-altaat ovat usein tuottavampia kuin vanhat (Collen & Gibson 2001), mutta lajiston monimuotoisuus voi olla suurimmillaan vasta 9–17 vuoden ikäisissä altaissa (Snodgrass & Meffe 1998). Kalojenkin osalta on havaittu, että maisematasolla eri vaiheet, muiden vesien lomassa olevat majavalaikut lisäävät kalaston monimuotoisuutta (Schlosser & Kallemeyn 2000).

Kaloille on eduksi, että majavalammissa on paljon selkärangattomia ravinnoksi. Patoaltaissa on kaloille myös suojaa esim. kekopesän ja ravintolautan läheisyydessä. Lisäksi veden vakaampi virtaus majava-altaassa sekä veden lämpötilan nousu suosii kalojen lisääntymistä, minkä vuoksi etenkin särkikalat ja muut lämpimissä vesissä viihtyvät kalat runsastuvat (Knudsen 1962). Veden lämpeneminen saattaa olla kuitenkin myös haitallista. Länsi-Virginiassa huomattiin, että erityisesti lämpimissä puroissa, jotka olivat marginaalisia taimenelle *Salmo trutta*, särki- ja karpikalat saattoivat korvata taimenen. Ontariossa taas puronieriä *Salvelinus fontinalis* korvautui kelta-ahvenella *Perca flavescens* (Collen & Gibson 2001). Koska majavalampien vesi on lämpimämpää ja syvempää kuin puroissa, ne tarjoavat talvisin sulan veden alueita. Puroissa, joissa ei ole lainkaan syvän veden altaita, nämä majavalammet ovat vieläkin tärkeämpiä muun muassa lohikaloille, jotka voivat siirtyä lampiin talveksi (Cunjak 1996, Nickelson ym. 1992). Sellaisissa puroissa, joissa on kautaltaan suuri sedimenttikerros, majavalampi toimii laskeutusaltaana ja pato esteenä sedimenttien liikkumiselle. Tämä tarkoittaa sitä, että alavirtaan ei kuljeudu niin paljon liejuja, mikä lisää puhtaan soran osuutta alajuoksulla ja suosii puhtaaseen soraan mätivien lajien lisääntymistä. Toisaalta lammessa, johon lieju ja orgaaninen aines kerääntyy, kutemispaiikat saattavat liejuuntua ja pilaantua (Collen & Gibson 2001).

Knudsenin (1962) mukaan amerikankoirakalojen *Umbra limi* määrä kasvoi majavalammissa veden lämpenemisen sekä veden tilavuuden ja

ruokailutilan lisääntyessä. Majava-altaiden kalat, mm. hopealohi *Oncorhynchus kisutch* ja punalohi *Oncorhynchus nerka* myös ovat kookkaampia kuin viereisten habitaattien kalat. Lisäksi suurin osa hopealohipopulaatiosta saattaa elää majavalammissa, vaikka lammet muodostavat vain pienen osan tarjolla olevista ympäristöistä (Murphy ym. 1989). Myös haukikanta *Esox lucius* voi kasvaa majava-alueilla, vaikka majavan padot voivat haitata hauen liikkumista (Knudsen 1962). Majavapadon myötä ylävirtaan muuttaminen hankaloituu ja tulee ehkä mahdottomaksikin varsinkin sellaisilla lajeilla, kuten kivisimppu *Cottus gobio*, jotka matkaavat hitaasti (Hägglund & Sjöberg 1998). Siihen kuinka suuren esteen majavapato aiheuttaa kalojen liikkumiselle, vaikuttavat kuitenkin mm. kalalaji sekä vedenkorkeus- ja virtaus (Collen & Gibson 2001). Esimerkiksi Kalifornialaisissa puroissa purotaimenet olivat halukkaampia ylittämään patoja kuin puronieriä ja kirjolohi *Oncorhynchus mykiss* (Gard 1961).

Patoaltaiden yleisin lohikala on yleensä purotaimen *Salmo trutta*. Kun majava patoaa pienempiä puroja, taimenkannat saattavat kasvaa huomattavasti. Tällöin majavatoiminta luo kalastusmahdollisuuksia sellaisiin paikkoihin, joille niitä muutoin tulisi harvoin (Neff 1957). Yleensä ottaen näyttäisi siltä, että majavasta on lohikaloille enemmän hyötyä kylmissä vuoristoisten alueiden puroissa sekä kuivahkoilla alueilla kuin lämpimissä puroissa (Gard 1961, Collen ja Gibson 2001). Wisconsinissa havaittiin, että kalastus majava-alueella kannatti ensimmäiset 2–4 vuotta, jonka jälkeen se enää ei kannattanut. Myös Länsi-Virginiassa ensimmäiset vuodet patoamisen jälkeen olivat hyvin tuottoisia. Joissakin puroissa tämä ilmiö saattoi jatkua useita vuosia ja toisissa taimenkanta laski pian (Collen & Gibson 2001). Kaliforniassa puolestaan kalat hyötyivät majavista niin kauan kuin majavat olivat aktiivisia lammella. Majavan hylkäämillä alueilla purotaimenpopulaatio pieneni merkittävästi (Gard 1961).

Pohjoismaissa Hägglund ja Sjöberg (1998) tutkivat seitsemän 2–6,5 metriä leveän majavapuron kalafaunaa Keski-Ruotsissa sähkökalastuksella. Majavalampia ja niiden virtauskohtia verrattiin referenssialueisiin, joilla ei ollut majavia. Hägglund ja Sjöberg otaksuivat, että seisovan veden lajit dominoisivat majava-alueita ja juoksevan veden lajit majavattomia-alueita. He enteivät myös sitä, että suuret kalayksilöt, erityisesti purotaimenet käyttäisivät majavalampia, sillä nämä suosivat puroissa-kin syvimpiä kohtia (Bohlin 1977).

Kaksi yleisintä lajia Keski-Ruotsissa olivat muttu *Pboxinus pboxinus* ja purotaimen. Näiden lisäksi esiintyi kivisimppua, madetta *Lota lota* ja haukea. Purotaimenet olivat kuitenkin vertailualueilla ylei-

sempiä kuin majava-alueilla, mutua puolestaan esiintyi majava-alueilla enemmän kuin referenssi-paikoilla. Myös kalojen koko vaihteli. Majavalammista saadut taimenet olivat isompia kuin juoksevista vesistä pyydytyt, muduilla puolestaan koko vaihteli siten, että majavalammista pyydytyt yksilöt olivat pienempiä kuin referenssialueiden yksilöt. Mudut näyttivät hyödyntävän majavalampia kutemis- ja poikasympäristöinä. Majavalampien matalikot ovatkin ihanteellisia ja tärkeitä habitaatteja mudun poikasille. Purotaimenet puolestaan kutevat nimenomaan koskipaikoille ja juoksevan veden alueille, missä ne muutenkin viettävät suurimman osan elinajastaan. Kuivien kausien aikana majavalammet olivat kuitenkin tärkeitä elinympäristöjä myös taimenille. Kaiken kaikkiaan Hägglund ja Sjöberg (1998) päättelivät, että majavan aikaansaamat habitattimuutokset saattavat monipuolistaa kalalajistoa.

