



UNIVERSITY OF HELSINKI



<https://helda.helsinki.fi>

Helda

---

## Majavan toiminta hyödyttää muita nisäkkäitä

Sundell, Janne

Suomen riistanhoito-säätiö

2021

---

Sundell, J, Liao, W & Nummi, P 2021, 'Majavan toiminta hyödyttää muita nisäkkäitä', Suomen Riista, Vuosikerta. 67, Sivut 44-57.

---

<http://hdl.handle.net/10138/346122>

---

unspecified

acceptedVersion

---

*Downloaded from Helda, University of Helsinki institutional repository.*

*This is an electronic reprint of the original article.*

*This reprint may differ from the original in pagination and typographic detail.*

*Please cite the original version.*

Majavan toiminta hyödyttää muita nisäkkäitä

Janne Sundell, Wenfei Liao ja Petri Nummi

*Majavia kutsutaan ekosysteemi-insinööreiksi, sillä ne muokkaavat voimakkaasti elinympäristöään. Majavien toimien on havaittu edesauttavan monia eliöryhmiä, koska majava luo niille tarpeellisia elinympäristöjä ja niistä löytyviä erilaisia resursseja. Erityisesti matalatuottoisissa ekosysteemeissä majava lisää tuotantoa ja samalla luonnon monimuotoisuutta ravintoverkon kaikilla tasoilla. Majavien toimien vaikutuksia on tutkittu monilla eliöryhmillä aina kasveista ja selkärangattomista sammakkoeläimiin ja vesilintuihin. Suhteellisen vähän kuitenkin tiedetään majavan merkityksestä muille nisäkkäille. Aiemmat tutkimukset ovat kohdistuneet lepakoihin ja tiettyihin yksittäisiin lajeihin. Tässä tutkimuksessa kerromme majavan vaikutuksista koko nisäkäsysteisiin pohjoisella havumetsävyöhykkeellä.*

Mahdollistaminen (*fasilitaatio*) on eliöiden välinen suhde, jossa molemmat osapuolet hyötyvät (= *mutualismi*), tai jossa vain toinen osapuoli hyötyy eikä toisellekaan ole suhteesta haittaa (= *kommensalismi*) (Stachowicz 2001). Eliöitä, jotka pelkällä olemassaolollaan tai toimillaan edesauttavat toisia eliöitä kutsutaan mahdollistajiksi, fasilitaattoreiksi (Bruno ym. 2003).

Esimerkiksi suuri puu voi olla fasilitaattori, joka tarjoaa varjoa ja sopivan mikroilmaston sen alla eläville toisille kasveille, tai puunrunko muodostaa sopivan kasvualustan sillä kasvaville jäkälille.

Käytännössä näillä puun varjossa elävillä kenttäkerroksen kasveilla tai rungolla elävillä jäkälillä ei ole puun kannalta merkitystä, kun taas puun olemassaolo mahdollistaa niiden hyvän kasvun ja lisääntymisen. Voimakkaasti elinympäristöään muokkaavia lajeja taas kutsutaan ekosysteemi-insinööreiksi (Jones ym. 1994). Esimerkiksi norsut kaatavat suuria puita ja luovat metsään avoimia alueita, jotka hyödyttävät avoimia elinympäristöjä suosivia lajeja. Samalla ne kuitenkin saattavat

vaikuttaa negatiivisesti kaatamiinsa puihin sekä toisiin metsistä ja pystyssä olevista puista hyötyviin lajeihin (esim. Coverdale ym. 2016).

Ekosysteemi-insinööreistä ja fasilitaattoreista tunnetuimpia ovat majavat *Castor spp.* Ne muokkaavat suuresti elinympäristöään rakentamalla patoja ja nostamalla näin vedenpintaa. Vedenpinnan nostolla on monia vaikutuksia elottomaan ja elolliseen luontoon (Stringer & Gaywood 2016, Johnston 2017). Parhaiten tunnetaan vaikutus kasvillisuuteen, jota majavan aiheuttama tulva suuresti muuttaa (Wright ym. 2002). Ensinnäkin majavat kaatavat tulva-alueelta lehtipuita ravinnokseen sekä materiaaliksi patoihin ja pesiin. Jäljelle jäävien puiden veden alle joutunut juuristo kärsii hapenpuutteesta, mikä tappaa lopulta suuretkin puut pystyyn (Thompson ym. 2016). Normaalisti kuivalla maalla elävät kasvit kuolevat ja korvautuvat paremmin kosteita oloja sietävillä lajeilla. Veden alle jääneistä kuolleista kasveista tulee ravintoa hajottajaeliöille, jotka taas ovat alku uudelle ravintoketjulle, joihin kuuluvat esimerkiksi selkärangattomat, kalat, linnut ja lepakot (Snodgrass & Meffe 1998, Nummi ym. 2011, Nummi & Holopainen 2014, Bush & Wissinger 2016). Samoin veden alle jäävä materiaali vaikuttaa hajotessaan rantavyöhykkeen ja veden kemiaan ja ravinnetasoihin (Vehkaoja ym. 2015, Nummi ym. 2018).

