

HELSINGIN YLIOPISTO
MAATALOUS-METSÄTIETEELLINEN TIEDEKUNTA
METSÄTIETEIDEN LAITOS

**MAJAVAFASILITAATION VAIKUTUS TAVIIN: VERTAILU LAIKKU- JA
MAISEMATASOLLA**

Eeva-Maria Suontakanen
Maisterintutkielma
4/2016

Tiedekunta/Osasto Fakultet/Sektion – Faculty Maatalous-metsätieteellinen tiedekunta		Laitos/Institution – Department Metsätieteiden laitos	
Tekijä/Författare – Author Suontakanen, Eeva-Maria			
Työn nimi / Arbetets titel – Title Majavafasilitaation vaikutus taviin - vertailu laikku- ja maisematasolla			
Oppiaine /Läroämne – Subject Metsien ekologia ja käyttö			
Työn laji/Arbetets art – Level Maisterintutkielma		Aika/Datum – Month and year 04/2016	Sivumäärä/ Sidoantal – Number of pages 49 s.
Tiivistelmä/Referat – Abstract			
<p>Majavaa (<i>Castor</i> spp.) kutsutaan ekosysteemi-insinööriksi, avainlajiksi ja fasilitaattoriksi, sillä se on laji, joka toiminnallaan muokkaa elinympäristöään ja samalla vaikuttaa positiivisesti muihin ekosysteemin lajeihin. Majavan toiminnasta hyötyvät esimerkiksi sorsalinnut, joille patoaltaat tarjoavat ravintoa ja suojaa. Aikaisemmat tutkimukset ovat osoittaneet, että puolisukeltajasorsista erityisesti tavi (<i>Anas crecca</i>) hyötyy majavan toiminnasta. Tavit käyttävät ravintonaan majavallammilla runsaslukuisina esiintyviä vesiselkärangattomia, kuten vesikirppuja. Juuri ravinnonkäyttönsä ansiosta tavit pystyvät myös kolonisoimaan uusia elinympäristöjä nopeasti.</p> <p>Majavan vaikutusta taveihin on tutkittu aikaisemminkin Suomessa laikkutasolla eli tarkastelemalla yksittäisiä järviä ja lampia. Tämän tutkimuksen tavoitteena on selvittää majavafasilitaation vaikutusta taviin sekä laikku- että maisematasolla. Tutkimuksessa tarkastellaan kahta maisemaa - Evoa ja Nuuksiota - joissa kummassakin esiintyy taveja, mutta vain Evolla majavia. Tutkimuksessa selvitetään kasvattaako majava taviin pari- ja poikuetiheyttä sekä poikuetuottoa laikkutasolla vertaamalla muuttujia ennen majavatulvaa ja sen aikana sekä vertaamalla Evon majavallisten ja majavattomien järvien vuosittaisia tiheyksiä ja poikuetuottoa. Lisäksi tutkitaan kasvattaako majava taviin tiheyttä maisematasolla. Maisematason tutkimusta tehdään vertaamalla Evon ja Nuuksion pari- ja poikuetiheyksiä sekä poikuetuottoa. Lisäksi yleistetyllä lineaarisella sekamallin avulla selvitetään taviin pari- ja poikuemäärää maisematasolla selittäviä tekijöitä.</p> <p>Tulokset osoittivat, että poikuetiheys ja poikuetuotto olivat korkeammat majavatulvan aikana kuin ennen sitä eli majavan vaikutus oli niiden osalta laikkutasolla positiivinen. Paritiheyden kohdalla majavan vaikutus ei näkynyt tässä tutkimuksessa laikkutasolla. Evon majavallisten ja majavattomien järvien vertailussa saatiin selville, että poikuetiheys ja poikuetuotto erosivat merkittävästi siten, että majavajärvillä ne olivat korkeampia. Paritiheyden kohdalla sen sijaan ei havaittu merkittävää eroa majavajärvien ja majavattomien järvien välillä. Evon ja Nuuksion vertailussa todettiin paritiheyden ja poikuetiheyden eroavan alueiden välillä. Tiheydet olivat Evolla korkeampia, kun taas poikuetuotto paria kohden ei suuresti eronnut alueiden välillä. Mallinnus osoitti, että parimäärää selittävistä malleista sopivimmassa selittävänä tekijänä oli paikka ja poikuemäärää selittävissä tekijöissä paikka ja kevätulva. Toisaalta mallien valintaan liittyi pientä epävarmuutta, koska sopivimpien mallien Akaike-arvojen erot olivat suhteellisen pieniä.</p> <p>Tutkimuksen perusteella voidaan todeta, että majavafasilitaation vaikutus taviin näkyy sekä laikkutasolla että maisematasolla. Majavan vaikutus on positiivinen erityisesti poikueiden kannalta, kuten aikaisemmatkin tutkimukset ovat osoittaneet. Koska majava vaikuttaa taviin positiivisesti sekä laikku- että maisematasolla, voidaan pohtia voisiko majavaa hyödyntää ennallistamistarkoituksissa alueilla, joissa ne voisivat kasvattaa sorsatiheyksiä.</p>			
Avainsanat – Nyckelord – Keywords fasilitaatio, laikkutaso, maisemataso, majava, tavi			
Säilytyspaikka – Förvaringställe – Where deposited			
Muita tietoja – Övriga uppgifter – Additional information			
Ohjaajat: yliopistonlehtori Petri Nummi ja tutkijatohtori Sari Holopainen			

Tiedekunta/Osasto Fakultet/Sektion – Faculty Faculty of Agriculture and Forestry		Laitos/Institution– Department Department of Forest Sciences	
Tekijä/Författare – Author Suontakanen, Eeva-Maria			
Työn nimi / Arbetets titel – Title The effect of the beaver to the teal - comparison between landscape scale and patch scale			
Oppiaine /Läroämne – Subject Forest Ecology and Management			
Työn laji/Arbetets art – Level Master's thesis	Aika/Datum – Month and year 04/2016	Sivumäärä/ Sidoantal – Number of pages 49 p.	
Tiivistelmä/Referat – Abstract			
<p>Beavers (<i>Castor</i> spp.) are species which change the environment and by doing so maintain and create habitats which are important for many other species. That is why beavers are called as ecosystem engineers, key species and facilitators. Beaver creates a pond which offers shelter and food for example for the waterfowl. Previous studies have shown that especially the teal (<i>Anas crecca</i>) benefits from the beaver. Invertebrates, such as water fleas, are numerous in beaver ponds and the teal uses them as nutrition. Because of their feeding habits teals are also able to colonise new habitats, like beaver ponds, quickly.</p> <p>The aim of the thesis was to study the effect of the beaver to the teal on patch and landscape scale. Two landscapes - Evo and Nuuksio - were used in this study. Evo represents a landscape with beaver and Nuuksio without beaver. The pair and brood densities and brood production were compared on the patch scale before the beaver flood and during the beaver flood in order to find out whether the densities and brood production are higher during the flood. In addition, densities and brood production were compared in beaver occupied lakes and non-beaver lakes in Evo. In the landscape scale the annual pair and brood densities and brood production were compared between Evo and Nuuksio. Furthermore, the general linear mixed effect model was used to examine which variables explain the pair and brood numbers in the landscape scale.</p> <p>The results indicated that the brood density and brood production were higher during the beaver flood than before which means that the effect of the beaver to the teal was positive on the patch scale. Instead there was no positive effect on the pair density. Comparison between the beaver and non-beaver lakes showed that brood density and brood production were also higher on the beaver lakes and again there was no effect on pair density. The results also indicated that the pair and brood densities were higher in Evo than in Nuuksio but the brood production did not differ statistically between the regions. The modelling showed that the model which included location as an explanatory variable explained the pair numbers well and the model with location and spring flood as explanatory variables explained brood numbers well. However, there was some uncertainty considering the selection of the most suitable model due to the relatively small differences between the AIC values.</p> <p>As a conclusion it could be said that the facilitative effect of beaver appears both on patch and landscape scale. The beaver effect was especially important for the teal broods which has been noticed also in previous studies. As the beaver effect seems to be important on both scales one might consider whether the ecosystem engineering by beaver should be used in restoration purposes on those areas where the waterfowl density is low.</p>			
Avainsanat – Nyckelord – Keywords beaver, facilitation, landscape scale, patch scale, teal			
Säilytyspaikka – Förvaringställe – Where deposited			
Muita tietoja – Övriga uppgifter – Additional information Supervisors: University lecturer Petri Nummi and Postdoctoral researcher Sari Holopainen			

Sisällys

1 Johdanto	3
1.1 Tutkimuksen tausta	3
1.2 Tavoitteet ja tutkimuskysymykset	3
2 Tutkimuksen teoreettinen viitekehys	6
2.1 Majavan rooli ekosysteemissä	6
2.2 Majavan toiminnan vaikutus ekosysteemissä	7
2.3 Majava ja sorsalinnut	9
2.4 Mittakaavan merkitys tutkimuksessa	11
3 Aineisto ja menetelmät	12
3.1 Tutkimusalueet ja aineiston hankinta.....	12
3.1.1 Tutkimusalueet.....	12
3.1.2 Lintulaskennat.....	13
3.1.3 Majava-aineisto.....	13
3.1.4 Kevättulva-aineisto	14
3.2 Aineiston käsittely ja tilastoanalyysit	15
3.2.1 Paritiheys.....	15
3.2.2 Poikuetiheys ja poikuetuotto	16
3.2.3 Laikkutason vertailu ennen majavatulvaa ja majavatulvan aikana	16
3.2.4 Majavattomien ja majavallisten järvien vertailu Evolla.....	17
3.2.5 Kahden maiseman vertailu - Evo ja Nuksio.....	17
3.2.6 Maisematason mallinnus.....	18
4 Tulokset	20
4.1 Vertailu ennen majavatulvaa ja majavatulvan aikana Evolla	20
4.1.1 Paritiheys.....	20
4.1.2 Poikuetiheys	21

4.1.3 Poikuetuotto	23
4.2 Evon majavallisten ja majavattomien järvien vertailu	24
4.2.1 Paritiheys.....	24
4.2.2 Poikuetiheys ja poikuetuotto	25
4.3 Evon ja Nuuksion vertailu	26
4.3.1 Paritiheyden vertailu	26
4.3.2 Poikuetiheyden ja poikuetuoton vertailu.....	26
4.3.3 Taviparien järvien käytön vertailu	28
4.4 Maisematason mallinnuksen tulokset	29
4.4.1 Parimäärää selittävät tekijät	29
4.4.2 Poikuemäärää selittävät tekijät.....	30
5 Tulosten tarkastelu	31
5.1 Majavan vaikutus laikkutasolla.....	31
5.1.1 Ennen-aikana tarkastelu	31
5.1.2 Majavallisten ja majavattomien järvien kokonaisvertailu.....	32
5.2 Majavan vaikutus maisematasolla	34
5.2.1 Vuosittainen vertailu Evon ja Nuuksion välillä	34
5.2.2 Pari- ja poikuemäärää selittävät mallit.....	36
6 Johtopäätökset.....	37
Kiitokset.....	40
Lähteet	41

1 Johdanto

1.1 Tutkimuksen tausta

Majavalla tiedetään olevan kokonaisvaltaisia positiivisia vaikutuksia ekosysteemeissä (mm. Wright ym. 2002, Bartel ym. 2010), ja majavan toiminta ekosysteemi-insinöörinä ja avainlajina tunnetaan melko hyvin (mm. Naiman ym. 1988). Majavan toiminta vaikuttaa sekä vesistöjen ominaisuuksiin (mm. Naiman ym. 1986) että muihin lajeihin (mm. Rosell ym. 2005). Monet lajit hyötyvät majavasta ja erityisesti vesiympäristössä eläville linnuille, kuten sorsille, majavan toimilla on merkitystä (mm. McKinstry ym. 2001). Koska majavan vaikutus muihin lajeihin on positiivinen, voidaan sitä kutsua fasilitaatioksi (Nummi ja Holopainen 2014). Lajien väliset vuorovaikutukset ovat kiinnostaneet tutkijoita aina, mutta monet tutkimukset ovat keskittyneet negatiivisiin vuorovaikutuksiin, kuten kilpailuun ja saalistukseen (Bruno ym. 2003). Sitten tutkimuksissa on alettu huomioida myös lajien välisiä positiivisia vuorovaikutuksia (esim. Jones ym. 1997, Stachowicz 2001).

Majavan vaikutusta sorsalintuihin on tutkittu aikaisemmin esimerkiksi Pohjois-Amerikassa ja Suomessa (esim. McKinstry ym. 2001, Nummi ja Pöysä 1997a). Suomessa tehdyissä tutkimuksissa on keskitytty erityisesti taviin (*Anas crecca*), sinisorsaan (*A. platyrhynchos*) ja haapanaan (*A. penelope*) (mm. Nummi ja Pöysä 1997, Nummi ja Holopainen 2014). Tässä tutkimuksessa tarkasteltavana lajina on tavi. Tavi on Suomessa pesivistä sorsalinnuista pienin ja pesii kaikkialla maassamme monenlaisissa elinympäristöissä (Purhonen ym. 1996). Tavit ovat elinympäristövaatimustensa suhteen melko vaatimattomia ja pesivät tavallisesti sekä meren, järvien ja pienten lampien rannoilla että jokien ja ojien varsilla. Ainoastaan ulkosaariston karuilla, puuttomilla saarilla ja tunturivesistöillä sitä tavataan harvoin (Purhonen ym. 1996). Majava hyödyttää erityisesti tavia muun muassa parantamalla sen ravintotilannetta (Nummi ja Hahtola 2008, Nummi ja Holopainen 2014).

1.2 Tavoitteet ja tutkimuskysymykset

Aikaisemmat tutkimukset ovat selvittäneet amerikanmajavan (*Castor canadensis*) vaikutusta laikkutasolla esimerkiksi Evolla, Kanta-Hämeessä. Tutkimukset ovat tavallisesti kohdistuneet useamman sorsalinnun tarkasteluun vain yhden lajin sijasta. Tämän tutkimuksen tarkoituksena on laajentaa tarkastelua maisematasolle

vertailemalla kahta maisemaa, joissa kummassakin esiintyy taveja, mutta vain toisessa majavia. Lisäksi tutkimuksessa pyritään selvittämään, onko kevättulva yksi niistä tekijöistä, jotka selittävät tavien pari- ja poikuemäärää maisematasolla. Kevättulvan vaikutusta on selvitetty aikaisemmin Evolla ja sillä on todettu olevan positiivinen vaikutus tavipoikueisiin (Holopainen ym. 2014).

Tutkimuksen tavoitteena on selvittää majavafasilitaation vaikutusta taviin laikku- ja maisematasolla. Tutkimuksessa laikulla tarkoitetaan yhtä järveä, lampea tai muuta vastaavaa. Maisema taasen koostuu näiden laikkujen joukosta. Tutkimuksessa tarkasteltavana on kaksi maisemaa: Evo ja Nuuksio, joista Evo edustaa maisemaa, jossa majava esiintyy. Taviin pari- ja poikuetiheyttä ja poikuetuottoa tutkitaan laikutasolla majavan muokkaamalla järvillä ja lammilla, missä muuttujia tarkastellaan ennen majavatulvaa ja majavatulvan aikana. Vertailun avulla on tarkoitus selvittää, kasvattaako majava taviin tiheyttä laikutasolla. Lisäksi Evon majavallisten ja majavattomien järvien vuosittaisia keskiarvoja vertaillaan pari- ja poikuetiheyden sekä poikuetuoton osalta.