Majava ja sammakkoeläimet sekä matelijat

Pohjois-Amerikassa sammakot ja vesiliskot, liskot sekä kilpikonnat ovat majava-altaissa runsaampia kuin muualla puronvarsissa (Metts ym. 2001). Myös Virossa majava-altaat ovat otollisia sammakkoeläinten kutupaikkoja (N. Laanetu, suull. ilm.). Yllämainitut lajiryhmät hyötyvät majava-altaiden lämpimyydestä. Samoin ne hyötyvät majavatulvikon rakenteesta: matalista ruohoisista rannoista ja rikkonaisesta rantaviivasta. Pohjoisamerikkalaisten havaintojen mukaan kultakilpikonnat *Chrysemys picta* paistattelevat vedessä kelluvien tukkien ja puunrunkojen päällä ja näykkijäkilpikonnat *Chelydra serpentina* piileskelevät pohjamudissa ja laskevat munansa lampien hiekkaisille reunamille. Salamannerit sen sijaan ovat harvakuisempia majavapaikoilla, sillä ne suosivat elinympäristönään pieniä, vapaasti virtaavia puroja (Metts ym. 2001).

Sammakkoeläinten ja matelijoiden lajiversiteetti voi majavalaikun tasolla olla jopa pienempi kuin häiriöttömässä puronvarressa. Maisematasolla majavatoiminta kuitenkin kasvattaa näidenkin eliöryhmien monimuotoisuutta (Metts ym. 2001). Mittakaavan merkitys majavan diversiteettivaikutusten tarkastelussa on havaittu myös kasveilla (Wright ym. 2002).

Sammakoilla on havaittu kiintoisaa evolutiivista sopeutumista majavalammikoiden olosuhteisiin. Skelly ja Freidenburg (2000) tutkivat sammakontukkien kehitystä metsäisissä kosteikoissa ja majavalammista pohjoisamerikkalaisella metsäsammakolla *Rana sylvatica*. Tutkimus tehtiin alueella, josta majavat hävisivät liikapynnin seurauksena 1700-luvulla, mutta jonne ne olivat palanneet 36 vuotta ennen tutkimusta. Majavakosteikkojen ve-

den lämpötila oli keskimäärin 2°C ja huipussaan jopa 15°C korkeampi kuin varjoisampien metsälampien. Majavalampien sammakontukkien kriittinen lämmönsietoraja oli korkeampi kuin muiden lampien toukilla. Tämä viittaisi siihen, että majavan aikaansaama ympäristön muutos oli muuntanut metsäsammakpopulaatioita hämmästyttävän nopeasti, alle 36 vuodessa.

Majava ja linnut

Majavalammet ovat useiden lintulajien suosiossa, ja suosioon on monia syitä.

Ensinnäkin majavalammet tarjoavat linnuille ravinnoksi niin selkärangattomia kuin kalojakin (Nummi 1992, Grover & Baldassarre 1995, Rosell ym. 2005). Toiseksi majavatoiminta poistaa lammen ympäristöstä puita, minkä seurauksena alueen pensaskerros tihenee ja kasvaa jonkin verran. Tällöin syntyy suojaisia pesäpaikkoja. Lisäksi vedenrajassa oleva pensaskasvusto tarjoaa mosaiikkimaisesti sekä suojaa että avoimen veden alueita, mikä helpottaa territoriaalisten lajien parien mahtumista samalle lammelle.

Puuston harveneminen ja aukkojen syntyminen metsäalueelle tarjoaa avoimia paikkoja näkyvästi laulaville lajeille, sekä amerikkalaisten havaintojen mukaan sopivia pesimisalueita joillekin lintulajeille, kuten amerikanlehtokurpalle *Scolopax minor* ja villikalkkunalle *Meleagris gallopavo* (Carr 1940, Ringelman & Longcore 1982).

Runsaiden ravintovarojen ansiosta majavalampien matalavetinen rantavyöhyke on otollinen kahlaajille. Niin metsäviklo *Tringa ochropus* kuin taivaanvuohikin *Gallinago gallinago* viihtyvät majava-altailla (Tiainen 1977). Kahlaajat reagoivat nopeasti majavien vedennostoon, ja viihtyvät toisaalta majavapaikoilla vielä veden ollessa laskussa majavien lähdettyä (pers. obs.).

Majavatulvasta kärsivät lahoavat puut vetävät puoleensa erilaisia hyönteisiä ja niiden myötä puukiipijää *Certhia familiaris* ja tikkoja, kuten pohjantikkaa *Picoides tridactylus* (Tiainen 1977) sekä Pohjois-Amerikassa punapäätikkaa *Melanerpes erythrocephalus* (Lochmiller 1979). Tikat voivat kuolleissa puissa pesiäkin, ja hylätyt tikankolat puolestaan ovat otollisia pesäpaikkoja monille muille linnuille, kuten pääskyille, telkälle *Bucephala clangula*, morsiosorsille *Aix sponsa* ja pöllöille sekä nisäkkäistä mm. lepakoille (Carr 1940, Hilfiker 1991). Kuolleet puut ovat myös sopivia tähytys- ja oleskelupaikkoja erilaisille petolinnuille (Grover & Baldassarre 1995).

Grover ja Baldassarre (1995) tarkkailivat lintujen esiintymistä 70 erilaisella kosteikolla Appalakeilla New Yorkissa. Monet lajit suosivat aktiivisia majavalampia enemmän kuin vesistöjä, joilla ei

ollut majavia. Amerikanharmaahaikara *Ardea herodias* esiintyi 12 kertaa todennäköisemmin majavalammilla kuin majavattomissa vesistöissä. Myös amerikankaulushaikara *Botaurus lentiginosus* ja kyyryhaikara *Butorides striatus* osoittivat samankaltaisia mieltymyksiä elinympäristön suhteen. Haikaroiden viihtyminen majava-altailla on havaittu myös Virossa (N. Laanetu, suull. ilm.).