Majavan toiminta tuottaa paljon lahopuuta, jota on normaalisti talousmetsissä vähän, varsinkin jo järeytyneitä kuolleita puita. Lahoavalla puulla elää oma joukkonsa eliöitä, joiden määrää majava toimillaan lisää (Thompson ym. 2016). Kaiken kaikkiaan majavan toiminnan on havaittu hyödyttävän suurta joukkoa eri lajeja, ja näin ollen se lisää luonnon monimuotoisuutta paikallisesti ja alueellisesti (Wright ym. 2002, Kivinen ym. 2020). Pääosalle muita eliöitä majava on siis hyödyllinen, vaikka joitain negatiivisia vaikutuksiakin on olemassa; esimerkkinä jotkin kalalajit, joiden kulkua majavapadot estävät, ja suurten harvalajisten hoitometsien monimuotoisuutta ylläpitävien haapojen kaataminen (Stringer & Gaywood 2016). Haavat ovat majavien herkkua ja niitä kaadetaan kaukanakin rantaviivasta (Salandre ym. 2017). Lisäksi majavan

padotessa joen virtaavan veden tilalle syntyy seisovan veden allas, jossa virtaavaan veteen erikoistuneiden lajien osuus vähenee (Washko ym. 2020).

Majavien toimien merkitystä muille lajeille on tutkittu melko paljon, kuten yllä olevasta havaitaan. Majavien vaikutusta muihin nisäkkäisiin kuin lepakoihin ei kuitenkaan ole hyvin selvitetty. Aiemmat tutkimukset ovat melko hajanaisia, perustuen vain vähäisiin havaintoihin ja keskittyvät vain yksittäisiin lajeihin tai pieniin lajiryhmiin (Rosell ym. 2005, LeBlanc ym. 2007, Ciechanowski ym. 2011).

Tutkimuksemme tarkoituksena oli selvittää, millaisia mahdollisia vaikutuksia majavien toiminnalla on muihin nisäkkäisiin: löytyykö majava-altailta enemmän lajeja ja ovatko havaitut lajit runsaampia kuin vertailukohteina olevilla kosteikoilla ja lammilla? Oletuksemme oli, että majava-aitaiden runsas kasvillisuus ja muu eliöstö houkuttelee paikalle niitä hyväksikäyttäviä kasvinsyöjä- ja petonisäkkäitä. Lisäksi tutkimme, miten yleisimpien pikkunisäkkäiden populaatorakenne mahdollisesti eroaa majava-alueiden ja kontrollialueiden välillä. Oletuksena oli, että dominantit yksilöt (vanhat, sukukypsät, suuret ja hyväkuntoiset) löytyisivät paremmasta ympäristöstä (majava-alueet) kuin subdominantit yksilöt, jotka syrjäytetään huonommille alueille (kontrollialueet).

## Aineisto ja menetelmät

Tutkimus toteutettiin vuosina 2017–2019 Hämeenlinnan Evolla, jossa sijaitsee eteläisen Suomen suurin yhtenäinen metsäalue. Alueella on paljon järviä, lampia ja muita kosteikoita.

Euroopanmajava *Castor fiber* oli alueen alkuperäinen laji, joka hävisi Suomesta 1800-luvun lopulla. Evolta ja muusta eteläisestä Suomesta majavat hävisivät tai merkittävästi vähenivät jo muutama sata vuotta aiemmin. Evo on kuitenkin yksi ensimmäisistä paikoista, joihin tehtiin majavien

palautusistutuksia. Alueelle tuotiin alkuperäislajia euroopanmajavaa, mutta myös, kuten myöhemmin ymmärrettiin, amerikanmajavaa *C. canadensis* (Lahti & Helminen 1974). Nykyisin alueella on vain amerikanmajavia (Iso-Touru ym. 2020, <http://riistahavainnot.fi/pienriista/majavatiheys>).

Majavien vaikutusta muihin nisäkkäisiin tutkittiin 20 kosteikoilla tai lammella, joista 10 oli majavien muokkaamia tulva-alueita, ja 10 paikkoja, joissa majavat eivät olleet aiemmin lainkaan nostaneet vedenpintaa tai majavat olivat hylänneet ne jo useita vuosia aiemmin (kontrollialueet).

Tutkimusalueen nisäkkäitä havainnoitiin kolmella menetelmällä: riistakameroin, lumijälkilaskennoin ja pikkunisäkäspyynein.

## Riistakamerat

Riistakamerat (Uovision UV595-Full HD, Ltl 8219A and Burrel S10/S12 HD) olivat käytössä kahtena ajankohtana 12.9.–21.11.2017 ja 15.1.–17.7.2018. Kamerat oli asennettu puihin 120 cm:n korkeudelle 2–5 metrin etäisyydelle rantaviivasta, siten että kuvausalue oli rantaviivan suuntainen. Liiketunnistimilla varustetut kamerat oli ohjelmoitu aktivoituttuaan ottamaan kolmen kuvan sarjoja ja pitämään minuutin tauko kuvasarjojen välillä. Kullakin alueella oli yksi kamera toiminnassa jatkuvasti (yhteensä 20 kameraa), ja kymmentä muuta kameraan siirreltiin alueiden välillä noin kahden viikon välein. Kameroita oli siten jokaisessa paikassa 1–2 kpl niin, että kaikilla alueilla niin sanottu kameravuorokausien määrä oli sama ( $n = 381$ ). Kuva saman lajin yksilöstä laskettiin havainnoksi, jos havaintoaikojen ero oli yli 30 minuuttia.