Tutkimuksessa selvitetään myös, näkyykö majavan vaikutus taviin maisematasolla. Maisematason tutkimusta tehdään vertailemalla kahta maisemaa eli Evoa ja Nuuksiota. Tutkimuksessa selvitetään onko Evon ja Nuuksion vuosittaisissa pari- ja poikuetiheyksissä sekä poikueiden määrässä paria kohden eli poikuetuotossa eroja. Lisäksi tutkitaan, onko taviin pari- ja poikuetiheydessä sekä poikuetuotossa suurempia vuosien välisiä eroja Evolla kuin Nuuksiossa. Myös taviparien järvien käyttöä vertaillaan Evon ja Nuuksion välillä. Vertailujen lisäksi pyritään mallin avulla selvittämään tekijöitä, jotka selittävät taviin pari- ja poikuemääriä maisematasolla.

Tarkasteltavien tekijöiden pohjalta on muodostettu seuraavat tutkimuskysymykset ja niitä vastaavat aikaisempiin tutkimuksiin perustuvat hypoteesit:

1. Onko tavien paritiheys, poikuetiheys ja poikuetuotto suurempi majavatulvan aikana kuin sitä ennen?

Hypoteesi: Tavien paritiheys, poikuetiheys ja poikuetuotto ovat suurempia majavatulvan aikana.

2. Eroavatko Evon majavattomien järvien paritiheyden, poikuetiheyden ja poikuetuoton vuosittaiset keskiarvot Evon majavallisten järvien keskiarvoista?

Hypoteesi: Majavattomien ja majavallisten järvien vuosittaiset keskiarvot eroavat toisistaan siten, että ne ovat korkeampia majavallisilla järvillä.

3. Eroavatko vuosittaiset tavien pari- ja poikuetiheydet sekä poikuetuotto Evon ja Nuuksion välillä? Onko vuosien välisessä vaihtelussa eroa Evon ja Nuuksion välillä? Eroaako taviparien järvien käyttö Evon ja Nuuksion välillä?

Hypoteesit: Vuosittaiset tavien pari- ja poikuetiheydet sekä poikuetuotto eroavat Evon ja Nuuksion välillä siten, että ne ovat Evolla korkeampia. Nuuksion oletetaan olevan elinympäristönä vakaampi kuin Evon, minkä arvellaan näkyvän siinä, että vuosien välinen vaihtelu on vähäisempää ja taviparien järvien käyttö on vuodesta toiseen samankaltaisempaa Nuuksiossa.

4. Mitkä tekijät selittävät tavien pari- ja poikuemäärää maisematasolla? Kasvattaako majava tavien pari- ja poikuemäärää maisematasolla?

Hypoteesit: Tavien parimäärää selittävät paikka ja kevättulva, poikuemäärää parien määrä, paikka ja kevättulva. Majava kasvattaa tavien pari- ja poikuemäärää myös maisematasolla.

2 Tutkimuksen teoreettinen viitekehys

2.1 Majavan rooli ekosysteemissä

Ekosysteemi-insinöörit ovat eliöitä, jotka vaikuttavat käytettävissä olevien resurssien saatavuuteen suoraan tai epäsuorasti muuttamalla fyysisen ympäristön olosuhteita ja siten muokkaavat, ylläpitävät tai luovat elinympäristöjä (Jones ym. 1994). Jonesin ym. (1994) mukaan ekosysteemi-insinöörit voidaan jakaa autogeenisiin ja allogeenisiin insinööreihin sen mukaan, miten ne muokkaavat ympäristöä. Autogeeniset insinöörit muuttavat ympäristöä omien fyysisten rakenteidensa kautta, ja ovat näin ollen tavallisesti kasveja. Allogeeniset insinöörit sen sijaan muokkaavat ympäristöä muuttamalla elotonta tai elävää materiaalia fyysikaalisesta tilasta toiseen. Majava on tunnettu esimerkki ekosysteemi-insinööristä, joka toiminnallaan eli puita kaatamalla ja käyttämällä niitä padon rakentamiseen muokkaa ympäristöään (Jones ym. 1994). Majavat ovat siis allogeenisia insinöörejä, sillä ne muuttavat kaatamansa puut elävistä puista osaksi patorakennelmaa (Jones ym. 1994).

Majavaa voidaan kutsua myös avainlajiksi (Naiman ym. 1986, Nummi ja Kattainen 2006). Alun perin avainlajiksi määriteltiin laji, joka kuluttaa ja pitää kurissa sellaisia muita lajeja, jotka muutoin dominoisivat ekosysteemejä (Paine 1969). Sittenkin käsite on kuitenkin laajennettu koskemaan lajeja, joiden vaikutus eliöyhteisöön tai ekosysteemiin on suuri erityisesti suhteessa lajin runsauteen (Power ym. 1996). Näin ollen avainlajin määritelmässä on yhteneväisyyksiä ekosysteemi-insinöörin määritelmään. Voidaankin sanoa, että ekosysteemi-insinöörit ovat myös aina avainlajeja (Lawton ja Jones 1995).

Majavan toimintaa ekosysteemissä voidaan nimittää myös fasilitaatioksi ja majavaa pitää yhtenä esimerkkinä fasilitaattorista (mm. Nummi ja Holopainen 2014). Fasilitaatiolla tarkoitetaan sellaisia lajien välisiä vuorovaikutuksia, jotka hyödyttävät ainakin toista osapuolta eivätkä aiheuta harmia kummallekaan (Stachowicz 2001). Fasilitatiivisiin (positiivisiin) vuorovaikutuksiin kuuluvat esimerkiksi mutualismi ja kommensalismi (Stachowicz 2001). Fasilitaattoreiksi voidaan siis yleistäen kutsua sellaisia ympäristöään muokkaavia lajeja, jotka vaikuttavat muihin lajeihin positiivisesti (Bruno ja Bertness 2001).

Fasilitaation huomioiminen ekologisissa tutkimuksissa on yleistynyt vasta viime vuosina (Stachowicz 2001, Bruno ym. 2003). Fasilitaatiota voidaankin nykyisin pitää yhtä tärkeänä tekijänä kuin muita, perinteisesti tutkittuja, usein negatiivisia, lajien välisiä vuorovaikutuksia (Stachowicz 2001, Bruno ym. 2003). Fasilitaation huomioiminen auttaa ymmärtämään ekosysteemien rakennetta paremmin esimerkiksi tilanteissa, joissa ekosysteemeihin kohdistuu stressitekijöitä, tai tilanteissa, joissa uudet lajit ovat leviämässä niihin (Bruno ym. 2003). Brunon ym. (2003) mukaan fasilitaation huomioiminen voi muuttaa käsitystämme lajin ekologisen lokeron muodostumisesta. Fasilitaation seurauksena lajin toteutunut ekolokero voi olla suurempi kuin sen fundamentaalinen ekolokero eli se, jossa laji voisi elää olosuhteiden puolesta ilman häiriötekijöitä, kuten kilpailua (Bruno ym. 2003). Fasilitaation seurauksena fundamentaalista ekolokeroa rajoittavien tekijöiden, kuten saalistuksen, vaikutus pienenee ja näin ollen toteutunut ekolokero voi laajentua (Bruno ym. 2003).

2.2 Majavan toiminnan vaikutus ekosysteemissä

Majavan toiminnan on havaittu vaikuttavan sekä vesistöjen fysiokemiallisiin ominaisuuksiin että muihin lajeihin. Majava esimerkiksi muokkaa vesitaloutta, ylläpitää ja luo kosteikoita, muuttaa ravinteiden kiertoa, muokkaa vesistöjen rantavyöhykettä ja siten vaikuttaa eliöyhteisöjen rakenteeseen ja monimuotoisuuteen (Naiman ym. 1986, Rosell ym. 2005). Vaikutus näkyy ennen kaikkea padon rakentamisen ja veden nostamisen kautta, mutta myös laiduntamisella on merkitystä (Naiman ym. 1986, Nummi ja Kattainen 2010). Lajien välisten vuorovaikutusten kohdalla on oleellista huomata, että vuorovaikutukset ovat usein epäsymmetrisiä (Jones ym. 1994). Myös majavan toiminnan vaikutus ekosysteemeissä on epäsymmetristä, sillä majava vaikuttaa positiivisesti moniin muihin lajeihin, mutta muut lajit eivät vaikuta siihen (Jones ym. 1994). Näin ollen majavan kohdalla vuorovaikutusta voidaan pitää fasilitatiivis-kommensalistisena (+/0) (Stachowicz 2001).

Majavan toiminnalla on kokonaisvaltaisia positiivisia vaikutuksia ekosysteemeissä (mm. Wright ym. 2002, Bartel ym. 2010). Vaikutus muihin lajeihin perustuu sekä ympäristössä tapahtuneisiin rakenteellisiin muutoksiin että lisääntyneeseen ravintomäärään (Nummi ja Kattainen 2010). Sekä patoamisen että laiduntamisen

vaikutus näkyy majavalaikun kasveissa. Havupuut kuolevat tulvan seurauksena nopeammin kuin lehtipuut (Hyvönen ja Nummi 2008), ja usein padon hylkäämisen jälkeen käynnistyvän sukcession myötä lehtipuiden määrä kasvaa (Nummi ja Kuuluvainen 2013). Tulva johtaa ajan myötä kasvilajiston muuttumiseen siten, että lajit, jotka eivät siedä vettä, häviävät ja tilalle tulevat ranta- ja vesikasvit (Nummi ja Kuuluvainen 2013).

Kasvien lisäksi majava vaikuttaa myös vesiselkärangattomiin (mm. McDowell ja Naiman 1986, Nummi 1989), kaloihin (mm. Hägglund ja Sjöberg 1999, Collen ja Gibson 2001), sammakkoeläimiin (mm. Vehkaoja ja Nummi 2015) ja matelijoihin (mm. Metts ym. 2001). Ensimmäisenä tulvavuonna vapaasti uivat vesiselkärangattomat, erityisesti vesikirput (Cladocera), yleistyvät (Nummi 1989), mikä taasen vaikuttaa esimerkiksi kaloihin. Kaloihin kohdistuva vaikutus on moninainen, sillä se riippuu paljon siitä, millaisella alueella majavatulva on (mm. Collen ja Gibson 2001, Nummi ja Kattainen 2010). Yleisesti ottaen kalalajisto saattaa kuitenkin monipuolistua majava-altailla (Hägglund ja Sjöberg 1999). Myös sammakkoeläimet hyötyvät majavan toiminnan seurauksena tapahtuneista muutoksista niiden elinympäristössä. Vehkaojan ja Nummen (2015) mukaan kaikkia kolmea Suomessa esiintyvää sammakkolajia tavataan majavalammilla, ja lajirikkaus on kyseisillä alueilla suurempi kuin muilla lammilla. Erityisesti viitasammakoiden (*Rana arvalis*) todettiin hyötävän majava-alueista, sillä ne tarjoavat suojaisan elinympäristön (Vehkaoja ja Nummi 2015).

Majava vaikuttaa positiivisesti myös nisäkkäisiin (mm. Rosell ym. 2005, Nummi ym. 2011) ja lintuihin (mm. Edwards ja Otis 1999, Bromley ja Hood 2013). Nummen ym. (2011) tutkimuksessa havaittiin, että pohjanlepakot (*Eptesicus nilssonii*) ja vesisiipat (*Myotis daubentonii*) ruokailivat majava-altailla useammin kuin muilla alueen lammilla. Majavan vaikutus lintuihin näkyy erityisesti sorsalintujen kohdalla (mm. McKinstry ym. 2001). Esimerkiksi kanadanhanhen (*Branta canadensis*) on todettu käyttävän veden ympäröiviä majavan kekopesiä omana pesäpaikkanaan (Bromley ja Hood 2013). Sorsalintujen lisäksi myös monet muut linnut hyötyvät majavasta: tulva-alueille syntyvä lahopuu tarjoaa ravintoa ja pesimäpaikkoja esimerkiksi tikoille, ja avoimella alueella pystyyn kuolleet puut taasen tarjoavat monille petolinnuille hyviä tähytyspaikkoja (Grover ja Baldassarre 1995). Myös kahlaajat,

kuten metsäviklo (*Tringa ochropus*) viihtyvät majavatulvikoilla (Nummi ja Holopainen 2014).

2.3 Majava ja sorsalinnut

Sorsalintujen tiedetään hyötyvän majavan toiminnasta, sillä sen ansiosta elinympäristö muuttuu niille suotuisammaksi (Nummi ja Holopainen 2014). Muutoksia tapahtuu sekä elinympäristön rakenteessa että sen tarjoamassa ravinnossa. Majavatulvan ansiosta tulva-altaiden rantojen vesikasvillisuus rehevöityy (Suhonen ym. 2011), mikä vaikuttaa sorsalintuihin. Runsas vesikasvillisuus voi tarjota sorsille suojaa (Monda ja Ratti 1988), ja lisäksi sorsien on helpompi saada ravintoa vesikasvillisuuden seasta kuin avovedestä (Sjöberg ja Danell 1982, Nummi 1992). Vesikasvillisuuden rakenteella on merkitystä erityisesti sorsalintujen poikasille (Nummi 1989). Sorsalajien elinympäristövaatimukset kuitenkin eroavat jonkin verran toisistaan (Nummi ja Pöysä 1995). Esimerkiksi telkän (*Bucephala clangula*) kannalta vesirungon selkärangattomilla ja suurilla, kuoriutuvilla, hyönteisillä on merkitystä, kun taas sinisorsan kannalta myös elinympäristön rakenteella on merkitystä (Nummi ym. 2013a). Lisäksi sorsien elinympäristövaatimuksissa voi olla ajallista vaihtelua, ja esimerkiksi sinisorsan kohdalla parien ja poikueiden elinympäristönkäytön on todettu olevan erilaista (Sjöberg ym. 2000).

Majavan vaikutusta sorsalintuihin on tutkittu paljon esimerkiksi Suomessa ja Pohjois-Amerikassa (mm. McKinstry ym. 2001, Nummi ja Pöysä 1997a, Nummi ja Holopainen 2014). Majavien merkitys korostuu erityisesti sellaisilla alueilla, joilla vesilinnuille sopivat elinympäristöt ovat vähäisiä. Tällöin sorsalinnut voivat hyötyä jo pelkästään siitä, että niille suotuisien elinympäristöjen määrä lisääntyy (McKinstry ym. 2001). Yhdysvalloissa - Wyomingissa - tehdyssä tutkimuksessa havaittiin kosteikkojen määrän hehtaareissa mitattuna lähes kolminkertaistuneen majavien ansiosta (McKinstry ym. 2001). Kyseisellä alueella majavan patoamalla jokialueilla sorsalintuja tavattiin keskimäärin 7,5 sorsaa/km ja jokialueilla ilman majavaa vain 0,1 sorsaa/km (McKinstry ym. 2001). Majavien tulvaamat joet houkuttelivat ennen kaikkea amerikantaveja (*Anas carolinensis*), sinisorsia ja sinisiipitaveja (*A. discors*) (McKinstry ym. 2001).

Suomessa majavan vaikutusta sorsalintuihin on tutkittu esimerkiksi vertailemalla sorsien pari- ja poikuemäärää ennen majavatulvaa ja sen aikana. Nummi ja Pöysä

(1997a) tutkivat amerikanmajavan toiminnan vaikutusta sinisorsaan, taviin ja haapanaan vuosien 1988–1996 aikana Evolla, Kanta-Hämeessä ja Intsilässä, Etelä-Karjalassa. Tutkimuksessa vertailtiin sorsien lukumäärää ennen majavatulvaa ja majavatulvan aikana. Tulokset osoittivat, että 13 tulvatusta lammesta kymmenellä tavien parimäärä kasvoi. Sinisorsan ja haapanan kohdalla ei sen sijaan havaittu vastetta majavan toimintaan. Myöhemmin on kuitenkin havaittu, että myös sinisorsa ja haapana hyödyntävät majavatulvikoita elinalueinaan (Nummi ja Holopainen 2014).