Appalakeilla muun muassa röyhelöpyy *Bonasa umbellus*, villikalkkuna, amerikanlehtokurppa sekä sepekalastaja *Ceryle alcyon* suosivat kesällä aktiivisia tai hylättyjä majavalampia. Samoin tekivät keväällä myös kelopääsky *Tachycineta bicolor*, haarapääsky *Hirundo rustica* sekä valkokulmanakkeli *Sitta canadensis*, kun taas törmäpääsky *Riparia riparia* ja pohjankarhepääsky *Stelgidopteryx serripennis* esiintyivät ainoastaan asutuilla majavalammilla. Petolintuja (kyyhky-

haukkoja *Accipiter cooperii* ja amerikanvarpus-haukkaa *Accipiter striatus*) havaittiin ainoastaan aktiivisilla majavalammilla (Grover & Baldassarre 1995). Kalasääsken *Pandion haliaetus* yleisyys majavalammilla selittyy sillä, että majavalammet tarjoavat sille ravinnoksi kaloja, mutta lisäksi myös ihanteellisia pesimäkeloja (Ewins 1997).

Majava ja sorsat

Nummi ja Pöysä (1997) tutkivat vuosina 1988–1996, miten majavan aikaansaamat muutokset eteläisessä ja itäisessä Suomessa vaikuttivat kolmeen puolisukeltajasorsaan: taviin *Anas crecca*, sinisorsaan *A. platyrhynchos* ja haapanaan *A. penelope*. Tutkimuksen aikana majavat patosivat 13 lampea, joten oli mahdollista vertailla sorsien lukumääriä ennen ja jälkeen majavan tulon. Kullekin maja-

Taulukko 1. Majavien vaikutustapoja eri selkärangaksiin.

Table 1. Different ways in which beavers influence other vertebrates.

Vaikutustapa Influence	Esimerkki lajista, jolle muutos hyödyllinen Example of a species, which benefits from the alteration
Hidastaa veden liikettä <i>Turns the water movement from lotbic to lentic</i>	Mutu <i>Pboxinus pboxinus</i> ¹
Nostaa veden lämpötilaa <i>Increases the water temperature in streams</i>	Metsäsammakko, <i>Rana sylvatica</i> ^{2, 4}
Lisää suojaa antavien pensaiden määrää <i>Increases cover shrubs</i>	Sinisorsa, <i>Anas platyrhynchos</i> ³
Nostaa lämpötilaa lammen ympäristössä <i>Increases temperature around the pond</i>	Punatäplävesilisko, <i>Notophthalmus viridescens</i> ⁴ , kultakilpikonna <i>Chrysemys picta</i> ⁴
Lisää pesintäpaikkojen/pesien määrää <i>Increases possible nesting sites</i>	Kanadanhanhi, <i>Branta canadensis</i> ⁵
Lisää niittykasvillisuutta <i>Increases meadow vegetation</i>	Kalliovuortenruohomyyrä, <i>Microtus montanus</i> ⁶
Lisää tähytyspaikkojen määrää <i>Increases perching sites</i>	Kalasääski, <i>Pandion haliaetus</i> ⁷
Lisää vesiselkärangattomien määrää <i>Increases the amount of water invertebrates</i>	Tavi, <i>Anas crecca</i> ⁸ , purotaimen, <i>Salmo trutta</i> ¹
Lisää kuoriutuvien hyönteisten määrää <i>Increases the amount of hatching insects</i>	Vesisiippa, <i>Myotis daubentoni</i> ⁹
Lisää lahoppuuhyönteisten määrää <i>Increases insects which use decaying tree</i>	Pohjantikka, <i>Picoides tridactylus</i> ¹⁰
Lisää kalojen määrää <i>Increases the amount of fish</i>	Amerikanharmaahaikara, <i>Ardea herodias</i> ¹¹ , saukko, <i>Lutra lutra</i> ¹²
Lisää pikkunisäkkäiden määrää <i>Increases the amount of small mammals</i>	Minkki, <i>Mustela vison</i> ¹³

¹ Hägglund & Sjöberg 1999; ² Skelly & Freidenburg 2000; ³ Beard 1953; ⁴ Metts et. al. 2001; ⁵ Hilfiker 1991; ⁶ Medin & Clary 1991; ⁷ Ewins 1997; ⁸ Nummi 1992; ⁹ Nummi & Ulander in prep.; ¹⁰ Tiainen 1977; ¹¹ Grover & Baldassarre 1995; ¹² Dubuc et. al. 1990; ¹³ Danilov, P.I. 1995.