Havainnot laskettiin yhteen alueittain ja vuodenajoittain (kevät 15.4.–31.5.; kesä 1.6.–31.7.; syksy 1.9.–30.11.; talvi 1.1.–14.4.) Yhteensä 20 alueelta saatiin 80 havaintoa.

## Lumijälkilaskennat

Lumijälkilaskennat suoritettiin 15.1.–12.4.2018 välisenä aikana 1–4 päivää lumisateen jälkeen. Kunkin alueen reitti käytiin läpi viisi kertaa ja laskentareitin pituus per kohde oli 1–2 km alueen koosta riippuen. Lumijälkilaskentareitti kulki 5–20 metrin etäisyydeltä rantaviivasta, ja kaikki reitin poikki risteävät jäljet laskettiin. Tilanteet, joissa eläin oli seurannut reittiä, laskettiin yhdeksi havainnoksi. Kaikkiaan havaintoja kertyi 100 kpl. Jäljet määritettiin laji- tai ryhmätasolle. Rusakon *Lepus europaeus* ja metsäjäniksen *L. timidus* jälkiä ei eroteltu vaan ne luokiteltiin jäniseläimiksi. Hiirten, myyrien ja päästäisten jäljet luokiteltiin vain ryhmään pikkunisäkkäät (Murinae, Arvicolinae ja Soricinae).

## Pikkunisäkäspyynnit

Koska lumijälkilaskennat ja varsinkin riistakamerat ovat melko tehottomia menetelmiä pienten nisäkkäiden havainnoimiseksi ja siksi lajinmäärittämiseen liittyy paljon epävarmuustekijöitä, tehtiin tutkimusalueella pikkunisäkäspyynnit tappavin loukuin 2. –18.10.2017, 23.10.–3.11.2017, 2. –8.5.2018, 28.6.–4.7.2018, 30.7.–5.8.2019, 2. –11.9.2019 ja 2. –9.10.2019. Loukut asetettiin pyyntiin kahteen rannan suuntaiseen linjaan, joista toinen oli n. 1–2 ja toinen 6–7 metriä rannasta. Loukkujen väli linjassa oli 6 m ja loukkuja oli linjaa kohti 15 kpl. Loukut olivat normaaleja hiirenloukkuja, paitsi että rannan läheisessä linjassa loukuista joka kolmas oli suurempi rotanloukku, joka soveltuu paremmin suurikokoisten vesimyyrien *Arvicola amphibius* pyyntiin. Hiirenloukuissa syöttinä oli ruisleipää ja rotanloukuissa porkkanaa. Loukut olivat pyynnissä kaksi yötä pyyntikertaa kohden, ja

ne tarkastettiin myös ensimmäisen yön jälkeen. Kaikkiaan pyyntiponnistus oli suuruudeltaan 8 400 loukkuvuorokautta.

Yleisimmät pikkunisäkäslajit metsämyyrä *Myodes glareolus* ja peltomyyrä *Microtus agrestis* otettiin yksilölliseen tarkasteluun, jotta mahdolliset erot näiden lajien populaatorakenteesta (sukupuolten suhde, ikäjakauma, paino, kunto ja lisääntymistila) eri alueiden välillä saataisiin selvitettyä. Eläimen paino punnittiin ilman suolistoa ja lisääntymistila määritettiin joko lisääntymistilaiseksi (= matuuri; kivekset selvästi näkyvät vähintään n. 6 mm pitkät tai naarailla avoin sukupuoliaukko) tai lisääntymättömäksi (= immatuuri). Kunnan arvioimista varten laskettiin yksilöille kuntoindeksi (= suolistetun eläimen paino/pituus kuonon kärjestä peräaukkoon<sup>2</sup>). Vain metsämyyriltä määritettiin ikä koko yläleuan keskimmäisen poskihampaan ja hammasjuurien pituuden suhteellisten osuuksien perusteella (Viitala 1971).

## Tilastolliset analyysit

Tilastolliset analyysit tehtiin käyttäen R -tilasto-ohjelmaa. Vastemuuttajat, lajien lukumäärä ja yksilöiden määrä riistakamera-aineistossa sekä lajien lukumäärä lumijälkiaineistossa, noudattivat Poisson -jakaumaa. Kamera-aineiston analyysissä käytettiin ohjelmiston ”glmmTMB” pakettia (Brooks ym. 2017) ja ZIP-mallia (Zero-Inflated Poisson), koska aineistossa oli lukuisia kuvia, joissa ei ollut eläimiä. Yksittäinen tutkimusalue (lampi tms.) ja vuodenaika otettiin mukaan tilastolliseen malliin satunnaisvaikutuksena. Lumijälkiaineistossa satunnaistekijöiden ei havaittu vaikuttavan lajien määrään, joten sen suhteen käytettiin yleistettyä lineaarista mallia (GLM). Selittävinä muuttujina olivat paikka (majava- ja kontrollialue) ja pyyntiponnistus (lumijälkilaskennan reitin pituus tai kameravuorokausien lukumäärä; kovariaatteina).