Tutkimusten perusteella tavin tiedetään olevan laji, joka hyötyy huomattavasti majavan toiminnasta (Nummi ja Hahtola 2008, Nummi ja Holopainen 2014). Syy siihen, että tavit viihtyvät majavien tulvaamalla lammilla löytyy niiden käyttämästä ravinnosta. Majavatulvan seurauksena sekä vapaana uivat vesiselkärangattomat että pohjaeläimet yleistyvät (Nummi 1989). Tavin tiedetään käyttävän ravintonaan erityisesti vesikirppuja (Nummi 1993), jotka ovat ensimmäisiä majavalammilla runsastuvia vesiselkärangattomia. Tavit käyttävät ravintonaan myös vesisiroja (*Asellus aquaticus*) ja surviaissääskien toukkia (Nummi 1993), jotka molemmat yleistyvät majavalammilla erityisesti toisena tulvavuonna (Nummi 1989).

Majavan vaikutus näkyy tavin kohdalla sekä pareissa (mm. Nummi ja Pöysä 1997a) että poikueissa (mm. Nummi 1992). Esimerkiksi Nummen ja Holopaisen (2014) tutkimuksen mukaan tavien määrä Evolla vuosina 1988–2009 oli tutkituilla lammilla huomattavasti suurempi majavatulvan aikana kuin sitä ennen. Samalla alueella tehty tutkimus osoitti myös, että tavipoikueet menestyivät majavan tulvaamalla lammilla paremmin kuin tulvaamattomilla kontrollilammilla (Nummi ja Hahtola 2008).

Majavan vaikutus sorsalintuihin voidaan nähdä myös siinä, miten ne vaikuttavat populaatioiden vakauteen (Holopainen ym. 2014). Boreaalisen vyöhykkeen elinympäristöjä on tavallisesti pidetty suhteellisen vakaina (Shorohova ym. 2009) huolimatta siitä, että eri syistä johtuvat häiriöt (esim. tuli) ovat luontaisesti luoneet vaihtelua (Nummi ja Kuuluvainen 2013). Majavan tulvaamien lampien ja järvien määrän on todettu vaihtelevan vuosittain ja aiheuttavan maisematasolla elinympäristöjen vaihtelevuutta (Holopainen ym. 2014). Ravinnonkäyttönsä ansiosta juuri tavit pystyvät kolonisoimaan uusia elinympäristöjä nopeasti (Nummi ja Pöysä 1997a), ja näin ollen tavipopulaation koko voi vaihdella alueellisesti huomattavasti

(Suhonen ym. 2011). Tavi on sinisorsan jälkeen runsaslukuisin Suomessa pesivä sorsalintu (Purhonen ym. 1996). Alueilla, joissa sopivia elinympäristöjä syntyy vaihtelevasti, esimerkiksi majavan aikaansaamana, voi tavi kuitenkin olla runsaslukuisempi kuin sinisorsa (Nummi ja Pöysä 1997a). Toinen sorsalintujen kannalta merkittävä vaihtelua aiheuttava tekijä on kevättulva, joka synnyttää alueelle hyönteisravintoa tarjoavia lampia (Brooks 2005). Holopaisen ym. (2014) mukaan kevättulvan positiivinen vaikutus heijastuu tavien vuotuiseseen poikuetuottoon.

2.4 Mittakaavan merkitys tutkimuksessa

Positiivisten vuorovaikutusten huomioimisen lisäksi myös tutkimuksessa käytettävän mittakaavan merkitys on korostunut huomattavasti viime vuosikymmenten aikana (Schneider 2001). Mittakaavan merkityksen ymmärtäminen on keskeistä, koska sillä on vaikutuksensa siihen, mitä tutkimuksessa saadaan selville (Wiens 1989). Schneider (2001) nostaa esille kolme mittakaavaan liittyvää ongelmaa: 1. monet ekologiassa tutkittavat ilmiöt esiintyvät vuosikymmenten ja suurten ekosysteemien mittakaavassa, kun taas 2. monia muuttujia voidaan mitata suoraan vain pienillä alueilla ja verraten lyhyen aikaa. Lisäksi 3. mallit (pattern), jotka tulevat esiin pienen mittakaavan mittauksissa eivät välttämättä päde suuremmissa mittakaavassa tai toisin päin.

Mittakaavan vaikutuksesta tutkimuksen tuloksiin on olemassa havainnollistavia esimerkkejä. Esimerkiksi Yhdysvaltojen koillisosan lehtipuumetsäissä tehdyssä tutkimuksessa havaittiin, että pikkusieppareilla (*Empidonax minimus*) oli negatiivinen vaikutus loistokerttulin (*Setophaga ruticilla*) esiintymiseen neljän hehtaarin kokoisella reviirillä, mutta alueellisesti tarkasteltuna lajien huomattiin vaikuttavan toisiinsa positiivisesti (Sherry ja Holmes 1988). Myös tutkimuksessa majavan vaikutuksesta kosteikkojen ruohokasveihin todettiin samanlainen ilmiö. New Yorkin osavaltiossa tehdyssä tutkimuksessa saatiin selville, että laikkutasolla ruohokasvien lajirikkaudessa ei ollut eroja majavan muokkaamien ja metsäisten alueiden välillä (Wright ym. 2002). Koska majavan muokkaamat alueet kuitenkin erosivat metsäisistä alueista kasviyhteisön rakenteen suhteen, huomattiin majavan toiminnan vaikuttavan lajirikkauteen maisematasolla (Wright ym. 2002). Vain 17 % havaituista 125 lajista esiintyi sekä majava-alueilla että metsäalueilla. Näin ollen

lajirikkaus maisematasolla oli 1,33 kertaa suurempi kuin laikkutasolla (Wright ym. 2002).

Mittakaavan merkityksen huomioiminen on olennaista myös ekosysteemi-insinöörien toimintaa tarkastellessa. Jonesin ym. (1997) mukaan ekosysteemi-insinöörien toiminnalla on sekä positiivisia että negatiivisia vaikutuksia lajirikkauteen ja -runsauteen pienessä mittakaavassa, eli laikkutasolla, tarkasteltuna. Ei ole kuitenkaan olemassa mitään sääntöä sille, että lajirikkaus olisi muokatussa laikussa suurempi tai pienempi kuin muokkaamattomassa. Ekosysteemi-insinöörien toiminnan kokonaisvaikutukset ovat kuitenkin todennäköisemmin positiivisia kun niitä tarkastellaan laajemmassa mittakaavassa, niin ajan kuin tilan kannalta (Jones ym. 1997).

Majavan kohdalla on selvää, että sen toiminnasta hyötyvät monet lajit, mutta toisaalta padon rakentamisella on myös negatiivisia seurauksia (Jones ym. 1997). Tulvan alle jäävät kuivan maan kasvit kärsivät (Jones ym. 1997) ja esimerkiksi monet havupuut kuolevat (Hyvönen ja Nummi 2008). Lisäksi padon rakentaminen ylävirralle voi muuttaa alavirralle päätyvien resurssien määrää ja siten vaikuttaa epäsuotuisasti siellä eläviin lajeihin (Jones ym. 1997). Sen sijaan maisematasolla majavatulvan seurauksena syntyy uusia elinympäristöjä ja resurssien määrä kasvaa. Alueella, jossa majavatulvia esiintyy, maisema on pitkällä aikavälillä tarkasteltuna vaihtelevampi, sillä elinympäristöjä, resursseja ja lajeja on enemmän kuin sellaisella alueella, joita majava ei koskaan muokkaa (Jones ym. 1997).

3 Aineisto ja menetelmät

3.1 Tutkimusalueet ja aineiston hankinta

3.1.1 Tutkimusalueet

Tutkimuksessa käytetty aineisto on kerätty Evolta ja Nuuksiosta. Evon tutkimusalue sijaitsee Kanta-Hämeessä, Etelä-Suomessa (61°12'N, 25°07'E) ja se koostuu 51 järvestä ja lammesta. Nuuksion aineisto on kerätty Uudeltamaalta, Nuuksion kansallispuiston alueelta (60°19'N, 24°28'E) ja lähistöllä sijaitsevalta Vaakkoin ulkoilualueelta (60° 20'N, 24° 35'E). Nuuksiossa ja Vaakkoin ulkoilualueella tutkimuksessa mukana olleita järviä ja lampia on yhteensä 51.

Kummankin tutkimusalueen järvet ovat kooltaan suhteellisen pieniä ja sijaitsevat pääasiassa metsäisillä alueilla. Evolla on sekä niukkaravinteisia järviä, joiden rantojen vesikasvillisuus on harvaa, että reheviä järviä, joissa vesikasvillisuutta on enemmän (Nummi ym. 2013b). Nuuksion järvet sen sijaan ovat suurimmalta osin kirkasvetisiä, niukkaravinteisia järviä, joissa on vain vähän vesikasvillisuutta (Nummi ym. 2013b). Lisäksi monilla Nuuksion järvillä on kalliorantoja.

3.1.2 Lintulaskennat

Tutkimusta varten sain käyttöni tiedot kummankin alueen tavihavainnoista. Tietoja tavien pari- ja poikuemääristä on kerätty vuosina 1988–2014 Evolla ja vuosina 1994–2014 Nuuksiossa. Tavien parimäärän selvittämiseksi molemmilla alueilla on tehty yksi parilaskenta huhtikuun lopun ja toukokuun alun välisenä aikana. Vuosina 1994–2008 Evolla on tehty kesä-heinäkuun aikana viisi poikuelaskentaa ja vuosina 2009–2014 kaksi poikuelaskentaa. Nuuksiossa poikuelaskentoja on tehty koko ajanjakson aikana vuosittain kaksi kertaa: kerran kesäkuussa ja kerran heinäkuussa. Laskennoissa havaittujen poikasten ikäluokka on arvioitu Pirkolan ja Högmänderin (1974) ohjeiden mukaisesti. Ikäluokkaan I kuuluvat 1–12 vuorokauden ikäiset poikaset, ikäluokkaan II 13–29 vuorokauden ja ikäluokkaan III 30–35 vuorokauden ikäiset poikaset.

Evolla laskennat on vuosittain tehty sekä piste- että kiertolaskentana. Nuuksion laskennoissa on sovellettu kumpaakin laskentatapaa siten, että järvet on kuljettu osittain ympäri samalla laskien myös vastarannalla nähdyt havainnot. Piste- ja kiertolaskentaa käytetään nykyisin yleisesti vesilintujen kannanarvioinnissa. Pistelaskennassa laskenta-alueelta valitaan sopiva piste, esimerkiksi lintutorni, josta käsin linnut lasketaan (Koskimies ja Väisänen 1988). Kiertolaskennassa laskennan kohteena oleva vesialue kierretään joko jalkaisin tai veneellä ja lasketaan havaitut linnut (Koskimies ja Väisänen 1988).

3.1.3 Majava-aineisto

Evo oli yksi paikoista, joihin majavia siirrettiin ulkomailta alkuperäisen majavakannan tuhouduttua metsästyksen takia (Lahti ja Helminen 1974). Evolle tuotiin vuonna 1935 euroopamajavia (*Castor fiber*) Norjasta ja 1957 sinne siirrettiin amerikanmajavia Säämingistä, Itä-Suomesta, kun Sääminkiin Yhdysvalloista vuonna

1937 tuotu kanta oli alkanut vahvistua (Lahti ja Helminen 1974). Nykyään Evolla esiintyvät majavat ovat amerikanmajavia (Hyvönen ja Nummi 2008).

Majavan tulvaamista järvistä ja lammista on kerätty tietoa Evolta vuodesta 1976 lähtien. Aineistosta käy ilmi vuodet, joina majava on tulvannut järven tai lammen. Lisäksi osasta järviä oli saatavilla tarkempaa tietoa tulvan ajoittumisesta eli oliko kyseessä esimerkiksi kevättulva vai loppukesän tulva. Majavatulvan kesto vaihtelee: osalla järvistä tulva on ollut vain yhden vuoden ja osalla järvistä yli 15 vuotta yhtäjaksoisesti. Aineistosta käy myös ilmi, että majavat palaavat usein aiemmin tulvatulle alueelle uudelleen, mistä johtuen osalla järvistä majava on esiintynyt koko tutkimusjakson ajan, mutta ei yhtäjaksoisesti.

3.1.4 Kevättulva-aineisto

Kevättulvan suuruuden laskennassa tarvittavat tiedot selvitettiin ympäristöhallinnon ylläpitämästä OIVA-Ympäristö- ja paikkatietopalvelun Ympäristötiedon hallintajärjestelmä Hertasta. Koska Nuuksiosta tai lähialueilta ei ollut saatavilla vedenkorkeustietoja säännöstelemättömiltä järviltä, päädyttiin laskennassa käyttämään vedenkorkeuden sijasta virtaamaa. Nuuksion osalta virtaamatietona käytettiin Vantaanjoen Myllymäen mittauspisteen tietoja vuosilta 1994–2014. Evon osalta virtaamatietona käytettiin Vesijaon (61°23'N, 25°00'E) virtaamaa samoilta vuosilta. Laskennassa käytettiin jäänlähtöpäiviä koko ajanjakson ajalta Tuusulanjärveltä, Keski-Uudeltamaalta (60°25'N, 25°02'E) edustamaan Nuuksiota. Evon osalta jäänlähtöpäivätiedot vuosien 1994–2008 osalta oli saatu Rautjärveltä, Evolta (ks. Holopainen ym. 2014) ja vuosien 2009–2014 osalta käytettiin Hertta-tietokannasta selvitettyjä tietoja Päijänteestä (61°29'N, 25°26'E).

Kevättulvan laskemisessa sovellettiin Pohjois-Savon ympäristökeskuksen ohjeita (Keto ym. 2008). Maksimivirtaama kullekin vuodelle laskettiin kaavan 1 mukaan:

$$(1) HQ_{(Q_JLP-2 \text{ vk} \rightarrow Q_JLP+4 \text{ vk})},$$

jossa Q = virtaama, HQ = jakson suurin virtaama ja JLP = jäänlähtöpäivä

Vuosittaisten keskiarvojen laskemisessa käytettiin kaavaa 2 ja kevättulvaindeksin laskemisessa kaavaa 3. Kevättulvaindeksi laskettiin vuosien välisen vaihtelun tasaamiseksi ja tutkimusalueiden saamiseksi keskenään vertailukelpoisiksi.

$$(2) \bar{x} = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n HQ_i,$$

jossa \bar{x} = vuosittainen keskiarvo, $n = 21$ ja HQ_i = vuotuinen suurin virtaama

$$(3) k = \frac{HQ_i}{\bar{x}},$$

jossa k = suhdeluku, HQ_i = vuotuinen suurin virtaama ja \bar{x} = vuosittainen keskiarvo

3.2 Aineiston käsittely ja tilastoanalyysit

3.2.1 Paritiheys

Paritiheyden laskennassa käytettiin kummaltakin tutkimusalueelta yhden huhtitoukokuun aikana tehdyn parilaskennan tuloksia. Havaintoja tavien parimäärästä tulkittiin Luonnontieteellisen keskusmuseon laskentaohjeiden mukaisesti. Pesiväksi pariiksi tulkitaan muista yksilöistä erillään oleva pari, yksinäinen koiras ja koiraat 2–4 koiraan ryhmissä, pienet (2–4 koirasta) naarasta takaa ajavat koirasryhmät sekä yksinäiset naarat, mikäli niiden yhteismäärä on suurempi kuin koiraiden yhteismäärä (Koskimies ja Väisänen 1988).