Photo Saara Kattainen

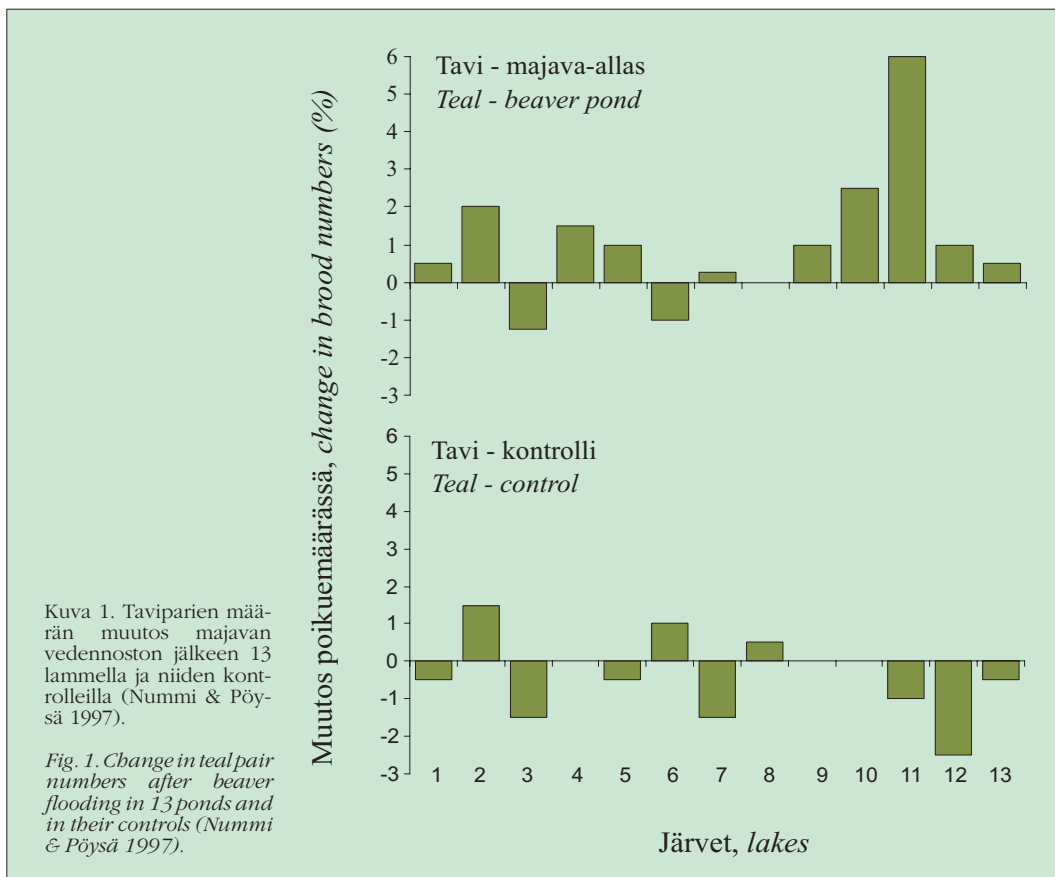


Kuvateksti: Majavien hukuttamalla puulla elävistä hyönteisistä hyötyvät mm. pohjantikat. Majava-aitaiden rantamatalat taas ovat mieluisia sammakoille.

Three-toed woodpecker benefits from insects living in the dying trees of beaver ponds. Frogs abound in the warm, shallow shores of beaver flowages.

Photo Esa Pienmunne





Kuva 1. Taviparien määrän muutos majavan vedennoston jälkeen 13 lammella ja niiden kontroleilla (Nummi & Pöysä 1997).

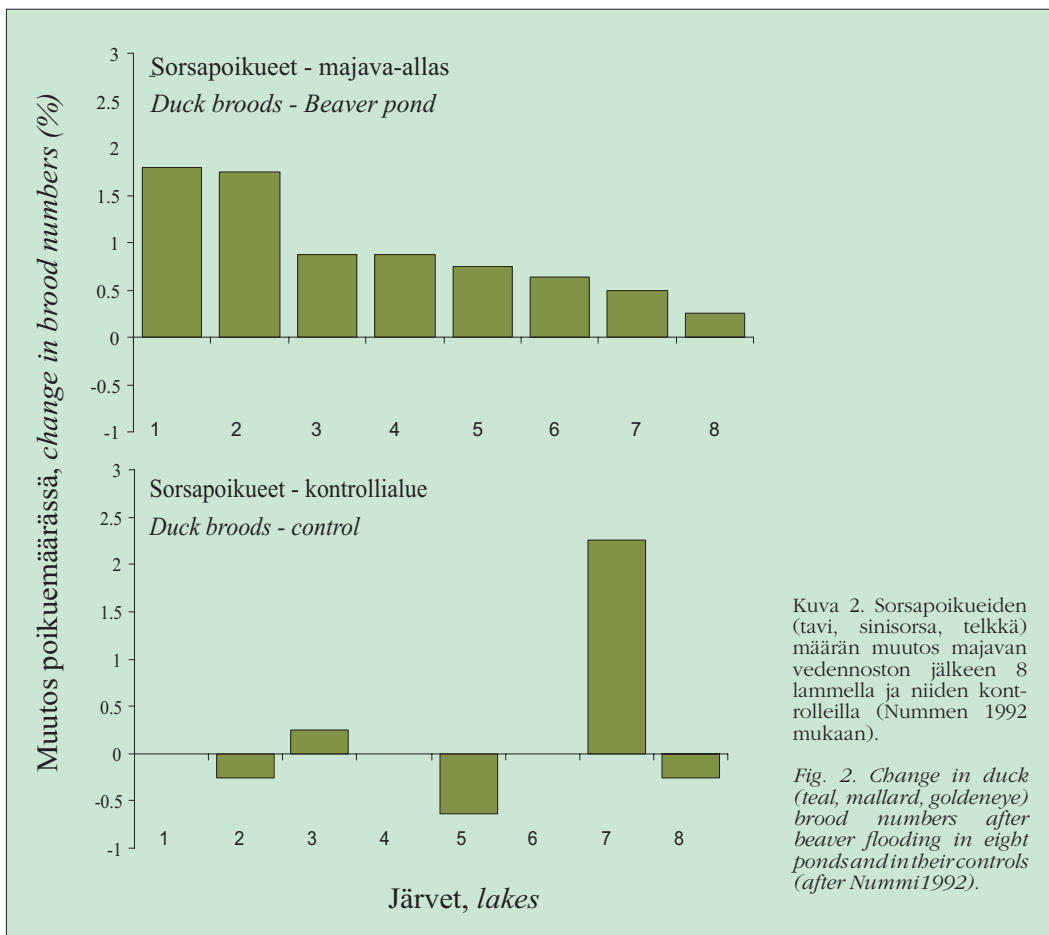
Fig. 1. Change in teal pair numbers after beaver flooding in 13 ponds and in their controls (Nummi & Pöysä 1997).

valammelle oli myös kontrollialue, jolla ei ollut majavan aiheuttamia häiriöitä. Taviparien määrä majavan patoamilla alueilla kasvoi systemaattisesti (kuva 1). Alueilla, joilla ei ollut majava-aktiiviteettia, parimäärämuutoksia ei havaittu. Kahden muun puolisuokeltajajärvien määrissä ei ollut tulvikon alkuvaiheen aikana mitään muutoksia. Mielenkiintoista oli se, että tavipariskuntien määrä lähialueella, yhden kilometrin säteellä olevilla lammilla ei vähentynyt. Tämä viittaa siihen, että majavalampien taviparit olisivat tulleet jostain kauempaa.

Pohjois-Amerikassa on tutkittu myös vanhempiä tulvikoita. Niillä yleisimmät sorsalinnut ovat olleet nokisorsa *Anas rubripes*, joka muistuttaa sinisorsaa, morsiosorsa *Aix sponsa* sekä harjakoskelo *Mergus cucullatus* (Beard 1953, Nevers 1968, Renouf 1972). Ruotsalaisten havaintojen mukaan vanhemmille tulvikoilta saattaa ilmaantua myös haapana (Sjöberg & Danell 1983).