Pikkunisäkkäiden pyyntiaineistossa verrattiin lajien ja yksilöiden määrää pyyntikertaa kohden (60 loukkuvuorokautta) majava-alueiden ja kontrollialueiden välillä. Koska havainnot eri tutkimuspaikoista olivat otaksuttavasti riippuvaisia toisistaan, sisällytettiin alue malliin satunnaistekijänä. Vertailuun käytettiin yleistettyä lineaarista sekamallia (GLMM). Jos sekamalli ei soveltunut aineistoon, jossa oli liikaa 0-havaintoja, käytettiin ZIP-mallia (Zuur & Ieno 2016).

Paras malli valittiin käyttäen Akaiken informaatiokriteeriä (AIC). Mallin validointi tehtiin simuloimalla 10 000 datasettiä ja tarkastelemalla miten hyvin simuloitu data vastasi havaittua. Tilastollisten mallien yksityiskohtainen kuvaus ja valittujen mallien täydelliset tulokset löytyvät alkuperäisartikkeleista (Nummi ym. 2019a, Sundell ym. 2021).

GLM -mallin oletukset eivät toteutuneet lumijälkiaineiston kohdalla yksilöiden määrissä, joten tilastolliseen analyysiin käytettiin yksisuuntaista Wilcoxonin testiä ("wilcox.test" funktio R:ssä). Samoin testiä käytettiin selvittämään eroja yleisimpien lajien runsauksissa majava-alueiden ja kontrollialueiden välillä.

## Tulokset

### Riistakamerat

Kamera-aineistossa havaittiin kaikkiaan 11 nisäkäslajia majava-alueilla ja yhdeksän kontrollialueilla: Keskimäärin lajeja havaittiin majava-alueilla 1.28 vuodenaikaa kohden ja kontrollialueilla 0.70 lajia (estimaatti = 0.59, SE = 0.26, z-arvo = 2.26, p = 0.024; Kuva 1A).

Kamera-aineistossa havaittujen nisäkkäiden yksilömäärä oli samoin suurempi majava-alueilla verrattuna kontrollialueisiin (estimaatti = 0.69, SE = 0.35, z-arvo = 2.00, p = 0.046; Kuva 1C).

Yksittäisistä lajeista hirvet vierailivat useammin majava-alueilla kuin kontrollialueilla (Wilcoxonin

testi  $p = 0.042$ ). Samankaltainen trendi oli havaittavissa ketuilla *Vulpes vulpes* ja supikoirilla *Nyctereutes procyonoides* (Kuva 2A, Taulukko 1). Muut kameroilla havaitut lajit olivat orava *Sciurus vulgaris*, metsäjänis, rusakko, valkohäntäkauris *Odocoileus virginianus*, metsäkauris *Capreolus capreolus* ja mäyrä *Meles meles* (Taulukko 1).

## Lumijälkilaskennat

Lumijälkiaineistossa nisäkäslajeja havaittiin majava-alueilla 10 ja kontrollialueilla kahdeksan. Keskimäärin laskentakilometriä (109,4 km yhteensä) kohden majava-alueilla havaittiin 2.71 lajia laskentakertaa kohti, kun taas vastaava luku kontrollialueilla oli 2.41 (estimaatti = 0.38, SE = 0.15, z-arvo = 2.48,  $p = 0.013$ ; Kuva 1B). Samoin oli jälkien kokonaismäärän ( $n = 100$ ) suhteen; majava-alueilla jälkihavaintoja oli 18.37 ja kontrollialueilla 13.77 (Wilcoxonin testi  $p = 0.035$ ; Kuva 1D). Lajeista majava-alueilla havaittiin hirvien (Wilcoxonin testi  $p = 0.041$ ), saukkojen *Lutra lutra* ( $p = 0.048$ ), lumikkojen *Mustela nivalis* ( $p = 0.007$ ) ja näätien *Martes martes* ( $p = 0.021$ ; Kuva 2B; Taulukko 1) jälkiä kontrollialueita yleisemmin. Muut havaitut lumijäljet kuuluivat pikkunisäkkäille, oravalle, jäniksille *Lepus* spp., supikoirille, sudelle *Canis lupus* ja ilvekselle *Lynx lynx* (Taulukko 1).

## Pikkunisäkäspyynnit

Pikkunisäkäspyyneissä saatiin kaikkiaan kahdeksan lajia ja 215 yksilöä (2.56 yksilöä/loukkuvuorokausi): metsämyyrä, peltomyyrä, metsäpäästäinen (*Sorex araneus*), vesipäästäinen *Neomys fodiens*, vesimyyrä, lumikko, metsäsopuli *Myopus schisticolor* ja metsähiiri

*Apodemus flavicollis* (Kuva 3, Taulukko 2). Näistä kuusi lajia saatiin majava-alueilta ja seitsemän kontrollialueilta. Lajilukumäärissä ei ollut tilastollisesti merkitsevää eroa (estimaatti = -0.14, SE = 0.18, z-arvo = -0.74, p = 0.454; Kuva 3, Taulukko 2). Majava-alueilta puuttuivat metsäsopuli ja metsähiiri sekä kontrollialueilta lumikko. Lajitasolla selkein alueiden välinen ero oli peltomyyrällä, joka oli yli kaksi kertaa yleisempi majava-alueilla. Tosin tilastollisesti merkitsevää eroa ei havaittu johtuen suuresta yksilömäärien vaihtelusta eri tutkimuskohteissa (estimaatti = -0.12, SE = 0.52, z-arvo = -0.23, p = 0.816; Taulukko 2). Lisäksi metsäpäästäinen ja vesipäästäinen saatiin useammin majava-alueilta kuin kontrollialueilta. Yksilömäärät olivat kuitenkin liian pienet tilastolliseen vertailuun. Molemmilla alueilla selvästi yleisin laji oli metsämyyrä ilman eroa majava- ja kontrollialueiden välillä (estimaatti = 0.01, SE = 0.20, z-arvo = 0.04, p = 0.964). Pikkunisäkkäiden kokonaismäärät eivät eronneet toisistaan majava-alueiden (114 yksilöä) ja kontrollien välillä (101 yks.; estimaatti = -0.14, SE = 0.23, z-arvo = -0.61, p = 0.539; Taulukko 2).