Paritiheyden laskemiseen tarvittiin tietoa tutkimusalueiden järvien ja lampien rantaviivan pituudesta. Evon järvien rantaviivan pituudet oli määritelty jo aikaisemmin, joten ne sain tätä tutkimusta varten valmiina. Nuuksion osalta rantaviivatiedot saatiin valmiina muutamaa pientä lampea lukuun ottamatta OIVA-Ympäristö- ja paikkatietopalvelun Ympäristötiedon hallintajärjestelmä Hertasta. Puuttuvien lampien rantaviiva mitattiin samaisen palvelun Ympäristökarttapalvelu Karpalossa. Koska suurella osalla Nuuksion järvistä on sorsalintujen kannalta pesimäympäristöksi kelpaamatonta kalliorantaa, poistettiin kalliorannan osuus kokonaisrantaviivasta. Kalliorantojen pituudet mitattiin Ympäristökarttapalvelu Karpalossa.

3.2.2 Poikuetiheys ja poikuetuotto

Poikuelaskennoissa poikueeksi on tulkittu nähtyjien poikueiden ja poikasten lisäksi myös varoittelevat/hätäilevät naaraat. Nähdystä poikueista on laskettu poikasten määrä ja arvioitu, mihin ikäluokkaan ne kuuluvat. Ikäluokka on arvioitu myös ilman naarasta havaituilta poikasilta.

Poikuetiheyden laskennassa hyödynnettiin aiemmin selvitettyjä (ks. luku 3.2.2) rantaviivatietoja. Poikuetiheys laskettiin kummallakin tutkimusalueella laskentakertaa kohden, jotta eri alueiden laskentakertojen määrällä ei olisi vaikutusta tulokseen. Poikuetuoton selvittämiseksi aineistosta laskettiin poikueiden määrä paria kohden kullekin järvelle, ja myös tässä huomioitiin laskentakertojen määrä. Poikueiden eri ikäluokkia ei huomioitu, mutta aineistossa olleita havaintoja juveniileista ei otettu mukaan. Näin ollen ainoastaan ikäluokkiin I-III luokitellut havainnot otettiin huomioon, mutta ikäluokkia ei laskennassa eroteltu toisistaan.

3.2.3 Laikkutason vertailu ennen majavatulvaa ja majavatulvan aikana

Laikkutason tarkastelussa selvitettiin kasvattaako majava tavien pari- ja poikuetiheyttä sekä poikuetuottoa. Tarkastelu tehtiin vertailemalla muuttujia ennen majavatulvaa ja majavatulvan aikana. Vertailuun otettavat järvet valittiin siten, että pyrittiin käyttämään tarkastelujakson ajalta ensimmäisiä majavatulvavuosia. Mikäli se ei ollut mahdollista, valittiin sellaiset tulvavuodet, joita ennen oli ollut vähintään kaksi tulvatonta vuotta. Vertailussa pyrittiin käyttämään kahta ”ennen” vuotta ja kahta ”aikana” vuotta. Mikäli majavatulva oli ollut alueella vain vuoden, käytettiin vertailussa yhden vuoden tiheyttä.

Paritiheyden vertailuun otettiin 19 järveä, joista viidellä vertailussa pystyttiin käyttämään kahden ”ennen” vuoden ja kahden ”aikana” vuoden keskiarvoa. Poikuetiheyttä vertailtiin 18 järvellä, joista viidellä vertailu tehtiin kahta vuotta kohden, samoin kuin paritiheyden kohdalla. Poikuetuottoa vertailtiin 12 järvellä. Kullekin järvelle valittiin kaikissa tarkasteluissa kontrollijärvet siten, että ne edustivat elinympäristögradientin perusteella läheisintä järveä. Elinympäristögradientissa on huomioitu muun muassa rannan kasvillisuustyyppi, kasvillisuuden määrä, rannan syvyys ja järven koko (Suhonen ym. 2011). Vertailuissa käytettiin Wilcoxonin merkittyjen sijalukujen testiä, joka on parittaisen *t*-testin ei-parametrinen versio (Ranta ym. 2012). Wilcoxonin merkittyjen sijalukujen

testiä käytettäessä populaation ei tarvitse olla normaalisti jakautunut (Ranta ym. 2012). Tarkastelu suoritettiin IBM SPSS Statistics 21 -ohjelmiston avulla (IBM Corp. 2012).

3.2.4 Majavattomien ja majavallisten järvien vertailu Evolla

Tutkimuksessa selvitettiin lisäksi, eroavatko tavien pari- ja poikuetiheydet ja poikuetuotto Evon majavattomilla ja majavallisilla järvillä. Tarkasteluun otettiin sellaiset järvet, joista oli saatavilla tietoa majavien aiheuttamista tulvista tutkimusajanjakson ajalta. Tarkastelusta jätettiin pois majavan asuttamat, mutta tulvattomat järvet. Vertailuun otettiin 18 järveä, joissa majavatulvaa ei ole ollut vuosina 1988–2014 ja 24 tulvattua järveä. Vertailussa käytettiin majavallisten järvien osalta niitä vuosia, joina majavatulva oli ollut ja majavattomien järvien osalta kaikkia vuosia. Kullekin järvelle laskettiin vuosittainen keskiarvo paritiheydelle, poikuetiheydelle ja poikueiden määrälle paria kohden. Poikuetiheyden kohdalla huomioitiin vuodet 1988–2014, muiden tunnuslukujen kohdalla vuotta 1988 ei huomioitu parilaskentatietojen puuttumisen vuoksi. Vertailu suoritettiin IBM SPSS Statistics 21 -ohjelmiston (IBM Corp. 2012) avulla käyttäen toisistaan riippumattomien otosten vertailuun soveltuvaa Mann-Whitneyn U-testiä (Ranta ym. 2012). Mann-Whitneyn U-testi on jakaumasta riippumaton testi, joten se soveltuu myös normaalijakaumasta poikkeavien otosten tarkasteluun (Ranta ym. 2012).

3.2.5 Kahden maiseman vertailu - Evo ja Nuuksio

Evon ja Nuuksion vuosittaisia pari- ja poikuetiheyksiä sekä poikuetuottoa vertailtiin vuosien 1994–2014 osalta. Vuosittaisia pari- ja poikuetiheyksiä varten kaikki alueen parihavainnot ja poikuehavainnot laskettiin yhteen, jonka jälkeen määrät muutettiin tiheyksiksi. Eri alueiden laskentakertojen vaikutus otettiin huomioon. Vertailussa käytettiin riippumattomien otosten Mann-Whitneyn U-testiä, sillä havainnot eivät olleet normaalisti jakautuneita. Vertailu suoritettiin IBM SPSS Statistics 21 -ohjelmistolla (IBM Corp. 2012). Tutkimusalueiden erojen lisäksi haluttiin selvittää, eroaako vuosien välinen vaihtelu Evolla ja Nuuksiossa. Vaihtelua selvitettiin testaamalla varianssien homogeenisuutta Fligner-Killeenin testillä. Fligner-Killeenin testi valittiin, koska se toimii hyvin myös normaalista poikkeavilla jakaumilla (Conover ym. 1981), toisin kuin esimerkiksi perinteisempi Bartlettin testi (Ranta ym. 2012). Fligner-Killeenin testistä käytettiin Conoverin ym. (1981) muokkaamaa

versiota, jossa sijaluvun (rank) laskeminen suoritetaan pelkän arvon sijaan mediaanin avulla. Testi suoritettiin R 2.3.2 -ohjelmistolla (R Core Team 2015). Lisäksi taviparien järvien käyttöä vertailtiin Evolla ja Nuuksiossa Sörensenin indeksin (Sörensen's quotient of similarity) avulla. Analyysin avulla saatiin vuosittaiselle järvien käytön samankaltaisuudelle indeksi-arvot, jotka vaihtelevat nollan ja yhden välissä. Järvien käytön samankaltaisuus kasvaa arvon lähestyessä yhtä. Saatuja indeksi-arvoja verrattiin parittaisen *t*-testin avulla, joka suoritettiin IBM SPSS Statistics 21 -ohjelmistolla (IBM Corp. 2012).

3.2.6 Maisematason mallinnus

Osana maisematason tarkastelua selvitettiin, mitkä tekijät selittävät tavien pari- ja poikuumääriä. Mallinnuksessa käytettiin R-ohjelmiston (versio 2.3.2) lme4-paketin glmer-funktiota (Bates ym. 2015). Glmer sovittaa aineistoon yleistetyn lineaarisen sekamallin, joka sisältää sekä kiinteät (fixed) että satunnaiset (random) vaikutukset (Bates ym. 2015). Glmer-funktiolle määritettiin Poissonin jakauma, jossa kanoninen linkkifunktio on logistinen.

Ennen varsinaisen mallin tekemistä aineistoa tarkasteltiin Zuur ym. (2009) ohjeiden mukaan. Tarkastelussa selvitettiin muuttujien jakauma ja muuttujien välinen korrelaatio sekä etsittiin poikkeavia havaintoja. Tarkastelussa havaittiin, että poikuumäärässä on yksi poikkeava havainto. Poikkeavan havainnon vaikutus pyrittiin poistamaan lisäämällä poikuumäärää selittävään malliin 0-1 muotoinen tekomuuttuja (dummy variable).

Kummankin selitettävän tekijän kohdalla selittäjiksi valittiin sellaisia tekijöitä, joilla arveltiin olevan vaikutusta selitettävään tekijään. Vuosi oli malleissa mukana satunnaismuuttujana. Parimäärää selittäviksi tekijöiksi valittiin eri malleihin paikka ja kevättulvan suuruus (Taulukko 1). Poikuumäärää selittäviksi tekijöiksi eri malleihin valittiin paikka, kevättulvan suuruus ja parimäärä (Taulukko 2). Lisäksi ylimääräinen tekomuuttuja oli mukana jokaisessa poikuumäärää selittävässä mallissa. Vuosi ja paikka määriteltiin kaikissa malleissa faktoreiksi. Paikan selittävänä tekijänä katsottiin sisältävän majavan vaikutuksen.

Taulukko 1. Mallit tavien parimäärän selittämiseksi.

Malli	Selitettävä tekijä	Selittävä tekijä	Satunnaismuuttuja
1	Parimäärä		Vuosi
2	Parimäärä	Paikka	Vuosi
3	Parimäärä	Paikka+Kevättulva	Vuosi

Taulukko 2. Mallit tavien poikuemäärän selittämiseksi. ”Muuttuja” on malliin lisätty tekumuuttuja.

Malli	Selitettävä tekijä	Selittävä tekijä	Satunnaismuuttuja
1	Poikuemäärä	Muuttuja	Vuosi
2	Poikuemäärä	Muuttuja+Paikka	Vuosi
3	Poikuemäärä	Muuttuja+Paikka+Kevättulva	Vuosi
4	Poikuemäärä	Muuttuja+Paikka+Kevättulva+Parit	Vuosi

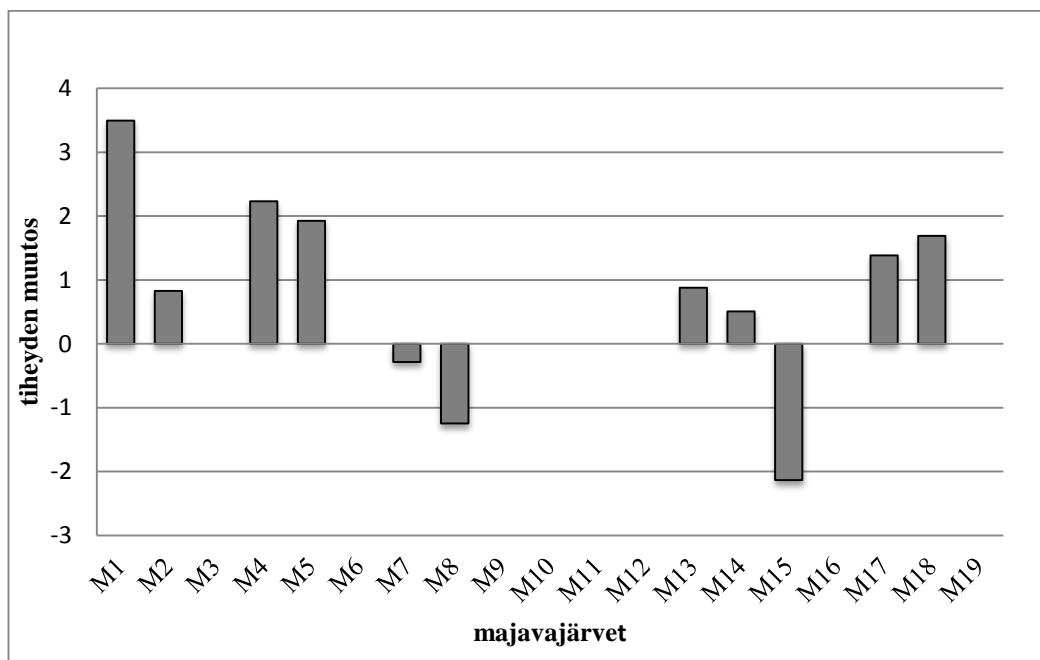
Sopivimman selittävän mallin valinnassa käytettiin Akaiken informaatio kriteeriä (AIC) sekä sen avulla laskettuja AIC arvojen eroa (ΔAIC), mallin todennäköisyyttä arvioivaa Akaike painoa (Akaike weights), kumulatiivista painoa ja todistesuhdetta (Evidence ratio) (Burnham ja Anderson 2002).

4 Tulokset

4.1 Vertailu ennen majavatulvaa ja majavatulvan aikana Evolla

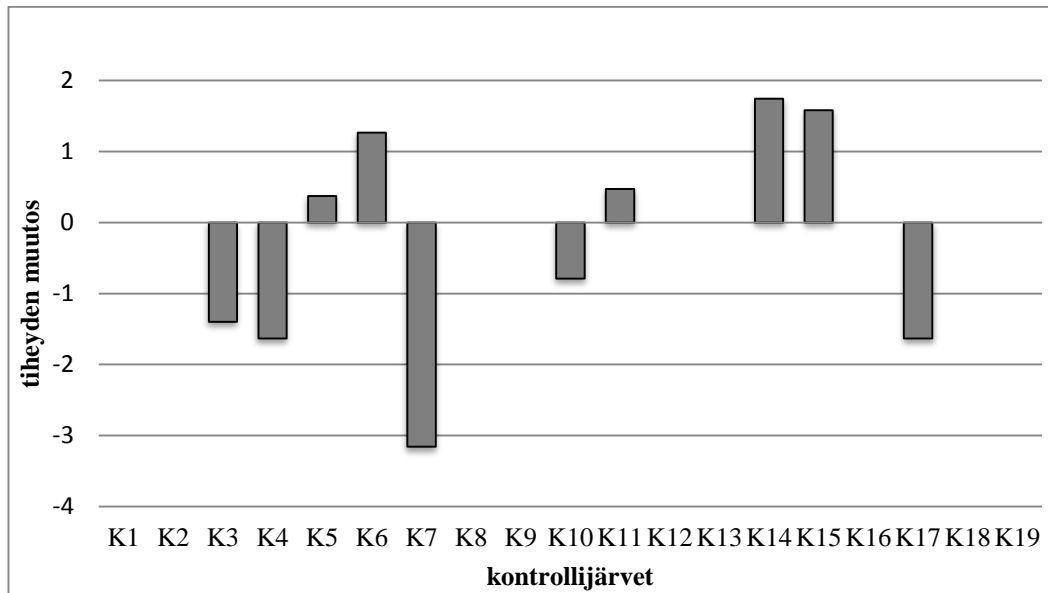
4.1.1 Paritiheys

Tavien paritiheys nousi majavatulvan aikana kahdeksalla järvellä testatuista 19 järvestä (Kuva 1). Kolmella järvellä paritiheys laski ja kahdeksalla järvellä tiheydessä ei tapahtunut muutosta. Näistä kahdeksasta järvestä, joissa muutosta ei tapahtunut, seitsemällä ei havaittu lainkaan taveja ennen majavatulvaa eikä sen aikana. Paritiheyden osalta majavatulvan vaikutus ei ollut tilastollisesti merkitsevä ($Z = -1,6$; $p = 0,110$).