Myös sorsapoikueiden vastetta majavatulvaan on tutkittu (Nummi 1992). Poikuemäärä kasvoi kai-

kissa kahdeksassa majavan patoamassa lammessa ensimmäisen ja toisen tulvavuoden aikana (kuva 2). Kontrollialueilla poikuemäärä ei systemaattisesti muuttunut. Myös alueellisesti tarkastellen majavatulvikoita preferoidaan. Evolla niin sinisorsien, tavien kuin telkkienkin poikueet käyttivät tulvikoita odotettua enemmän (Nummi & Pöysä 1995). Etenkin taviuntuvikot hakeutuvat hanakasti majavalampiin, sillä yli 60 % tavi-untuvikoista havaittiin majavatulvikoiden matalikoissa, vaikka tulvikoiden osuus oli vain 6 % koko alueen rantaviivasta. Muutamat paikat olivat erityisen suosittuja: 44 % kaikista tavipoikueista ja peräti 55 % varttuneista esiintyi vain kahdella 51:stä järvestä. Nämä kaksi järveä olivat majavan tulvittamia suurimman osan ajasta (Elmberg ym. 2005, Nummi ym. 2005). Taveille on myös tyypillistä, että ne viettävät samalla tulvikolla koko poikueaikansa, ja saattavatpa ne pysytellä siellä vielä lentokykyisinäkin (Nummi & Pöysä 1995, Nummi ym. 1999). Sinisorsat ja telkät ovat liikkuvaisempia. Tavipoikaset myös selviyty-



vät paremmin majavalammissa kuin muissa vesissä (Nummi & Hahtola, julkaisematon).

Sorsien menestymiseen vaikuttavat tekijät

Tärkeä syy sorsien viihtymiseen majavatulvikoilla on se, että niissä on enemmän selkärangattomia kuin häiriintymättömissä metsälammissa (Nummi & Pöysä 1995, Nummi & Hahtola, julkaisematon). Tulvikolla runsastuvat nopeasti kookkaat *Eurycercus*-vesikirput (Nummi 1989). Majava-altaan selkärangaton yhteisön melko nopea muuttuminen heijastuu myös sorsiin. Metsälampien sorsista nimenomaan tavit syövät paljon vesikirppuja, ja ruokavalio heijastuu myös siihen, että tavit ruokailevat paljon veden pintakerroksista (Pöysä 1983, Nummi 1993).

Kuoriutuvat hyönteiset ovat erityisen tärkeitä sorsaantuvikoille, jotka noukkivat ruokansa pää-

asiassa veden pinnan yläpuolelta (Pehrsson 1979, Nummi ym. 2000).

Majavalampien rakennekin parantaa hyönteisten saatavuutta sorsanpojille. Ensi vuosina tulvikolla on usein kasvillisuutta vedessä leveänä vyöhykkeenä. Tämä on otollista poikasille, sillä hyönteisiä on saatavilla kasveilta enemmän kuin veden pinnalta (Danell & Sjöberg 1982b). Tämän johdosta poikasten ei tarvitse liikkua niille vaarallisen rantaviivan tuntumassa. Siinä vaiheessa kun poikaset ruokailevat enemmän myös pohjasta, on eduksi, että majavatulvikolla on matalaa rantavyöhykettä, jossa on tiheässä pohjaeläimiä (Pehrsson 1979, Nummi 1992).

Pohjois-Amerikan lehtipuuvaltaisilla alueilla majavat viihtyvät samoilla alueilla pitkään, jopa kymmeniä vuosia (Johnston & Naiman 1990a). Vanhoissa lammissa sorsalajien dominanssisuhteet näyttäisivät muuttuvan sinisorsan ja nokisorsan

hyväksi (Renouf 1972, Brown & Parsons 1979), kun saatavilla olevat selkärangattomat vaihtuvat pintakerroksissa elävistä lajeista pohjalla eläviin lajeihin (Nummi 1989). Pohjois-Amerikassa myös sukeltava morsiosorsa tunnetaan majavalampien asukkina, ja morsiosorsien onkin todettu runsastuneen majava-altaiden määrän kasvaessa (Nevers 1968, Merendino ym. 1995).

Majava ja nisäkkäät

Kalansyöjät, kuten minkki *Mustela vison* sekä saukot *Lutra lutra* ja *L. canadensis* hyötyvät majava-altaista. Majavalampi tarjoaa saukoille pesäpaikkoja, ruokaa, kasvuston ja pensaiden antamaa suojaa sekä takaa pysyvän korkeamman vedentason (Dubuc ym. 1990, Newman & Griffin 1994). Saukkojen onkin paikoin Pohjois-Amerikassa otaksuttu jälleen runsastuneen majavan myötä (Tumilson ym. 1982). Latviassa saukot hyödyntävät majavalampia ympäri vuoden (Ozolin & Rantin 1992). Myös Puolan ja Valko-Venäjän rajalla, Białowieżassa saukot hyötyivät talven aikana sulista kohdista, joita usein esiintyy majavarakennelmien ympäristössä (Sidorovich ym. 1996).

Piisamit *Ondatra zibethicus* saattavat syödä majavien ruoanjäänteitä ja talvisin ne hyödyntävät majavien tekemiä ilma-aukkoja sekä ravintolauttoja; ne myös hyötyvät vakaasta veden korkeudesta. Piisamit ja vesimyyrät *Arvicola terrestris* saattavat myös pesiä ja elää majavien hylkäämissä – joskus käytössäkin olevissa – pesissä (Knudsen 1962, Tyurnin 1984, Müller-Schwarze 1992, Danilov 1995, Rosell ym. 2005).

Myös lepakot hyötyvät majavalammista. Eteläisessä Suomessa tehdyssä tarkkailussa oli mukana 11 tulvikkoo sekä kontrollialueet. Näytti selkeästi siltä, että vesisiippa *Myotis daubentoni* ja pohjanlepakko *Eptesicus nilssonii* suosivat majavalampia enemmän kuin kontrollialueita (Nummi & Ulander, julkaisematon). Se miksi lepakot suosivat majava-alueita selittyy varmaan myös sillä, että näillä alueilla on suuremmat hyönteismäärät ja toisaalta hyviä pesimispaikkoja.

Terrestriset nisäkkäät löytävät majavalampien ympäristöistä suojaa sekä ravintoa. Muun muassa hirvi *Alces alces* ja villisika *Sus scrofa*, useat hiiret, taskurotat Geomyidae sekä jänikset Leporidae viihtyvät majavalampien läheisyydessä. Myös monet pikkunisäkkäät ovat majavapaikoilla paljon runsampia kuin muualla vesien varsilla (Medin & Clary 1991). Kuivina aikoina majavalammet ovat myös tärkeä juomavedenlähde (Hawkes 1973, Nitsche 1997).

Luonnonhoidollinen näkökulma

Majavat metsästettiin 1800-luvulla sukupuuttoon lähes koko Euroopasta. Suomen viimeinen majava ammuttiin 1868 Sallassa. Majavat ovat kuitenkin palanneet monille alueille Euroopassa, osittain uudelleenistutusten ansiosta (Nolet & Rosell 1998). Sinänsä on arvokasta saada hävitetty laji takaisin, mutta majavan paluu on erityisen merkityksellinen siksi, että majava luo avainlajeina habitaatteja monille muille lajeille. Tämä onkin tärkeä näkökulma niin majavakannan hoidossa kuin majavien palautusistutuksissa eri puolille Eurooppaa (mm. Macdonald ym. 1995).