Tarkasteltaessa yleisimpien lajien, metsämyyrän ja peltomyyrän, populaatorakennetta, tilastollisesti merkitseviä eroja ei löydetty majava-alueiden ja kontrollialueiden väliltä. Ainoat suuntaa-antavat erot ( $0.05 < p > 0.07$ ) havaittiin metsämyyrien kunnossa (kuntoindeksi suurempi majava-alueilla), peltomyyrien sukupuolijakaumassa (enemmän uroksia majava-altailla) ja peltomyyrien sukukypsyydessä (enemmän immatuureja majava-altailla).

## Pohdinta

Kamera- ja lumijälkihavaintojen perusteella havaitsimme, että majava-alueilla oli enemmän suuria nisäkäslajeja kuin kontrollialueilla. Lisäksi nämä lajit olivat aktiivisempia majava-alueilla kuin kontrolleilla. Vaikka talvisten lumijälkien perusteella pikkunisäkkäitä tuntui liikkuvan majava-alueilla kontrollialueita enemmän, eivät pikkunisäkäspyynnit lumettomana aikana tukeneet tätä

havaintoa; lajisto oli samankaltainen molemmissa tutkituissa elinympäristöissä. Eri pikkunisäkäslajien osuuksissa saalissa oli kuitenkin selkeitäkin eroja.

Kamera-aineistossa, samoin kuin lumijälkiaineistossa, hirvi oli selkeästi yleisempi majavien muokkaamassa ympäristössä. Mishkin & Trenkov (2016) havaitsivat myös hirvien vieraillevan useammin majava-altailla kuin läheisillä muilla kosteikoilla. Hirvi oletettavasti hyötyy majava-altailta löytyvästä ravinnosta. Näiltä alueilta löytyy enemmän hirvieläinten suosimia lehtipuiden taimia sekä ruohovartisia kasveja (Johnston & Naiman 1990a, Hyvönen & Nummi 2008). Hirvelle ovat tärkeitä myös vesikasvit kuten lumpeet ja ulpukat, joita ne halukkaasti käyttävät kesäajan ravintonaan (Stoffyn-Egli & Willison 2011). Vesikasveista hirvi saa maakasvien niukasti sisältämiä ravinteita ja hivenaineita (Fraser ym. 1984). Melko suuri osa majavan kaatamista puista ja niiden oksista jää maastoon, jossa ne ovat hirvien saatavilla myös talvisin (Wolfe 1974, Rosell ym. 2005, omat havainnot). Hirvien on havaittu myös etsivän helpotusta pistäviltä hyönteisiltä vedestä (Stoffyn-Egli & Willison 2011).

Saukko on puolittain vesieläjä, jota majavan toimet hyödyttävät. Majava-altailla on paljon kaloja, sammakkoeläimiä ja vesiselkärangattomia (Nummi 1989, Snodgrass & Meffe 1998, Dalbeck ym. 2007), jotka ovat saukolle mieluista ruokaa (Sulkava 1996). Ravintotilanteen parantamisen lisäksi majavan toimet auttavat saukkoa myös toisella tavalla. Saukolle on talvella elintärkeää päästä vesielementtiinsä ravinnonhakuun (Reid ym. 1994). Majavat ovat syksyllä aktiivisia kerätessään ravintovarastoja talven varalle. Vilkas liikehdintä pesän ympäristössä pitää jäät loitolla syksyllä verrokkialueita pidempään ja mahdollistaa saukon pääsyn veteen näillä alueilla silloin kun se muualla on mahdotonta. Majava voi myös aktiivisesti pitää auki reittejä jään päälle. Vaikka majava-allas mahdollisesti talvella jäätyykin kokonaan, on sen jääpeite muita alueita ohuempi ja vapautuu siten jäistä muita alueita aiemmin (Bromley & Hood 2013).

Kanadalaistutkimuksessa havaittiin, samoin kuin tässä tutkimuksessa, paikallisten saukkojen *Lontra canadensis* suosivan majava-altaita erityisesti talvella (Reid ym. 1994). Ne myös käyttivät majavien

hylkäämiä pesiä lepopaikkoinaan ja omaan lisääntymiseensä (LeBlanck ym. 2007). Yksi tämän tutkimuksen kirjoittajista on havainnut saukkojen parittelevan majavanpesän edustalla samaisella Evon tutkimusalueella (Petri Nummi, suul. ilm.).