Kuva 1. Tavien paritiheyden muutos majavan tulvaamalla järvillä. Paritiheyden muutos on paritiheys majavatulvan aikana miinus paritiheys ennen majavatulvaa. Positiivinen erotus ilmaisee paritiheyden kasvua, negatiivinen erotus paritiheyden laskua. Järvillä M3, M6, M9, M10, M11, M12 ja M16 ei havaittu lainkaan tavipareja.

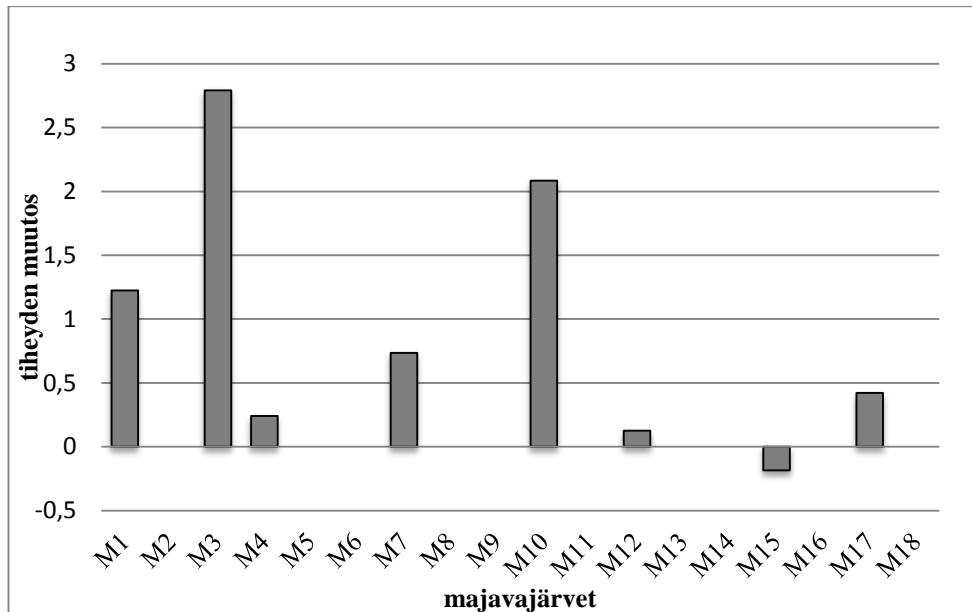
Kontrollijärvillä ei havaittu merkitsevää muutosta paritiheydessä ($Z = -0,56$; $p = 0,575$). Paritiheys laski viidellä järvellä, nousi viidellä järvellä ja yhdeksällä järvellä ei tapahtunut muutosta (Kuva 2). Seitsemällä järvellä ei havaittu lainkaan tavipareja tarkasteltuina ajanjaksoina.



Kuva 2. Tavien paritiheyden muutos kontrollijärvillä. Muutos on laskettu samoilta vuosilta kuin majavatulvajärvien vertailu. Järvillä K2, K8, K9, K12, K13, K18 ja K19 ei havaittu lainkaan tavipareja.

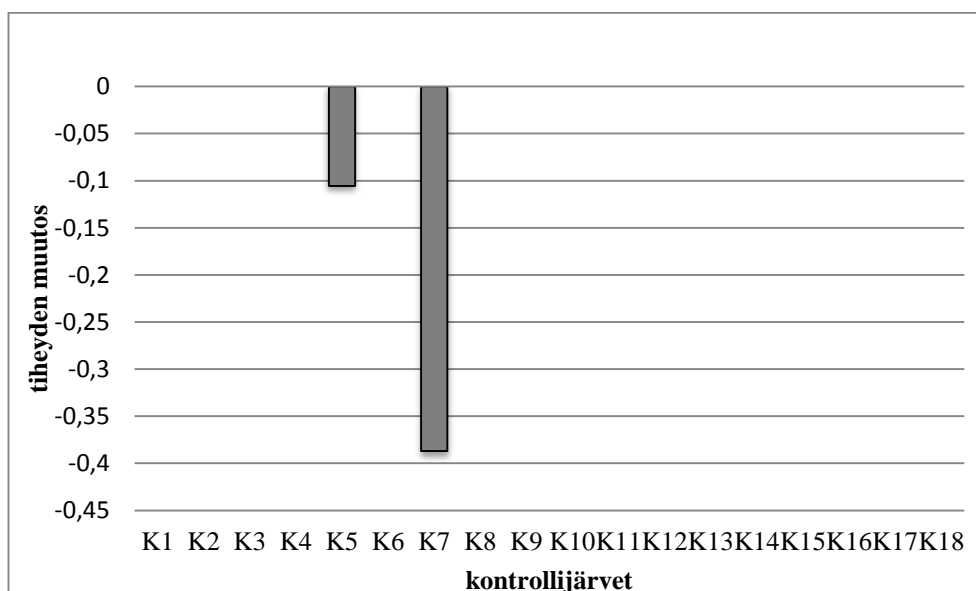
4.1.2 Poikuetiheys

Tavien poikuetiheys nousi majavatulvan aikana seitsemällä järvellä 18 testatusta järvestä (Kuva 3). Poikuetiheys laski yhdellä järvellä ja kymmenellä järvellä ei tapahtunut muutosta. Vertailussa mukana olleista järvistä yhdeksällä ei havaittu lainkaan poikueita tarkasteltuina vuosina. Majavan vaikutus poikuetiheyden kasvuun oli tilastollisesti merkitsevä ($Z = -2,24$; $p = 0,025$).



Kuva 3. Tavien poikuetiheyden muutos majavan tulvaamalla järvillä. Muutos on poikuetiheys majavatulvan aikana miinus poikuetiheys ennen majavatulvaa. Positiivinen erotus ilmaisee poikuetiheyden kasvua, negatiivinen poikuetiheyden laskua. Järvillä M2, M5, M6, M8, M9, M11, M13, M14 ja M16 ei havaittu lainkaan tavipoikueita.

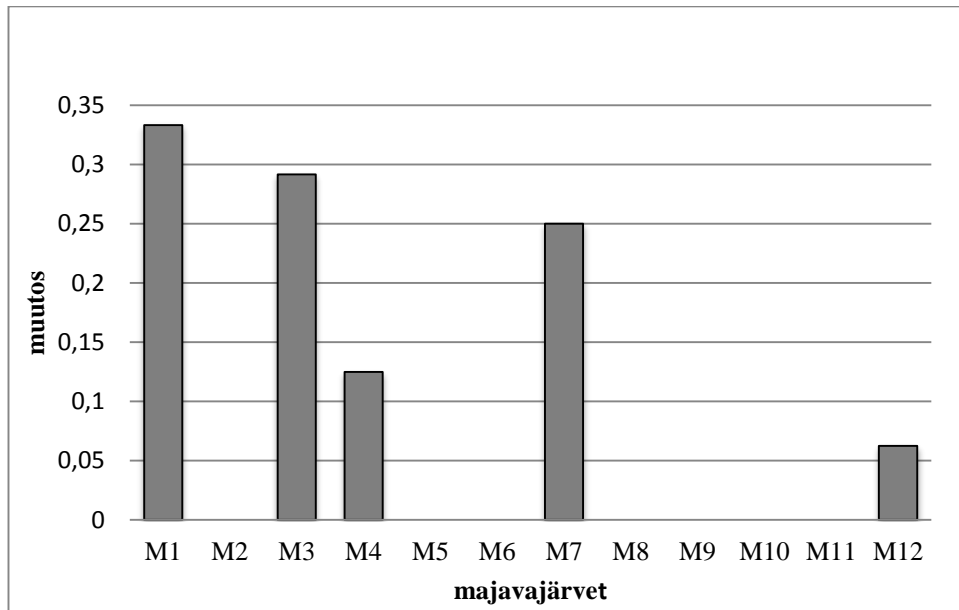
Kontrollijärvillä ei havaittu merkitsevää muutosta poikuetiheydessä ($Z = -1,342$; $p = 0,180$). Suurimmalla osalla kontrollijärvistä ei havaittu tarkasteltavina vuosina lainkaan poikueita, vain kahdella järvellä tehtiin havaintoja poikueista (Kuva 4).



Kuva 4. Tavien poikuetiheyden muutos kontrollijärvillä. Muutos laskettu samoilta vuosilta kuin majavatulvajärvien vertailu. Vain järvillä K5 ja K7 havaittiin poikueita.

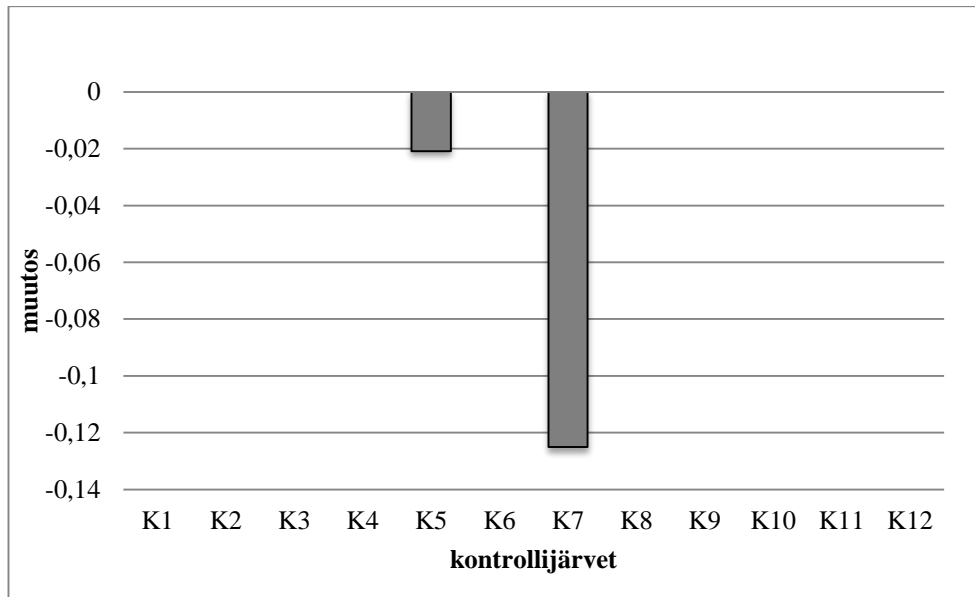
4.1.3 Poikuetuotto

Poikuetuotto nousi majavatulvan aikana viidellä tarkastelluista 12 järvestä (Kuva 5). Lopuilla seitsemällä järvellä ei tapahtunut muutosta, sillä kyseisillä järvillä ei tavattu tarkasteluvuosina lainkaan poikueita. Majavatulvan vaikutus tavin poikuetuottoon oli tilastollisesti merkitsevä ($Z = -2,023$; $p = 0,043$).



Kuva 5. Muutos poikuetuotossa majavan tulvaamalla järvillä. Muutos on poikueiden määrä paria kohden majavatulvan aikana miinus poikueiden määrä paria kohden ennen majavatulvaa. Järvillä M2, M5, M6, M8, M9, M10 ja M11 ei havaittu poikueita.

Kontrollijärvillä ei havaittu tilastollisesti merkittävää muutosta poikueiden määrässä paria kohden tarkasteltuina vuosina ($Z = -1,342$; $p = 0,180$). Vain kahdella kontrollijärvistä havaittiin poikueita (Kuva 6).



Kuva 6. Muutos poikuetuotossa kontrollijärvillä. Muutos laskettu samoilta vuosilta kuin majavatulvajärvien vertailu. Vain järvillä K5 ja K7 havaittiin poikueita.

4.2 Evon majavallisten ja majavattomien järvien vertailu

4.2.1 Paritiheys

Evon majavallisten ja majavattomien järvien vuosittaisissa keskiarvoissa ei havaittu tilastollisesti merkitsevää eroa tavin paritiheyden kohdalla ($Z = -1,707$; $p = 0,088$). Majavallisten järvien paritiheyden keskiarvo oli kuitenkin suurempi kuin majavattomilla järvillä, mikä näkyy myös kaikkien tarkastelussa olleiden järvien vuosittaisesta keskiarvosta lasketussa keskiarvossa (Taulukko 3). Tarkastelussa olleista 24 majavallisesta järvestä kahdella ei havaittu lainkaan taveja vuosien 1989–2014 aikana. Kaikilla 18 majavattomalla järvellä sen sijaan havaittiin taveja vähintään yhtenä vuonna tarkastelujakson aikana.

Taulukko 3. Vertailu Evon majavallisten ja majavattomien järvien paritiheyden, poikuetiheyden ja poikuetuoton välillä. Tiheydet on laskettu rantaviivakilometriä ja laskentakertoja kohden. Taulukossa esitetyt luvut ovat keskiarvoja kaikilta tarkastelluilta järvilta.

	majavalliset järvet (N=24)	majavattomat järvet (N=18)
paritiheys		
keskiarvo	0,95	0,30
keskihajonta	1,05	0,22
vaihteluväli	0,00–3,88	0,06–0,79
poikuetiheys		
keskiarvo	0,27	0,03
keskihajonta	0,35	0,05
vaihteluväli	0,00–1,36	0,00–0,16
poikuetuotto		
keskiarvo	0,08	0,01
keskihajonta	0,09	0,02
vaihteluväli	0,00–0,27	0,00–0,08

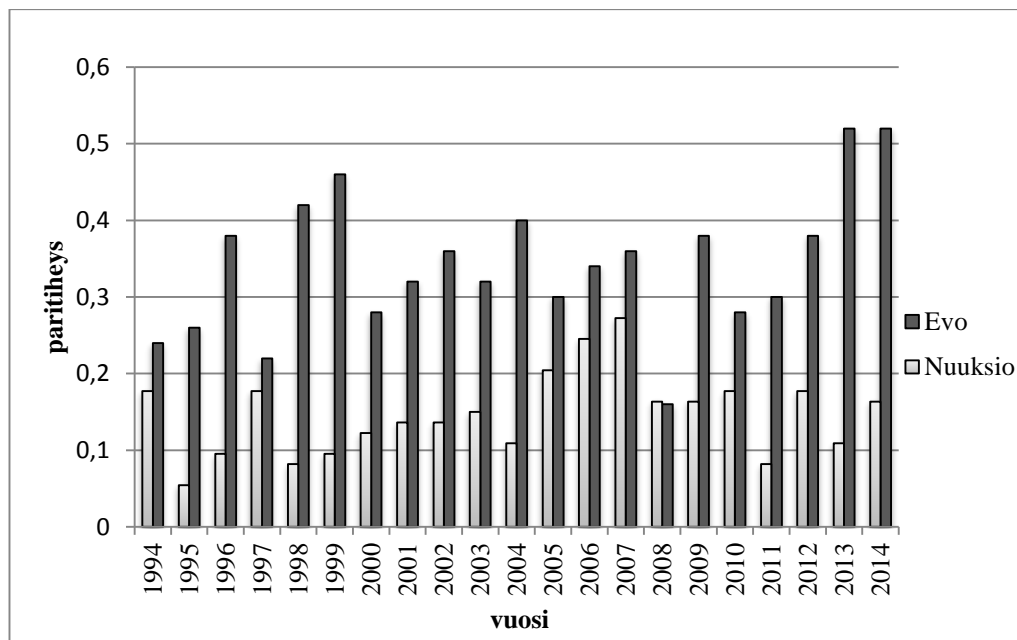
4.2.2 Poikuetiheys ja poikuetuotto

Poikuetiheyden kohdalla havaittiin tilastollisesti merkitsevä ero majavallisten järvien ja majavattomien järvien vuosittaisten keskiarvojen välillä ($Z = -2,188$; $p = 0,029$; (Taulukko 3). Myös ero majavajärvien ja majavattomien järvien vuosittaisessa keskiarvossa poikuetuoton kohdalla oli tilastollisesti merkitsevä ($Z = -2,322$; $p = 0,020$). Tarkastelluista 24 majavajärvestä yhdeksällä ei havaittu poikueita majavatulvavuosina. Majavattomista järivistä vain kahdeksalla havaittiin poikueita tarkastelujakson aikana, loppuilla kymmenellä järvellä ei havaittu poikueita kertaakaan.