Majavien avainlajivaikutukset onkin syytä ottaa huomioon joidenkin uhanalaisten lajiryhmien hoidossa, kuten lepakoiden ja sammakkoeläinten suojeluohjelmissa. Majavan suosiminen habitaattien luojana voisi olla hyödyllinen ja taloudellinen työkalu tällaisten uhanalaisten ja vaarantuneiden lajiryhmien suojelussa (Ermer 1984, Wright ym. 2002).

Oma kysymyksensä on myös Suomen kahden majavalajin pulma (Nummi 2001). Lajien avainvaikutus lienee samankaltainen, joskin kanadanmajava *Castor canadensis* ilmeisesti rakentaa ahkerammin kuin eurooppalainen *C. fiber* (Danilov 1995, Ruusila 1996). Vaikuttaa siltä, että kanadanmajava on syrjäyttänyt euroopanmajavan alueilta, joilla molempia on aiemmin esiintynyt (Linnamies 1956, Ermala ym. 1989). Haastavaksi tehtäväksi jääkin vähintään estää kanadanmajavan leviäminen euroopanmajava-alueille niin meillä kuin naapurimaissakin (Nummi 2001).

Summary: Keystone herbivore, the beaver *Castor* spp. affects other animals

By creating ponds, beavers affect many kinds of animals including invertebrates, fish, amphibians, birds and mammals. The flooded shore vegetation forms the base of the food webs in beaver ponds. These decomposing plants are used by detritus-feeding invertebrates, mainly Cladocera, Chironomidae larvae and *Asellus aquaticus*. The number of emerging insects, mainly chironomids, can also be high in beaver flowages.

Fish benefit from the increased production of invertebrates in beaver ponds, although in warm areas the conditions in flowages may become sub-optimal especially for salmonids. Fish productivity usually peaks during the first years of inundation, but diversity is highest later, from 9 to 17 years after flooding.

The number of amphibians, lizards and turtles is higher in shores affected by beaver than in other parts of the waterways. The warm water of beaver ponds as well as their grassy and sinous shoreline is beneficial for these species groups.

Birds, such as swallows, waders, herons and ducks are numerous in wetlands influenced by beaver. Of these, the response by ducks to beaver is best known. Both the structure of beaver ponds, e.g. high perimeter-to-surface

ratio and presence of flooded bushes, and invertebrate abundance is beneficial to ducks. In boreal waters, the first duck to colonize a beaver pond is the teal *Anas crecca*. A significant increase in teal pair numbers was found in ponds which were dammed by beavers (Fig. 1). Likewise, duck brood numbers increased during beaver inundation (Fig. 2). Broods of all the ducks common in one study area – mallard *A. platyrynchos*, teal, goldeneye *Bucephala clangula* – used flooded areas more than expected. Again, teal broods were especially inclined to stay in beaver ponds: about 60% of downy teal broods were detected on shores flooded by beaver although flooded shores comprised only 6% of the total shore line of the area.

Beavers affect both aquatic and terrestrial mammals. During the aquatic phase fish eating otters and minks appear to use beaver ponds a lot. During the winter, otters benefit from the areas of open water near beaver buildings where they can easily get under ice. Minks can also predate on small mammals which abound in areas populated by beaver. Bats also use beaver ponds for foraging more often than non-disturbed forest ponds. Bats most likely benefit from the increased level of insect production at these beaver flowages.

After beavers abandon them, the beaver meadows are gradually colonized by deciduous trees and bushes. These meadows are used by herbivores such as hares, deer and moose *Alces alces*.

Beavers have returned to many places in Europe, partly due to reintroductions which still are planned in Scotland, for example. Apart from the inherent value created by having a species back from extinction, the return of the beaver also provides additional benefits. The beaver is a keystone species, which creates a habitat for many other species. This may be especially relevant from the point of view of some threatened groups of species, such as bats and amphibians. Promoting the beaver as a habitat creator could be a useful and economical tool contributing to their protection.

Kiitokset. Kiitämme anonyymejä arvioijia käsikirjoitusta terävöittäneistä kommentteista.