Pienpedoista majava-altailta havaittiin enemmän näätiä ja lumikkoja. Myös kettu sekä supikoira tuntuivat olevan runsaampia majava-alueilla kamera-aineistossa. Ketun on havaittu myös aiemmissa tutkimuksissa olevan yleisempi majava-altailta kuin kontrollialueilla erityisesti kesällä ja syksyllä (Mishin & Trenkov 2016). Tämän tutkimuksen lumijälkiaineistossa ketun esiintymisessä majava- ja kontrollialueiden välillä ei ollut eroa. Avoimen veden aikana kettu ja supikoira todennäköisesti hyötyvät majava-alueilla runsaina esiintyvistä sammakoista ja pikkunisäkkäistä (Knudsen 1962, Sutor ym. 2010, Vehkaoja & Nummi 2015).

Näätä ja lumikko eivät ole tyypillisiä lajeja vesistöjen rannoilla, mutta majava-altaille niitä houkuttelevat luultavasti pikkunisäkkäät, joiden lumijälkiä näytti olevan hieman enemmän majava-altailta kuin kontrollialueilla. Molempien lajien ruokavaliosta pikkunisäkkäät muodostavat suurimman osan (Korpimäki ym. 1991, Pullainen & Ollinmäki 1996).

Pikkunisäkkäät löytävät helposti suojaa majava-altailta, joiden ympäristössä makaa majavien kaatamia runkoja ja oksia (Samas & Ulevičius 2015, Thompson ym. 2016) sekä ruohovartisia kasveja (Wright ym. 2002). Ruohovartiset kasvit ja maassa makaavien oksien kuori ovat myös myyrien ravintoa. Ruohovartisia kasveja syövät erityisesti vesimyyriä ja peltomyyriä (Hansson & Larsson 1978). Näistä vesimyyrien määrissä ei havaittu eroa majava- ja kontrollialueiden välillä. Tosin vesimyyrien kokonaismääräkin oli vähäinen. Sen sijaan peltomyyriä saatiin saaliiksi yli kaksi kertaa enemmän majava-altailta kuin kontrollialueilta. Ero ei kuitenkaan ollut tilastollisesti merkitsevä, johtuen peltomyyriä määrän suuresta vaihtelusta eri tutkimusalueilla. Kuitenkin peltomyyriä saatiin kahdeksalta majava-alueelta kymmenestä, kun taas vastaava suhde kontrollialueilla oli viisi kymmenestä. Latviassa peltomyyriä on havaittu myös löytyvän useammin majavanpesistä kuin ympäröiviltä kontrollialueilta (Samas & Ulevičius 2015).

Pikkunisäkäsppyntien ainoa lumikko saatiin majava-altaalta, jolta samalla pyyntikerralla saatiin saaliiksi myös useita peltomyyriä. Peltomyyrän on havaittu olevan lumikolle erityisen haluttu saalis erityisesti kesällä lisääntymisaikana, koska peltomyyrät elävät tiheissä populaatioissa ja ovat esimerkiksi metsämyyrään isompia ja kömpelömpiä liikkeissään (Henttonen 1987, Pusenius & Viitala 1993). Lumikon kannattaa siis saalistaa alueilla, joilla on myyriä tiheästi ja ne ovat suuria sekä suhteellisen helposti kiinniotettavia.

Päästäisistä metsäpäästäistä ja vesipäästäistä saatiin molempia saaliiksi enemmän majava-altailta kuin kontrollialueilta; tosin kokonaismäärät olivat niin pieniä, ettei tilastollista eroa voitu havaita. Molemmat lajit kuitenkin hyötyvät majava-aitaiden runsaista selkärangattomista (Churchfield 1982, 1985), joita ne käyttävät ravinnokseen. Vesipäästäinen hyötynee myös majavatulvikoiden laajoista matalan veden alueista (Nummi & Hahtola 2008), joissa ne vesiselkärangattomia metsästäessään ovat turvassa suuremmilta petokaloilta. Metsäpäästäinen voi hyödyntää rannalla lepäviä juuri kuoriutuneita hyönteisiä, kun taas vesipäästäinen syö myös vedessä eläviä selkärangattomia sekä sammakoita. Näitä ravintokohteita löytyy runsaasti majava-altailta (Nummi ym. 2011, Vehkaoja & Nummi 2015, Bush & Wissinger 2016). Samas ja Ulevičius (2015) havaitsivat metsäpäästäisen useammin majavanpesistä kuin ympäröivistä metsistä.

Oletuksemme myyrien populaatorakenteesta eivät juurikaan toteutuneet, vaikkakin metsämyyrien kunto vaikutti olevan majava-alueilla kontrollialueita parempi. Majava-alueilla hieman suurempi osa yksilöistä oli uroksia, jotka olivat vielä immatuuressa. Peltomyyrällä nuoret urokset ovat se ryhmä populaatiosta, joka liikkuu eniten etsiessään uusia elinalueita (esim. Myllymäki 1977) ja onkin luonnollista, että juuri kyseinen ryhmä ensin löytää uudet majavien muokkaamat ympäristöt.