4.3 Evon ja Nuuksion vertailu

4.3.1 Paritiheyden vertailu

Evon ja Nuuksion välillä havaittiin tilastollisesti merkitsevä ero tavien paritiheydessä ($Z = -5,175$; $p < 0,001$). Tavien paritiheys oli Evolla yleensä suurempi kuin Nuuksiossa (Kuva 7). Vuosilta 1994–2014 laskettu paritiheyden keskiarvo oli Evolla 0,34 paria/km ja Nuuksiossa 0,15 paria/km. Vuosien välisessä vaihtelussa Evon ja Nuuksion välillä ei sen sijaan havaittu tilastollisesti merkitsevää eroa koskien paritiheyttä ($\chi^2 = 3,310$; $p = 0,069$).

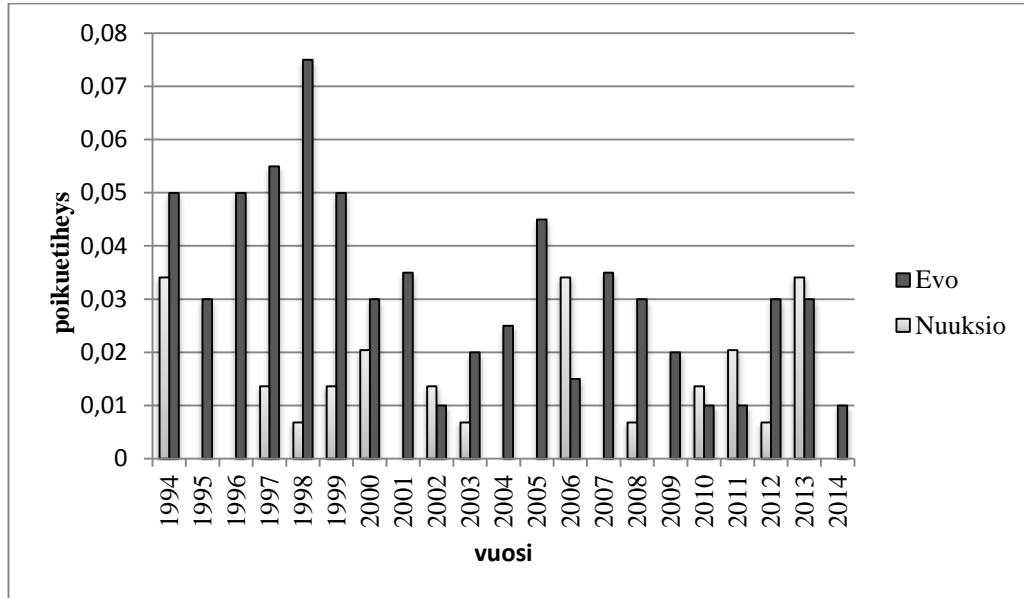


Kuva 7. Tavien paritiheys vuosina 1994–2014 Evolla ja Nuuksiossa.

4.3.2 Poikuetiheyden ja poikuetuoton vertailu

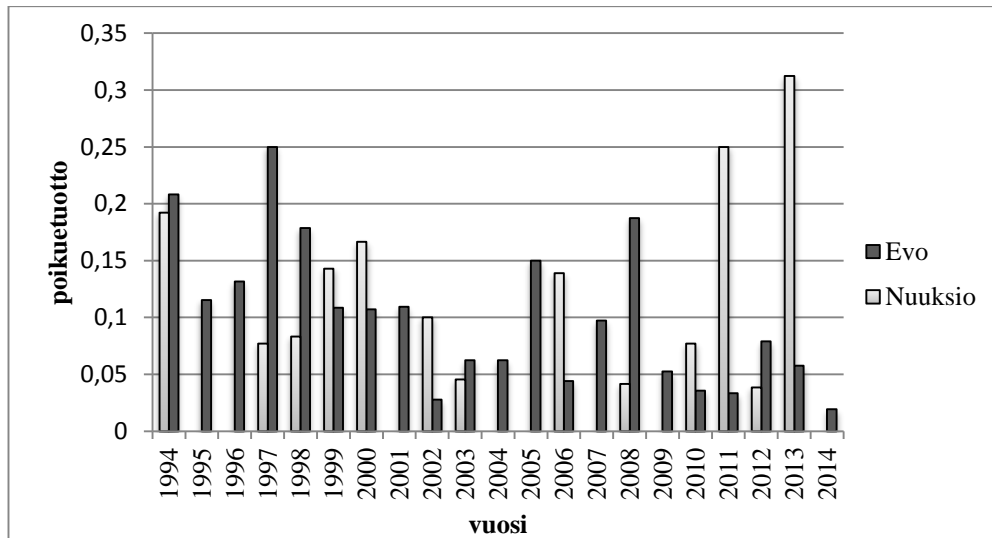
Tilastollisesti merkitsevä ero havaittiin myös tavien poikuetiheydessä ($Z = -3,834$; $p < 0,001$) Evon ja Nuuksion välillä: poikuetiheys oli yleensä korkeampi Evolla kuin Nuuksiossa (Kuva 8). Vuosilta 1994–2014 laskettu poikuetiheyden keskiarvo oli Evolla 0,03 poikuetta/km ja Nuuksiossa 0,01 poikuetta/km. Evolla poikueita havaittiin vuosittain, kun taas Nuuksiossa oli vuosia, jolloin yhdelläkään laskentajärvellä ei havaittu poikueita (Kuva 8). Vuosien välisessä vaihtelussa ei

kuitenkaan havaittu tilastollisesti merkitsevää eroa eri alueiden välillä ($\chi^2 = 0,860$; $p = 0,354$).



Kuva 8. Tavien poikuetiheyden vuosina 1994–2014 Evolla ja Nuuksiossa.

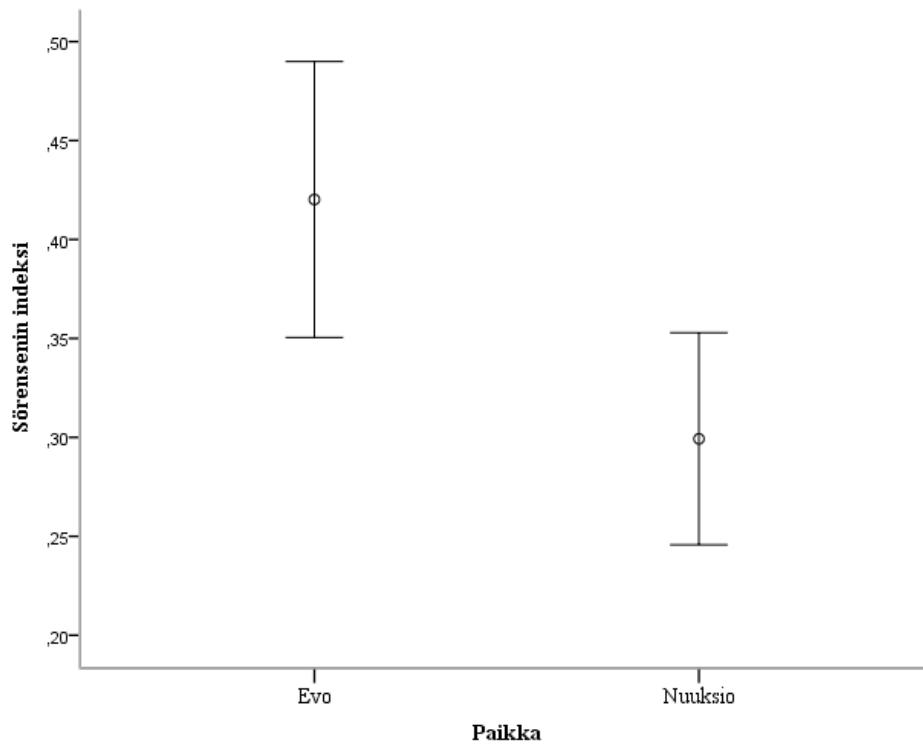
Poikuetuoton kohdalla ei havaittu tilastollisesti merkitsevää eroa Evon ja Nuuksion välillä ($Z = -1,489$; $p = 0,136$). Myöskään vuosien välisessä vaihtelussa ei ollut tilastollisesti merkitsevää eroa alueiden välillä ($\chi^2 = 0,642$; $p = 0,423$). Vuosien 1994–2014 poikuetuoton keskiarvo oli Evolla 0,10 poikuetta/pari ja Nuuksiossa 0,08 poikuetta/pari. Nuuksiossa oli vuosia, jolloin alueella ei esiintynyt lainkaan poikueita ja näin ollen myös poikuetuotto oli nollassa (Kuva 9). Toisaalta Nuuksiossa oli vuosia, jolloin poikuetuotto on selvästi Evoa korkeampi, kuten vuosina 2002, 2006, 2011 ja 2014 (Kuva 9).



Kuva 9. Tavien poikuetuotto Evolla ja Nuuksiossa vuosina 1994–2014.

4.3.3 Taviparien järvien käytön vertailu

Sörensenin indeksien vertailu osoitti, että taviparien vuosittainen järvien käyttö erosi Evon ja Nuuksion välillä ($df = 19$; $t = 2,743$; $p = 0,013$). Indeksit olivat Evolla keskimäärin korkeampi kuin Nuuksiossa (Kuva 10), mikä viittaa siihen, että Nuuksiossa tavien järvien käyttö on vaihtelevampaa ja Evolla taas vakaampaa. Evon järvistä erityisesti Vähä Ruuhijärvi, Hautjärvi ja Huhmari ovat olleet taviparien suosimia järviä. Nuuksiossa vain Velskolan Pitkäjärvi on ollut vuodesta toiseen suosittu, ja erityistä sen kohdalla onkin, että siellä on havaittu tavipareja kaikkina tarkastelu vuosina.



Kuva 10. Taviparien järvien käytön vuosittaista vaihtelua kuvaava Sørensenin indeksi. Indeksi kuvaa järvien käytön samankaltaisuutta ja vaihtelee nollan ja ykkösen välillä. Samankaltaisuus kasvaa indeksin arvon lähestyessä ykköstä.

4.4 Maisematason mallinnuksen tulokset

4.4.1 Parimäärää selittävät tekijät

Parhaiten tavien parimäärää selitti malli 2, jossa selittävänä tekijänä oli paikka (Taulukko 4). Akaike-arvon ero sopivimman ja toiseksi sopivimman mallin välillä oli kuitenkin pieni ($\Delta AIC < 2$), mikä viittaa siihen, että sopivimman mallin valintaan liittyy epävarmuutta (Burnham ja Anderson 2002). Sen sijaan malli, jossa huomioitiin ainoastaan vuosi satunnaismuuttujana, oli selkeästi epätodennäköisempi kuin muut, sillä ΔAIC oli enemmän kuin raja-arvona pidetty $\Delta AIC > 10$ (Burnham ja Anderson 2002).

Taulukko 4. Tavien parimäärää selittävien mallien tunnusluvut. AIC on Akaiken informaatiokriteeri, ΔAIC on ero kyseisen mallin ja parhaan mallin välillä, w_i on mallin paino, C-W on kumulatiivinen paino ja E-Ratio on mallin todistesuhde. N/A:lla on merkitty kohdat, joiden arvo on ollut joko niin pieni tai suuri, että sen esittämistä ei katsottu tarkoituksenmukaiseksi.

Malli	AIC	ΔAIC	w_i	C-W	E-Ratio
paikka	245,81	0	0,696	0,696	1
paikka+tulva	247,47	1,66	0,304	1,000	2,293
satunnaismuuttuja	274,21	28,4	N/A	N/A	N/A

4.4.2 Poikuumäärää selittävät tekijät

Sopivimmaksi poikuumäärää selittäväksi malliksi valikoitui Akaike-arvon perusteella malli 3, jossa selittäjinä olivat tekumuuttuja, paikka ja kevättulvan suuruus (Taulukko 5). Sopivimman ja toiseksi sopivimman mallin Akaike-arvon ero oli jälleen pieni, joten myös tässä tapauksessa sopivimman mallin valinnassa on epävarmuutta. Erot kolmen ensimmäisen mallin välillä eivät olleet suuret kun taas viimeisin malleista oli selvästi epätodennäköinen ΔAIC -arvon ollessa huomattavan suuri (Taulukko 5).

Taulukko 5. Tavien poikuumäärää selittävien mallien tunnusluvut. Lyhenne ”kt” tarkoittaa kevättulvaa. AIC on Akaiken informaatiokriteeri, ΔAIC on ero kyseisen mallin ja parhaan mallin välillä, w_i on mallin paino, C-W on kumulatiivinen paino ja E-Ratio on mallin todistesuhde. N/A:lla on merkitty kohdat, joiden arvo on ollut joko niin pieni tai suuri, että sen esittämistä ei katsottu tarkoituksenmukaiseksi.

Malli	AIC	ΔAIC	w_i	C-W	E-Ratio
muuttuja+paikka+tulva	193,57	0	0,514	0,514	1
muuttuja+paikka+tulva+parit	194,52	0,95	0,319	0,833	1,608
muuttuja+paikka	195,82	2,25	0,167	1,000	3,080
muuttuja	238,12	44,55	N/A	N/A	N/A

5 Tulosten tarkastelu

5.1 Majavan vaikutus laikkutasolla

5.1.1 Ennen-aikana tarkastelu

Aikaisemmista tutkimuksista ja asetetusta hypoteesista poiketen majavatulvan ei havaittu kasvattavan voimakkaasti tavien paritiheyttä laikkutasolla tarkasteltuna. Osalla tarkastelluista järvistä paritiheys nousi majavatulvan aikana, mutta toisaalta osalla järvistä se laski ja osalla ei tapahtunut lainkaan muutosta. Suurin osa järvistä, joilla muutosta paritiheydessä ei tapahtunut, oli sellaisia, joissa ei tehty lainkaan havaintoja tavipareista. Nummen ja Pöysän (1997a) tutkimuksessa tavien parimäärä nousi kymmenellä 13 tulvatusta järvestä, mikä oli tilastollisesti merkitsevä tulos. Ero tutkimusten välillä voi selittyä esimerkiksi sillä, että tässä tutkimuksessa käytettiin osaksi eri vuosien tietoja kuin Nummen ja Pöysän (1997a) tutkimuksessa. Tässä tutkimuksessa käytetty aineisto oli pidemmältä aikaväliltä ja toisaalta siitä puuttui ensimmäisen laskentavuoden, eli vuoden 1988, parilaskentatiedot.

Lisäksi tutkimustulosten eroa voi selittää se, että parien tiedetään käyttävän useampia järviä tai lampia elinympäristönään kuin poikueiden (Sjöberg ym. 2000). Taviparien on todettu käyttävän myös elinympäristögradientiltaan heikompia järviä elinympäristönään (Nummi ja Pöysä 1993, Nummi ja Pöysä 1995). Se voi osaltaan selittää sitä, miksi taviparien kohdalla majavatulvan vaikutus ei näy niin selkeästi. Tässä tutkimuksessa tehty mallinnus antoi viitteitä siitä, että kevättulva voi olla muiden tekijöiden ohella yksi parimäärää selittävä tekijä. Näin ollen se voi vaikuttaa taviparien elinympäristönkäyttöön ja johtaa siihen, että majavatulvan vaikutus ei tule parien kohdalla esiin niin selkeästi.