Kirjallisuus/References

- Barnes, W. J. & Dibble, E. 1986: The effects of beaver in riverbank forest succession. – C. Jour. Bot. 66: 40–46.
- Beard, E. B. 1953: The importance of beaver in waterfowl management at the Seney National Wildlife Refuge. – J. Wildl. Manage. 17: 398–436.
- Bohlin, T. 1977: Habitat selection and intercohort competition of juvenile sea-trout *Salmo trutta*. – Oikos 29: 112–117.
- Brown, J. H. 1995: Organisms as engineers: a useful framework for studying effects on ecosystems. – TREE 10: 51–52.
- Brown, M. K. & Parsons, G. R. 1979: Waterfowl production on beaver flowages in a part of New York. – New York Fish Game J. 26: 142–153.
- Carr, W. H. 1940: Beaver and birds. – Bird-Lore 42: 141–146.
- Clifford, H. F., Wiley, G. M. & Casey, R. J. 1993: Macroinvertebrates of a beaver-altered boreal stream in Alberta, Canada, with special reference to the fauna of dams. – Can. J. Zool. 71: 1439–1447.
- 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. – Rev. Fish Biol. and Fisheries 10: 439–461.
- Cunjak, R. A. 1996: Winter habitat of selected stream fishes and potential impacts from land-use activity. – Can. J. Fish. Aq. Sci. 53: 267–282.
- Danell, K. & Sjöberg, K. 1979: Abundance and productivity of ducks in boreal lakes in northern Sweden. – Ann. Zool. Fennici 16: 123–128.
- Danell, K. & Sjöberg, K. 1982a: Successional Patterns of Plants, Invertebrates and Ducks in a Man-Made Lake. – J. Appl. Ecol. 19: 395–409.
- Danell, K. & Sjöberg, K. 1982b: Seasonal and diel changes in the feeding behaviour of some dabbling duck species on a breeding lake in northern Sweden. – Ornis Scand. 13: 129–134.
- Danilov, P. I. 1995: Canadian and Eurasian beavers in Russian North-west (distribution, number, comparative ecology). – The third Nordic beaver symposium. Helsinki, Finland, pp. 10–16.
- Donkor, N. T. & Fryxell, J. M. 2000: Lowland boreal forests characterization in Algonquin Provincial Park relative to beaver (*Castor canadensis*) foraging and edaphic factors. – Plant Ecol. 148: 1–12.
- Dubuc, L. J., Krhon, W. B. & Owen, R. B. 1990: Predicting occurrence of river otters by habitat on mount desert island Maine. – J. Wildl. Manage. 54: 594–599.
- Elmberg, J., Nummi, P., Pöysä, H., Gunnarsson, G. & Sjöberg, K. 2005: Early breeding Teal *Anas crecca* use the best lakes and have the highest reproductive success. – Ann. Zool. Fennici 42: 37–43.
- Ermala, A., Helminen, M. & Lahti, S. 1989: Majaviemmen levinneisyyden ja runsauden vaihteluista sekä tulevaisuuden näkymistä. (Summary: Some aspects of the occurrence, abundance and future of the Finnish Beaver Population). – Suomen Riista 35: 108–118.
- Ermer, E. M. 1984: Analysis of benefits and management costs associated with beaver in western New York. – New York Fish Game J. 31: 119–132.
- Ewins, P. J. 1997: Osprey (*Pandion haliaetus*) populations in forested areas of North America: Changes, their causes and management recommendations. – J. Raptor Res. 31: 138–150.
- France, R. L. 1997: The importance of beaver lodges in structuring littoral communities in boreal headwater lakes. – Can. J. Zool. 75: 1009–1013.
- Gard, R. 1961: Effects of beaver on trout in Sagehen Creek, California. – J. Wildl. Manage. 25: 221–242.
- Grover, A. M. & Baldassarre, G. A. 1995: Bird species richness within beaver ponds in South-central New York. – Wetlands 15: 108–118.
- Hawkes, F. W. 1973: Elk, moose, and beaver. – Pacific Discovery 26: 12–15.
- Herremans, M. 1995: Effects of woodland modification by African elephant *Loxodonta africana* on bird diversity in northern Botswana. – Ecography 18: 440–454.
- Hilfiker, E. L. 1991: Beavers, Water, Wildlife and History. – Windswept Press, Interlaken, New York.
- Hodginson, I. D. 1975: A community analysis of the benthic insect fauna of an abandoned beaver pond. – J. Anim. Ecol. 44: 533–551.
- Häggglund, Å. & Sjöberg, G. 1999: Effects of beaver dams on the fish fauna of forest streams. – Forest Ecol. Manage. 115: 259–266.
- Johnston, C. A., Naiman, R. J. 1990a: Aquatic Patch Creation in Relation to Beaver Population Trends. – Ecology 71: 1617–1621.
- Johnston, C. A. & Naiman, R. J. 1990b: Browse selection by beaver: effects on riparian forest composition. – Can. J. Forest Res. 20: 1036–1043.
- Johnston, C. A., Pinay, G., Arens, C. & Naiman, R. J. 1995: Influence of soil properties on the bio-