Maailmalla on harvoja koko pikkunisäkäslajistoon keskittyviä tutkimuksia majava-alueilta. Medin & Clary (1991) tutkivat pikkunisäkäslajistoa majava-altailta Idahossa Yhdysvalloissa. Myöskään he eivät havainneet merkittäviä eroja pikkunisäkäslajistossa, vaikka

yksilömäärät olivatkin majava-altailla kolminkertaiset kontrollialueisiin verrattuna. Suurimmat erot havaittiin kalliovuortenruohomyyrien (*Microtus montanus*) ja päästäisten (*Sorex* spp.) määrissä. Pohjois-Amerikan *Sorex*-suvun päästäiset muistuttavat meikäläisiä päästäisiä hyönteissyönnissään, ja kalliovuortenruohomyyrä on hyvin samankaltainen kuin meikäläinen peltomyyrä elinympäristövaatimustensa suhteen: se suosii ruohoisia ja kosteita alueita, joita löytyy majava-altailta (Murie 1971, Henttonen & Hansson 1984), joten näiltä osin tutkimus tukee omia havaintojamme.

Majava lisää toiminnallaan elinympäristön rakenteellista monimuotoisuutta, joka luo uudenlaisia ympäristöjä, jotka hyödyttävät toisia lajeja (Stringer & Gaywood 2016). Esimerkiksi lepakot hyötyvät tulva-alueiden muodostamista aukoista saalistusalueinaan muuten melko tiheässä metsässä (Ciechanovski ym. 2011). Majavien toimet lisäävät myös ympäristöstä löytyviä resursseja, joista ravinto lienee kaikkein tärkein. Majavatulvikot eivät siten ole lepakoille pelkkää hyvää lentelymaastoa, vaan tarjoavat myös runsaasti ravintoa vedestä kuoriutuvien hyönteisten muodossa (Nummi ym. 2011).

Tässä työssä ei tutkittu tarkemmin miten majavat monipuolistavat fyysistä ympäristöään tai miten niiden toimet lisäävät ravintoresursseja, mutta monet aikaisemmat tutkimukset ovat osoittaneet näiden tekijöiden merkityksen lajirikkauden ja yleisen tuottavuuden lisääjinä (esim. Nummi & Hahtola 2008, Vehkaoja ym. 2015). Tulva-alueella eliöiden määrät kasvavat kaikilla trofiatasoilla, mikä on seurausta ravinteiden vapautumisesta hajoavasta veden alle jäävästä orgaanisesta materiaalista (Stringer & Gaywood 2016, Johnston 2017).

Vaikka isompien nisäkkäiden lajimäärä ja runsaus olivat suurempia majava-altailla kuin kontrollialueilla, samoja lajeja löytyi kuitenkin molemmilta alueilta. Näin ollen tutkimusalueellamme majavat eivät suoranaisesti lisänneet lajirikkuutta. Tulevaisuudessa olisikin hyödyllistä tehdä maisematason vertailua sellaisten laajempien alueiden kesken, joista toisella olisi majavia mutta toiselta majavat kokonaan puuttuvat; tällaisia on tehty vesilinnuilla (Nummi ym.

2019b). Tämän tyyppisiä alueitahan Suomesta löytyy. Pikkunisäkkäiden osalta samankaltaisia eroja kuin suurempien nisäkkäiden kohdalla ei havaittu. Suuntaa-antavia eroja lajistossa havaittiin, mutta osa lajeista oli liian vähälukuisia luotettavien tulosten saamiseksi. Tämän vuoksi edellä mainittu maisematason vertailu olisi hyödyllinen ja myös pyyntiponnistuksen lisääminen voisi tuoda esille merkitseviä eroja.

### Kiitokset

Kenttätöissä avustivat Steven Lexmond, Erminia Scarpulla, Ophelie Huet, Markus Wittstamm, Alina Posdziech ja Marvin Brandjes. Lämmin kiitos heille!

### Summary: Beaver actions facilitate other mammals

Beavers (*Castor* spp.) are well-known ecosystem engineers and their actions facilitate other species. Engineering of beavers is largely based on their habit to build dams, and that way increases the water level and creates vast shallow water areas. Submerged debris and vegetation feed decomposers, and this increase of resources is also reflected to other trophic levels. Additionally, beavers cut down even large trees for food and constructions, leaving unwanted tree species to stand and to die slowly. In this way, beavers create open areas in forested landscape and increase the amount of dead wood available for saproxylic species.

The presence of beavers is known to increase the productivity and biodiversity in otherwise low productive ecosystems, such as in boreal zone, positively affecting many species from plants and invertebrates to amphibians and waterfowl. However, little is known about beavers' effect on other mammals, except on bats and some individual species or species groups. Community level studies on other mammals are rare.

The aim of this study is to investigate the mammal assemblage in beaver modified habitats. We predict that the increased productivity and biodiversity caused by beaver modifications and observed in other organisms can also be seen in mammal community; more species and higher activity of individuals in beaver modified habitats than control wetlands.

The study was conducted in Evo forested area, southern Finland during 2017-2019. The area is mainly coniferous and mixed forests interspersed with hundreds of small lakes, ponds and other wetlands. Originally the area was occupied by the European beaver (*Castor fiber*), but the species was hunted to extinction in Finland in the end of 1800's. Later beavers, European and North American beavers (*C. canadensis*), were reintroduced to the area. Currently only North American beavers exist in Evo.

Ten beaver modified sites and ten adjacent control wetlands were selected for the study. In this study, mammals were observed in three methods: game cameras, snow tracks and small mammal trappings.