Poikuetiheyden ja poikuetuoton kohdalla majavatulvalla oli positiivinen vaikutus: poikuetiheys kasvoi majavatulvan aikana ja myös poikuetuotto oli suurempaa. Tulos vastasi täten hypoteesia, jonka mukaan poikuetiheyden ja poikuetuoton oletettiin olevan suurempia majavatulvan aikana. Tutkimuksessa saatu tulos vahvisti aikaisempien tutkimusten (mm. Nummi ja Hahtola 2008) havaintoja, siitä, että majava kasvattaa tavien poikuetiheyttä ja -tuottoa laikkutasolla. Majavatulvan seurauksena elinympäristö muuttuu erityisesti poikueiden kannalta paremmaksi muun muassa kohentuneen ravintotilanteen ansiosta (mm. Nummi 1989). Poikueiden elinympäristönkäyttöä on perinteisesti pidetty valikoivampana kuin parien (Sjöberg

ym. 2000) ja poikueet ovatkin tavallisesti käyttäneet elinympäristögradientiltaan keskimääräisiä ja reheviä järviä elinympäristönään enemmän kuin heikkoja (Nummi ja Pöysä 1993, Nummi ja Pöysä 1995a). Näin ollen tuloksesta voidaan päätellä, että poikueet viihtyvät majavajärvillä, sillä ne edustavat niille hyvää elinympäristöä.

Laikkutason tarkastelu suoritettiin samoilla menetelmillä kuin aikaisemmissa tutkimuksissa ja myös käytetty aineisto oli kerätty samalla tavalla. Tässä tutkimuksessa saatua tulosta voidaan näin ollen pitää vertailukelpoisena aikaisempien tutkimusten kanssa. Toisaalta on otettava huomioon, että vertailuun valitut vuodet ja järvet saattavat vaihdella eri tutkimusten välillä, millä on mahdollisesti ollut vaikutuksensa lopputulokseen.

5.1.2 Majavallisten ja majavattomien järvien kokonaisvertailu

Evon majavallisten ja majavattomien järvien vertailussa havaittiin samansuuntainen tulos kuin laikkutason tarkastelussa. Paritiheyden osalta tilastollisesti merkitsevää eroa ei havaittu, vaikka kaikkien tarkastelussa olleiden järvien yhteinen paritiheyden keskiarvo olikin majavallisilla järvillä korkeampi. Poikuetiheyden ja poikuetuoton sen sijaan havaittiin olevan korkeampia majavallisilla järvillä kuin majavattomilla järvillä. Asetettu hypoteesi oli näin ollen osittain paikkansapitävä, sillä oletuksen mukaisesti poikuetiheys ja -tuotto olivat korkeampia majavallisilla järvillä.

Tutkimuksessa saatu tulos, jonka mukaan poikuetiheys on korkeampi majavallisilla järvillä, tukee Nummen ja Hahtolan (2008) tutkimustulosta. Nummen ja Hahtolan (2008) mukaan keskimääräinen poikuetiheys Evon 11 majavatulvikolla oli suurempi kuin 26 majavattomalla järvellä tai lammella. Majavatulvikot ovat useista syistä johtuen poikueille suotuisia elinympäristöjä. Runsas vesiselkärangattomien määrä (Nummi 1989) ja järvien rakenteessa tapahtuneet muutokset, jotka helpottavat poikasten ruokailua (mm. Nummi ja Pöysä 1995b, Nummi ja Hahtola 2008), tekevät niistä hyviä poikueympäristöjä.

Tavin poikuetiheyden ja poikuetuoton kohdalla voidaan havaita majavalla olevan positiivinen vaikutus myös alueellisesti tarkasteltuna. On todettu, että majavatulvikoiden merkitys poikueille voi olla boreaalisella alueella merkittävä myös maisematasolla, vaikka niiden määrä olisi vähäinen (Nummi ja Pöysä 1995b, Suhonen ym. 2011). Tämä tutkimus osoitti, että poikueet käyttävät tulvattuina

majavajärviä ja -lampia elinympäristöinä enemmän kuin majavattomia järviä. Kuten Suhonen ym. (2011) ovat todenneet, voi yksittäisellä hyvällä majavatulvikolla olla suuri merkitys sorsien kannalta. Onkin nähtävissä, että Evon järvistä erityisesti Huhmari, on ollut tavipoikueiden suosiossa majavatulvavuosina.

Parien kohdalla majavatulvan vaikutus ei näkynyt myöskään majavattomien ja majavallisten järvien vertailussa selkeästi. Saatu tulos viittaa siihen, että taviparit levittäytyvät useammille järville sen sijaan, että ne keskittyisivät majavatulvikoille. Lisäksi on hyvä huomioida, että kevättulvan mahdollinen vaikutus voi näkyä myös tässä tarkastelussa. Mikäli kevättulvia esiintyy, voi se johtaa siihen, että myös muille kuin majavan tulvaamille järville syntyy hetkellisesti tavien kannalta hyvä elinympäristö.

Majavattomien ja majavallisten järvien välisessä vertailussa on kuitenkin hyvä ottaa huomioon, että monilla majavallisilla järvillä esiintyy taveja myös muina kuin majavatulvavuosina. Erityisesti parien kohdalla huomataan, että niitä havaitaan majavajärviltä myös muina kuin majavatulvavuosina. Myös poikueiden kohdalla on jonkin verran havaittavissa samaa, sillä esimerkiksi Evon Vähä Ruuhijärvellä on havaittu poikueita kuutena peräkkäisenä majavatulvan jälkeisenä vuonna. On todennäköistä, että padon vaikutus näkyy vielä jonkin aikaa sen jälkeenkin kun majavat ovat hylänneet sen, mikä voi vaikuttaa järven houkuttavuuteen poikueympäristönä. Majavatulvan kesto on ollut Evolla keskimäärin 2,6 vuotta (Hyvönen ja Nummi 2008), mikä on selvästi lyhyempi aika kuin esimerkiksi Pohjois-Amerikassa on havaittu (Johnston ja Naiman 1990). Evolla majavat ovat kuitenkin usein palanneet aikaisemmin tulvaamalleen järvelle muutaman vuoden jälkeen uudelleen. Näin ollen Evon maisemaa voidaankin pitää ajan mukaan vaihtelevana (Nummi ja Hyvönen 2008).

Toisaalta on hyvä huomata, että majavatulvikoilla ei ole havaittu poikueita kaikkina tulvavuosina. On mahdollista, että jotkin tulvajaksot ovat olleet niin lyhyitä tai ne ovat sijoittuneet tavien kannalta väärään vuodenaikaan, joten niitä ei ole pystytty hyödyntämään. Lisäksi jotkut järvet saattavat olla jonakin tulvavuonna jostakin muusta syystä johtuen sellaisia, että ne eivät houkuttele taveja. Toki on muistettava myös se, että tutkimuksessa käytetyssä aineistossa voi esiintyä puutteita. Tehtyjen havaintojen kohdalla on hyvä huomioida, että majavajärvillä olevat poikueet jäävät

helpommin havaitsematta kuin majavattomilla järvillä olevat poikueet. Majavajärvillä havainnointia vaikeuttaa usein runsas kasvillisuus, jonka suojaan poikueiden on helppo piiloutua. Mikäli havaintovirheitä siis esiintyy, ovat ne todennäköisemmin majavajärvien tavimääriä aliarvioivia kuin yliarvioivia. Näin ollen saatua tulosta voidaan pitää siltä kannalta konservatiivisena.

5.2 Majavan vaikutus maisematasolla

5.2.1 Vuosittainen vertailu Evon ja Nuuksion välillä

Evon ja Nuuksion vertailu osoitti, että tavien pari- ja poikuetiheydet eroavat alueiden välillä tilastollisesti merkitsevällä tavalla. Evon vuosittaisen paritiheyden keskiarvo oli yli puolet suurempi kuin Nuuksiossa ja myös poikuetiheyden vuosittainen keskiarvo oli suurempi. Saatua tulos oli tältä osin asetetun hypoteesin mukainen. Molempien tutkimusalueiden osalta paritiheydet olivat tässä tutkimuksessa suunnilleen samansuuruisia kuin aikaisemmissa tutkimuksissa (Nummi ja Pöysä 1997b). Poikuetiheydet ja poikuetuotto taasen olivat selvästi alhaisempia kuin aikaisemmissa tutkimuksissa on havaittu (Nummi ja Pöysä 1997b). Erot selittyvät todennäköisemmin sillä, että tässä tutkimuksessa on käytetty huomattavasti pidempää ajanjaksoa. Aineistosta näkyikin, että Evolla poikuemäärät ovat laskeneet huomattavasti 2000-luvun aikana, mikä selittää alhaisempaa poikuetiheyttä ja -tuottoa.

Evon selkeästi korkeammasta paritiheydestä huolimatta poikuetuotossa ei kuitenkaan havaittu merkitsevää eroa alueiden välillä, mikä viittaa aikaisemmissa tutkimuksissa saatuihin havaintoihin, joiden mukaan korkea paritiheys ei välttämättä korreloi hyvän pesintämenestyksen kanssa (mm. Vickery ym. 1992, Nummi ja Pöysä 1997b). Tulos ei täten poikuetuoton osalta vastannut hypoteesia. Evolla on kuitenkin havaittu poikueita vuosittain toisin kuin Nuuksiossa, mikä on jo sinällään huomattava tulos, kun otetaan huomioon, että kummallakin alueella järvien määrä on sama. Poikuetuotto lasketaan poikueiden määränä paria kohden, joten poikuetuotto on luonnollisesti matalampi, kun pareja on suuri määrä suhteessa poikueisiin. Näin ollen on ymmärrettävää, että Evon suuri parimäärä vaatisi paljon poikueita, jotta tuotto olisi korkea. Sen sijaan Nuuksiossa suhdeluku muodostuu jokseenkin samansuuruiseksi kuin Evolla, koska siellä sekä pari- että poikuemäärät ovat

pienempiä. Lisäksi jälleen on muistettava, että poikueiden havainnoiminen Evon majavajärvillä voi olla haastavaa, mikä vaikuttaa poikuemääräarvioon.

Evo edustaa majavallista maisemaa, joten saatu tulos viittaa siihen, että majavan positiivinen vaikutus näkyy maisematasolla sekä parien että poikueiden kohdalla. Majavan vaikutus voi näkyä tavipopulaatiossa myös muuten kuin pelkästään sen koossa. Tutkimuksessa tarkasteltiin näin ollen myös vuosien välisen vaihtelun eroja eri alueilla tavien tiheyksissä ja poikuetuotossa sekä alueellisia eroja taviparien järvien käytössä. Tavien pari- ja poikuetiheyden sekä poikuetuoton vuosien välisen vaihtelun vertailu Evon ja Nuuksion välillä osoitti, että alueiden välillä ei ollut tilastollisesti merkitseviä eroja. Saatu tulos tarkoittaa sitä, että tiheydet ja tuotto vaihtelevat vuodesta toiseen jokseenkin samansuuntaisesti kummallakin alueella. Tulos erosi hypoteesista, jonka mukaan vuosien välisen vaihtelun oletettiin olevan Nuuksiossa vähäisempää. Myös taviparien järvien käytön vertailu Sörensenin indeksin avulla osoitti oletetun hypoteesin vastaisesti, että Evolla järvien käyttö oli vuodesta toiseen samankaltaisempaa kuin Nuuksiossa. Kummallakaan alueella indeksit eivät olleet lähellä ykköstä, mikä tarkoittaa, että taviparien järvien käytössä esiintyi kohtuullisesti vaihtelua vuosien välillä.

Tavin tiedetään olevan elinympäristönkäytöltään joustava laji (Suhonen ym. 2011), joka kykenee kolonisoimaan uusia elinympäristöjä hyvin (Nummi ja Pöysä 1997a). Täten se, että taviparien järvien käyttö vaihtelee kummallakin alueella, on hyvin ymmärrettävissä. Evolla uusia elinympäristöjä syntyy majavatulvan ansiosta, mutta myös kevättulvalla voi olla vaikutusta sekä Evolla että Nuuksiossa. Alueiden välistä eroa taviparien järvien käytössä selittää Nuuksion pieni tavipopulaatio: taviparien vähäisen määrän seurauksena järvien käyttö vaihtelee vuosittain. Lisäksi eroihin voi vaikuttaa se, että Evolla on enemmän sellaisia järviä, jotka houkuttelevat pareja useammin kuin kahtena peräkkäisenä vuotena. Nuuksiossa taasen taviparit näyttävät asettuvan eri järville eri vuosina, sillä alueella on vain yksi järvi, jossa tavipareja on havaittu vuodesta toiseen tarkastelujakson aikana.

Tavien järvien käytön eroja eri alueiden välillä ei testattu poikueiden kohdalla, joten ei pystytä sanomaan, olisiko siitä saatu toisenlainen tulos. Testaamista Sörensenin indeksin avulla ei katsottu tarkoituksenmukaiseksi, koska Nuuksiossa indeksi olisi vääristynyt vähäisen poikuemäärän vuoksi.

5.2.2 Pari- ja poikuemäärää selittävät mallit

Tavien parimäärää selittävistä malleista sopivimmaksi valikoitui malli, jossa selittävänä tekijänä oli paikka. Eri mallien vertailu osoitti, että pelkkä vuosi satunnaismuuttujana on riittämätön, kun taas paikan lisääminen malliin nosti sen selittävyttä huomattavasti. Voidaan siis todeta, että paikan merkitys selittäjänä on oleellinen, mikä osaltaan vastaa asetettua hypoteesia. Toisaalta kevättulvan suuruuden lisääminen malliin ei tuonut mukanaan suuria muutoksia mallin tunnuslukuihin, mikä kertoo siitä, että sopivimman mallin valinta ei ole täysin yksiselitteistä.

Poikuemäärää selittävistä malleista sopivimmaksi valikoitui malli, jossa selittävinä tekijöinä olivat paikka, kevättulva ja malliin lisätty tekomuuttuja. Mallien vertailu osoitti jälleen kerran, että paikan lisääminen selittäjäksi parantaa mallia. Poikuemäärää selittävissä malleissa myös kevättulvan lisäämisellä malliin oli selkeämpi mallia parantava vaikutus. Parimäärän lisäämisellä malliin ei ollut suurta vaikutusta, joten myös poikuemäärää selittävien mallien kohdalla voidaan todeta, että sopivimman mallin valinnassa on epävarmuutta. Asetettu hypoteesi osoittautui jälleen osittain oikeaksi, sillä paikka ja kevättulva selittivät poikuemäärää, mutta parimäärän merkitys selittäjänä ei ollut niin selkeä.

Tavien vuosittaisen poikumenestyksen on todettu riippuvan ennen kaikkea elinympäristön laadun vaihtelusta (Holopainen ym. 2014). Tavipoikueiden määrää selittävät tekijät vaihtelevat hieman poikueiden ikäluokasta riippuen: parimäärä yhdessä ravinnon kanssa selittää ikäluokkaan I kuuluvien tavipoikueiden määrää eniten, kun taas vanhemmilla poikueilla ravinto ja majavatulva ovat parhaita selittäjiä - myös kevättulvalla on havaittu olevan vaikutusta poikuemäärään (Holopainen ym. 2014). Tässä tutkimuksessa saatu tulos on näin ollen hyvin linjassa aikaisemman tutkimustuloksen kanssa. Koska kevättulvan on todettu olevan poikuemäärän kannalta olennainen, voidaan olettaa, että sen vaikutus näkyisi myös parimäärässä. Mikäli kevättulvia esiintyy, se selittäisi hyvin myös sitä, miksi majavan vaikutus ei näy taviparien kohdalla niin selkeästi kuin poikueiden kohdalla. Lisäksi kevättulva voi myös näkyä maisematasolla siten, että se aiheuttaa vaihtelua järvien käyttöön.