- geochemistry of a beaver meadow hydrosequence. – *Soil Sci. Soc. Am. Bull.* 59: 1789–1799.
- Jones, C. G., Lawton, J. H. & Shachak, M. 1997: Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. – *Ecology* 78: 1946–1957.
- Knudsen, G. J. 1962: Relationship of beaver to forest, trout and wildlife in Wisconsin. – Wisconsin Conservation Department, Technical Bulletin 25.
- Laws, R. M. 1970: Elephants as agents of habitat and landscape change in East Africa. – *Oikos* 21: 1–15.
- Lawton, J. H. & Jones, C. G. 1995: Linking species and ecosystems: organisms as ecosystem engineers. – *Teoksessa/In Jones, C. G. & Lawton, J. H. (toim./eds), Linking Species and Ecosystems.* Chapman & Hall, New York, pp. 141–150.
- Linnamies, O. 1956: Majavien esiintymisestä ja niiden aiheuttamista vahingoista maassamme. *Suomen Riista* 10: 63–86 (in Finnish).
- Lochmiller, R. L. 1979: Use of beaver ponds by southeastern woodpeckers in winter. – *J. Wildl. Manage.* 43: 263–266.
- Macdonald, D. W., Tattersall, F. H., Brown, E. D. & Balharry, D. 1995: Reintroducing the European Beaver to Britain: nostalgic meddling or restoring biodiversity? – *Mammal Rev.* 25: 161–200.
- 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.
- Medin, D. E. & Clary, W. P. 1991: Small mammals of a beaver pond ecosystem and adjacent riparian habitat in Idaho. – Research paper. INT-445. Ogde, UT: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Intermountain Research Station.
- Merendino, M. T., McCullough, G. B. & North, N. R. 1995: Wetland availability and use by breeding waterfowl in southern Ontario. – *J. Wildl. Manage.* 59: 527–532.
- Metts, B. S., Lanham, J. D. & Russell, K. R. 2001: Evaluation of herpetofaunal communities on upland streams and beaver-impounded streams in the upper piedmont of South Carolina. – *Am. Midl. Nat.* 145: 54–65.
- Murphy, M. L., Heifetz, J., Thedinga, J. F., Johnson, S. W. & Koski, K. V. 1989: Habitat utilisation by juvenile Pacific salmon (*Onchorynchus*) in the glacial Taku River, southeast Alaska. – *Can. J. Fish. Aq. Sci.* 46: 1677–1685.
- Müller-Schwarze, D. 1992: Beaver waterworks. – *Nat. Hist.* 5: 52–53.
- Naiman, R. J., Melillo, J. M. & Hobbie, J. E. 1986: Ecosystem alteration of boreal forest streams by beaver (*Castor canadensis*). – *Ecology* 67: 1254–1269.
- Neff, D. J. 1957: Ecological effects of beaver habitat abandonment in the Colorado Rockies. – *Journal of Wildlife Management* 21: 80–84.
- Nevers, H. P. 1968: Waterfowl utilization of beaver impoundments in southeastern New Hampshire. – *Trans. Northeast Fish Wildl. Conf.* 25: 105–120.
- Newman, D. G. & Griffin, C. R. 1994: Wetland use by river otters in Massachusetts. – *J. Wildl. Manage.* 58: 18–23.
- Nickelson, T. E., Rodgers, J. D., Johnson, S. L. & Solazzi, M. F. 1992: Seasonal changes in habitat use by juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) in Oregon coastal streams. – *Can. J. Fish. Aq. Sci.* 49: 783–789.
- Nitsche, K. A. 1997: Wild boar (*Sus scrofa*) and beaver (*Castor fiber*) relations. – *Proceedings of the First European Beaver Symposium* (Ed. by K. Pachinger), p. 16. 15–19 September 1997. Institute of Ecology, Faculty of Natural Sciences Comenius University, Bratislava, Slovakia.
- Nolet, B. A. & Rosell, F. 1998: Come back of the beaver *Castor fiber*: an overview of old and new conservation problems. – *Biol. Cons.* 83: 165–173.
- Nummi, P. 1987: Majavamalli vesilintujen elinympäristön hoidossa (Summary: A beaver model for waterfowl management). – *Suomen Riista* 34: 22–30.
- Nummi, P. 1989: Simulated effects of the beaver on vegetation, invertebrates and ducks. – *Ann. Zool. Fennici* 26: 43–52.
- Nummi, P. 1992: The importance of beaver ponds to waterfowl broods: an experiment and natural tests. – *Ann. Zool. Fennici* 29: 47–55.
- Nummi, P. 1993: Food relationships of sympatric mallard and green-winged teal. – *Can. J. Zool.* 71: 49–55.
- Nummi, P. 2001: Canadian beaver (*Castor canadensis*). Case study in Alien species in Finland. pp. 25–27. – *The Finnish Environment* 466. Ministry of the Environment.
- Nummi, P. 2006: Keystone effect of beaver on other animals – *Teoksessa/In Sjöberg, G. & Ball, J. P. (toim./eds), The Return of the Beaver.* Penssoft Publishers, Sofia (painossa/in press).
- Nummi, P. & Pöysä, H. 1995: Habitat use by different-aged duck broods and juvenile ducks. – *Wildl. Biol.* 1: 181–187.
- Nummi, P. & Pöysä, H. 1997: Population and community level responses in *Anas*-species to patch disturbance caused by an ecosystem engineer, the beaver. – *Ecography* 20: 580–584.
- Nummi, P., Pienmunne, E. & Haapanen, P. 1999: Pienet tulva-altaat sorsien poikueympäristöjen hoidossa (Summary: Use of small artificial flowages as duck habitat management practice). – *Suomen Riista* 45: 44–51.
- Nummi, P., Sjöberg, K., Pöysä, H. & Elmberg, J. 2000: Individual foraging behaviour indicates resource limitation: an experiment with mallard ducklings. – *Can. J. Zool.* 78: 1891–1895.
- Nummi, P., Elmberg, J., Pöysä, H., Gunnarson, G. & Sjöberg, K. 2005: Varhaiset tavipoikueet asuttavat suotuisimmat laikut ja menestyvät parhaiten (Breeding success of teals *Anas crecca* varies for different lakes). – *Suomen Riista* 51: 27–34.
- Ozolin, J. & Rantin, M. 1992: Some preconditions for the present development of otter *Lutra lutra* (L), number and distribution in Latvia. – *Semiaquatiscche Säugetiere. Wiss. Beitr. Univ. Halle*, pp. 365–384.
- Pastor, J. & Naiman, R. J. 1992: Selective foraging and ecosystem processes in boreal forests. – *Am. Nat.* 139: 690–705.
- Pehrsson, O. 1979: Feeding behaviour, feeding habitat utilization and feeding efficiency of mallard ducklings as guided by a domestic duck. – *Viltrevy* 10: 193–218.
- Pickett, S. T. A. & White, P. S. (toim./eds) 1985: *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics.* – Academic Press, New York.
- Power, M. E., Tilman, D. J., Estes, B. A., Menge, W. J., Bond, L. S., Mills, G., Daily, J. C., Castilla, J., Lubchenco, R. & Paine, T. 1996: Challenges in the quest for keystones. – *BioScience* 46: 609–620.
- Pöysä, H. 1983: Resource utilization pattern and guild structure in a waterfowl community. – *Oikos* 40: 295–307.
- Renouf, R. N. 1972: Waterfowl utilization of beaver ponds in New Brunswick. – *J. Wildl. Manage.* 36: 740–744.
- Remillard, M. M., Gruendling, G. K. & Bogucki, J. D. 1987: Disturbance by beaver (*Castor canadensis* Kuhl)

- and increased landscape heterogeneity. – *Ecological Studies Analysis and Synthesis* 64: 103–122.
- Ringelman, J. K. & Longcore, J. R. 1982: Movements and wetland selection by brood-rearing black ducks. *J. Wildl. Manage.* 46: 615–621.
- Rosell, F., Bozser, O., Collen, P. & Parker, H. 2005: Ecological impact of beavers *Castor fiber* and *Castor canadensis* and their ability to modify ecosystems. – *Mammal Rev.* 35: 248–276.
- Ruusila, V. 1996: Kanadan- ja euroopamajavan reviirikäyttäytymisestä ja metsästyksen vaikutuksesta majavapopulaatioon. – Pro gradu –tutkielma, Joensuun yliopisto.
- Schlosser, I. J. & Kallemeyn, L. W. 2000: Spatial variation in fish assemblages across a beaver-influenced landscape. – *Ecology* 81: 1371–1382.
- Sidorovich, V. E. J., Jedrzejewska, B., Jedrzejewska, W. 1996: Winter distribution and abundance of mustelids and beavers in the river valleys of Bialowieza Primeval Forest. – *Acta Ther.* 41: 155–170.
- Sjöberg, K. & Danell, K. 1983: Changes in the abundance of invertebrates and ducks after flooding of a wetland area in the boreal forest region. – *Proc. Int. Congr. Int. Union Game Biol.* 16: 921–930.
- Skelly, D. K. & Freidenburg, L. K. 2000: Effects of beaver on the thermal biology of an amphibian. – *Ecol. Letters* 3: 483–486.
- 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.
- Stocker, G. 1985: The beaver (*Castor fiber* L.) in Switzerland - Biological and ecological problems of re-establishment. – Swiss Federal Institute of Forestry Research Reports 242: 1–149.
- Tiainen, J. 1977. Majavan patoaltaan lintuyhteisön rakenne. (Summary: Structure of the bird community at a Beaver pond.). – *Ornis Fennica* 55: 32–35.
- Tyurnin, B. N. 1984: Factors determining numbers of the river beavers (*Castor fiber*) in the European North. – *Soviet Journal of Ecology* 14: 337–344 (käännetty: *Ekologiya* 6: 43–51).
- Tumilson, R., Karnes, M. & King, A. W. 1982: The river otter in Arkansas. II. Indications of a beaver-facilitated commensal relationship. – *Arkansas Academic of Science Proceedings Vol. XXXVI*: 73–75.
- 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.

Hyväksytyt/ Accepted 7.7.2006.

Petri Nummi & Saara Kattainen
Helsingin yliopisto, soveltavan biologian laitos
Department of Applied Biology
P.O. Box 27
FI-00014 University of Helsinki, Finland
petri.nummi@helsinki.fi