Holopainen ym. (2014) ovat tutkineet tavien poikuemäärää selittäviä tekijöitä mallinnuksen avulla, joten tämän tutkimuksen tulosta pystyttiin vertaamaan siihen.

että majavan ansiosta syntyy hyviä elinympäristöjä, jotka tarjoavat taville sen tarvitsemaa ravintoa ja suojaa, erityisesti pesimäaikana.

Vesilintujen populaatioissa on tapahtunut negatiivisia muutoksia viimeisen 20 vuoden aikana, johtuen muun muassa vesistöjen rehevöitymisestä (Lehikoinen ym. 2015). Ihmisvaikutteiset järvet osoittavat merkkejä rehevöitymisestä, mutta samanaikaisesti syrjäisemmät metsäjärvet ja -lammet näyttävät karuuntuvan (Suhonen ym. 2011). Majava voi muokata karuja metsäjärviä vesilinnuille soveltuvampaan muotoon ja täten vaikuttaa alueen soveltuvuuteen lintujen elinympäristönä (Suhonen ym. 2011). Nuuksio, joka järviltään on karumpi kuin Evo, voisikin olla alue, jossa majavafasilitaation vaikutus tulisi hyvin esille vesilintujen ja todennäköisesti myös muiden ekosysteemin lajien kohdalla.

Majavan käyttäminen apuna ennallistamisessa onkin otettu esiin monissa aikaisemmissa tutkimuksissa. Esimerkiksi Burchsted ym. (2010) toteavat, että ihmistoimintaan jokien ennallistamisessa tulisi turvautua vain silloin, kun alkuperäistä ekosysteemi-insinööriä eli majavaa ei ole mahdollista palauttaa alueelle. Ekosysteemi-insinöörin käyttämisen ennallistamisessa onkin todettu vähentävän ihmistoiminnan tarvetta halutun lopputuloksen saavuttamisessa, ja olevan näin ollen mahdollisesti halvempaa, nopeampaa ja kestävämpää (Byers ym. 2006). Joissakin tapauksissa sen on sanottu myös olevan ainoa toteuttamiskelpoinen keino suorittaa ennallistaminen (Byers ym. 2006).

Kuten monet aikaisemmatkin tutkimukset, myös tämä tutkimus on antanut tukea sille päätelmälle, että majavan merkitys on huomattava. Laikkutasolla tehtyjä tutkimuksia liittyen majavafasilitaatioon on paljon, ja niiden tulokset ovat kiistatta osoittaneet, että monet vesiekosysteemeissä elävät lajit hyötyvät majavasta. Jatkossa olisi tärkeää tutkia lisää majavafasilitaation vaikutuksesta maisematasolla, esimerkiksi muiden vesilintujen kohdalla. Lisäksi kevättulvan merkityksen tutkimista vesilintujen ja mahdollisesti myös muiden lajien kannalta olisi hyvä jatkaa. Tämä tutkimus antoi viitteitä siitä, että kevättulvalla on vaikutusta, mikä oli havaittu myös aikaisemmin Holopaisen ym. (2014) tutkimuksessa. Kevättulvien vaikutusta on kuitenkin tutkittu verraten vähän, joten lisätutkimukselle voidaan nähdä tarvetta.

Tulevaisuuden kannalta mielenkiintoista on pohtia myös sitä, miten maassamme elävien kahden majavalajin yhteiselo tulee etenemään. Amerikanmajavan hävittämisen mahdollisuutta on selvitetty ja se katsotaan mahdolliseksi toteuttaa (Parker ym. 2012). Koska esimerkiksi Evon majavat ovat juuri amerikanmajavia, on selvää, että hävittämisellä olisi vaikutuksia ekosysteemin kannalta. Toisaalta amerikanmajavan hävittäminen voisi mahdollistaa alkuperäislajimme kannan kasvun ja loisi tilaisuuden tehdä siirtoistutuksia myös uusille alueille. Ilman hävittämistäkin euroopanmajavan siirtoistutuksia toki voitaisiin harkita alueille, joissa kumpikaan majavalaji ei tällä hetkellä esiinny. Täten esimerkiksi Nuuksion kansallispuisto voisi olla potentiaalinen euroopanmajavan uusi elinympäristö.

Kiitokset

Suuri kiitos ohjaajille - Petri Nummelle ja Sari Holopaiselle - neuvoista ja kommenteista graduprosessin aikana. Kiitokset myös kaikille muille minua gradunteon eri vaiheissa neuvoneille ja auttaneille sekä työtä kommentoineille. Lämmin kiitos perheelle: äidille, isälle ja Juusolle, tuesta ja kannustuksesta.

Lähteet

Bartel, R. A., Haddad, N. M. & Wright, J. P. 2010. Ecosystem engineers maintain a rare species of butterfly and increase plant diversity. *Oikos* 119: 883–890

Bates, D., Maechler, M., Bolker, B. & Walker, S. 2015. Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software* 67: 1–48.

Brooks, R. T. 2005. A review of basin morphology and pool hydrology of isolated ponded wetlands: implications for seasonal forest pools of the northeastern United States. *Wetlands Ecology and Management* 13: 335–348.

Bruno, J. F & Bertness, M. D. 2001. Habitat modification and facilitation in benthic marine communities. Teoksessa: Bertness, M. D. ym. (toim.) *Marine Community Ecology*. Sinauer Associates. Sunderland Massachusetts. s. 201–218.

Bruno, J. F., Stachowicz, J. J & Bertness, M. D. 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 119–125.

Burchsted, D., Daniels, M., Thorson, R. & Vokoun, J. 2010. The River Discontinuum: Applying Beaver Modifications to Baseline Conditions for Restoration of Forested Headwaters. *BioScience* 60: 908–922.

Burnham, K. P. & Anderson, D. R. 2002. *Model Selection and Multimodel Inference*. Toinen painos. Springer. New York. s. 514

Byers, J. E., Cuddington, K., Jones, C. G., Talley, T. S., Hastings, A., Lambrinos, J. G., Crooks, J. A & Wilson, W. G. 2006. Using ecosystem engineers to restore ecological systems. *Trends in Ecology and Evolution* 21: 493–500.

Collen, P. & Gibson, R. J. 2001. The general ecology of beavers (*Castor* spp.) as related to their influence on stream ecosystems and riparian habitats, and the subsequent effects on fish - a review. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 10: 439–461.

Conover, W. J., Johnson, M. E. & Johnson, M. M. 1981. A Comparative Study of Tests for Homogeneity of Variances, with Applications to the Outer Continental Shelf Bidding Data. *Technometrics* 23: 351–361.

Edwards N. T & Otis, D. L. 1999. Avian communities and habitat relationships in South Carolina Piedmont beaver ponds. *American Midland Naturalist* 141: 158–171.

Grover, A. M. & Baldassarre, G. A. 1995. Bird species richness within beaver ponds in south-central New York. *Wetlands* 15: 108–118.

- 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.
- Hyvönen, T. & Nummi, P. 2008. Habitat dynamics of beaver *Castor canadensis* at two spatial scales. *Wildlife Biology* 14: 302–308.
- Hägglund, A. & Sjöberg, G. 1999. Effects of beaver dams on the fish fauna of forest streams. *Forest Ecology and Management* 115: 259–266.
- IBM Corp. 2012. IBM SPSS Statistics for Windows, Version 21.0. Armonk, NY: IBM Corp.
- Johnston, C. A. & Naiman, R. J. 1990. Aquatic patch creation in relation to beaver population trends. *Ecology* 71: 1617–1621.
- Jones C. G, Lawton J. H. & Shachak, M. 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69: 373–386.
- Jones, C.G., Lawton J. H. & Shachak, M. 1997. Positive and negative effects of organisms as ecosystem engineers. *Ecology* 78: 1946–1957.
- Keto, A., Lähteenmäki, H., Taimisto, P., Hammar, T., Tarvainen, A. & Miettinen, T. 2008. Selvitys Pohjois-Savon säännöstellyistä järvistä. Pohjois-Savon ympäristökeskuksen raportteja 2/2008. Edita Prima Oy. Helsinki. ISBN 978-952-11-3237-7
- Koskimies, P. & Väisänen, R. A. 1988. Linnustonseurannan havainnointiohjeet (2. painos.). Helsingin yliopiston eläinmuseo. Helsinki. ISBN 951-45-4586-9.
- Lahti, S. & Helminen, M. 1974. The Beaver *Castor fiber* (L.) and *Castor canadensis* (Kuhl) in Finland. *Acta Theriologica* 19: 177–189.
- Lawton, J. H. & Jones, C. G. 1995. Linking species and ecosystems: organisms as ecosystem engineers. Teoksessa: Jones, C. G. & Lawton, J. H. (toim.) *Linking Species and Ecosystems*. Chapman & Hall. New York. s. 141–150.
- Lehikoinen, A. Rintala, J., Lammi, E. & Pöysä, H. 2015. Habitat-specific population trajectories in boreal waterbirds: alarming trends and bioindicators for wetlands. *Animal Conservation* 19: 88–95.

- 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.
- McKinstry, M. C., Caffrey, P. & Anderson, S. H. 2001. The importance of beaver to wetland habitats and waterfowl in Wyoming. *Journal of the American Water Resources Association* 37: 1571–1577.
- 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. *The American Midland Naturalist* 145: 54–65.
- Monda, M. J. & Ratti, J. T. 1988. Niche overlap and habitat use by sympatric duck broods in eastern Washington. *Journal of Wildlife Management* 52: 95–103.
- Naiman, R. J., Melillo, J. M. & Hobbie, J. E. 1986. Ecosystem alteration of boreal forest streams by beaver (*Castor canadensis*). *Ecology* 67: 1254–1269.
- Naiman, R. J., Johnston, C. A. & Kelley, J. C. 1988. Alteration of North American Streams by Beaver. *BioScience* 38: 753–762.
- Nummi, P. 1989. Simulated effects of the beaver on vegetation, invertebrates and ducks. *Annales Zoologici Fennici* 26: 43–52.
- Nummi, P. 1992. The importance of beaver ponds to waterfowl broods: an experiment and natural tests. *Annales Zoologici Fennici* 29: 47–55.
- Nummi, P. 1993. Food niche relationships of sympatric mallard and green-winged teal. *Canadian Journal of Zoology* 71: 49–55.
- Nummi, P. & Hahtola, A. 2008. The beaver as an ecosystem engineer facilitates teal breeding. *Ecography* 31: 519–524.
- Nummi, P. & Holopainen, S. 2014. Whole-community facilitation by beaver: ecosystem engineer increases waterbird diversity. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 24: 623–633.
- Nummi, P. & Kattainen, S. 2006. Majavan avainlajivaikutukset eläimistöön. *Suomen Riista* 52: 31–43.
- Nummi, P. & Kuuluvainen, T. 2013. Forest disturbance by an ecosystem engineer: beaver in boreal forest landscapes. *Boreal Environment Research* 18: 13–24.

- Nummi, P. & Pöysä, H. 1993. Habitat associations of ducks during different phases of the breeding season. *Ecography* 16: 319–328.
- Nummi, P. & Pöysä, H. 1995a. Breeding success of ducks in relation to different habitat factors. *Ibis* 137: 145–150.
- Nummi, P. & Pöysä, H. 1995b. Habitat use by different-aged duck broods and juvenile ducks. *Wildlife Biology* 1: 181–187.
- Nummi, P. & Pöysä, H. 1997a. Population and community level responses in *Anas*-species to patch disturbance caused by an ecosystem engineer, the beaver. *Ecography* 20: 580–584.
- Nummi, P. & Pöysä, H. 1997b. Sorsakantojen poikastuotanto Evolla. *Suomen Riista* 43: 65–71.
- Nummi, P., Kattainen, S., Ulander, P. & Hahtola, A. 2011. Bats benefit from beavers: a facilitative link between aquatic and terrestrial food webs. *Biodiversity and Conservation* 20: 851–859.
- Nummi, P., Paasivaara, A., Suhonen, S. & Pöysä, H. 2013a. Wetland use by brood-rearing female ducks in a boreal forest landscape: the importance of food and habitat. *Ibis* 155: 68–79.
- Nummi, P., Väänänen, V.-M., Pakarinen, R. & Pienmunne, E. 2013b. The Red-throated Diver (*Gavia stellata*) in human-disturbed habitats – building up a local population with the aid of artificial rafts. *Ornis Fennica* 90:16–22
- Paine, R. T. 1969. A note on trophic complexity and community stability. *American Naturalist* 103: 91–93.
- Parker, H., Nummi, P., Hartman, G. & Rosell, F. 2012. Invasive North American Beaver *Castor canadensis* in Eurasia: a review of potential consequences and a strategy for eradication. *Wildlife Biology* 18: 354–365.
- Pirkola, M. K. & Högmander, J. 1974. Sorsapoikueiden iänmäärittäminen. *Suomen Riista* 25: 50–55.
- 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.

Purhonen, P. A., Laine, L. J. & Koskimies, P. 1996. Tavi. Teoksessa: Laine, L.J., Neuvonen, V. & Poutanen, T. (toim.). Suomen Luonto - Linnut 1. 4. painos. WSOY-Yhtymä/Weilin+Göös Oy. ISBN 951-35-5444-9

R Core Team. 2015. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>

Ranta, E., Rita, H. & Kouki, J. 2012. Biometria - Tilastotiedettä ekologeille. 10. painos. Gaudeamus. s. 567. ISBN 978-952-495-244-6

Rosell, F., Bozser, O., Collen, P. & Parker, H. 2005. Ecological impact of beavers *Castor fiber* and *Castor canadensis* and their ability to modify ecosystems. *Mammal Review* 35: 248–276.

Schneider, D. C. 2001. The Rise of the Concept of Scale in Ecology. *BioScience* 51: 545–553.

Sherry, T. W. & Holmes, R. T. 1988. Habitat selection by breeding American Redstarts in response to a dominant competitor, the Least Flycatcher. *The Auk* 105: 350–364.

Shorohova, E., Kuuluvainen, T., Kangur, A. & Jõgiste, K. 2009. Natural stand structures, disturbance regimes and successional dynamics in the Eurasian boreal forests: a review with special reference to Russian studies. *Annals of Forest Science* 66: 201–221.

Sjöberg, K. & Danell, K. 1982. Feeding activity of ducks in relation to diel emergence of chironomids. *Canadian Journal of Zoology* 60: 1383–1387.

Sjöberg, K., Pöysä, H., Elmberg, J. & Nummi, P. 2000. Response of Mallard Ducklings to Variation in Habitat Quality: An Experiment of Food Limitation. *Ecology* 81: 329–335.

Stachowicz, J. J. 2001. Mutualism, Facilitation, and the Structure of Ecological Communities. *BioScience* 51: 235–246.

Suhonen, S., Nummi, P. & Pöysä, H. 2011. Long term stability of habitats and their use by ducks in boreal lakes. *Boreal Environmental Research* 16: 71–80.

Vehkaoja, M. & Nummi, P. 2015. Beaver facilitation in the conservation of boreal anuran communities. *Herpetozoa*. 28: 75–87.

Wiens, J. A. 1989. Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology* 3: 385–379.

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.

Zuur, A. F., Ieno, E. N., Walker, N. J., Saveliev, A. A. & Smith, G. M. 2009. *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R*. Springer. New York. s. 574. ISBN 978-0-387-87457-9