Game cameras were in operation during two periods 12.9.–21.11.2017 ja 15.1.–17.7.2018. Study sites had 1-2 cameras in operation, so that 20 cameras were in fixed position, while other 10 were moved between sites. Each site had the same number of camera days. Cameras were attached to the trees in the height of 120 cm, 2-5 m from the shoreline, facing along the shore line. The photos with same species were considered as an individual observation if the time interval between photos was more than 30 min. The cameras were set to take three photos per trigger. Minimum trigger interval was 1 min.

Snow trackings were conducted 1-4 days after snowfall during 15.1.-12.4.2018. Each site was surveyed five times and the length of the route was 1-2 km. All tracks crossing the route (5-20 m from shore line) were counted and species were identified. Some tracks were identified only at the group level, such as hares (*Lepus* spp.) and small mammals (shrews, mice and voles).

Snap-trapping survey of small mammals was conducted as the two other methods were insufficient to detect these species (cameras) or species identification was too difficult (snow tracking). Snap-traps were set in two parallel lines, 1-2 m and 6-7 m from the shoreline. Each line had 15 traps. Traps were small metal mouse snap-traps, except that the line closer to shoreline had three larger rat snap-traps better suitable for larger species such as the water vole. The distance between the traps in lines was six meters and small the snap-traps were baited with rye bread and large snap-traps with carrot.

Description of statistical analyses and complete set of results can be found in the original articles (Nummi et al. 2019a, Sundell et al. 2021)

There were more species per beaver habitats than control areas in the camera data. Also, the mammal activity was higher in beaver habitats. Among individual species, the moose was more common in beaver habitat than in controls. Similar trends were observed in red foxes and raccoon dogs.

Similarly, more species and individuals were observed in beaver habitats than controls in snow-tracking data. The moose was more abundant in beaver modified habitat compared to control areas. The same was observed in activity of pine martens, otters and least weasels.

There were no differences in small mammal abundance or their activity between two habitats. However, there were some differences in species composition. The bank vole was the most common species in both habitats. The field voles were more than twice as abundant in the beaver habitats as in the controls, even though the difference was not statistically significant due to high variance. Shrews were relatively rare and therefore statistical comparison between habitats was not possible, but water shrews and common shrews both were more commonly found in beaver modified habitats. The only least weasel observed was captured in a beaver habitat. On the other hand, yellow-necked mice and wood lemmings were captured only at the control sites.

In the case of larger mammals, our results were in accordance with our expectations; there were more species and individuals in beaver modified habitats than in other control wetlands. This result was verified with two methods, with camera traps and with snow tracking. Although in snow-tracking data, there seemed to be a trend that small mammals were more numerous in beaver habitats, this could not be verified in snap-trappings in snow free period. Instead, small mammal species numbers were not different between the two habitats, nor were the individual numbers. Still we observed differences in species composition.

The moose was more abundant in beaver modified habitats compared to controls in both methods directed to larger mammals. Moose is likely to benefit from abundant food resources in beaver habitats. In flooded areas, there are abundant aquatic vegetation and young deciduous trees, which are favoured food for moose. Furthermore, beavers do not collect all the wood they have been cut down, while some are still left aside and they are available for moose also during winter.

The otter also benefits from the abundant food resources in beaver areas. Flooded areas harbour lots of fish, amphibians and invertebrates, as food for otter. Beaver actions favour otters also in other ways. Beaver activity in the pond keeps it free from the ice cover later than other ponds in autumn and also frees them from ice earlier in spring. This creates the essential access of otters to their aquatic hunting grounds. Otters also used abandoned beaver lodges for resting and breeding.

Small carnivores, such as the pine marten and the least weasel, and in lesser extent the raccoon dog and the red fox, are likely to be lured into beaver modified habitats by food, mainly amphibians and small mammals. Especially, the least weasel is dependent on small mammals as prey. The field vole is the main prey item among the voles, and it was abundant in beaver habitats. Therefore it was not surprising that the only least weasel was captured during the small mammal

trapping in beaver habitat. Shrews as insectivores find also plenty of food in beaver modified habitats: emerging insects and other invertebrates. Water shrews eat also amphibians.

Although we observed differences in species numbers at the site level, largely the same species existed at the landscape level. Therefore it would be very useful to repeat the study in two landscapes one with and another without beavers to see whether the beaver actually increases the species richness in the larger landscape scale. For the small mammals, probably more effort is needed to detect possible differences in habitat selection in rare species, which were in the catch of this study too scarce for conclusive results.

#### Kirjallisuus/References

- Bromley, C. K. & Hood GA 2013: Beavers (*Castor canadensis*) facilitate early access by Canada geese (*Branta canadensis*) to nesting habitat and areas of open water in Canada's boreal wetlands. – Mammalian Biology. 78: 73–77.
- Brooks, M. E., Kristensen, K., van Benthem, K. J., Magnusson, A., Berg, C. W., Nielsen, A., Skaug, H. J., Mächler, M. & Bolker, B. M. 2017: glmmTMB balances speed and flexibility among packages for zero-inflated generalized linear mixed modeling. – The R journal 9: 378–400.
- Bruno, J. F., Stachovicz, J. J. & Bertness, M. D. 2003: Inclusion of facilitation into ecological theory. – Trends in Ecology and Evolution 18: 119–125.
- Bush, B. M. & Wissinger, S. A. 2016: Invertebrates in Beaver-Created Wetlands and Ponds. Teoksessa/In: Batzer D, Boix D (Toim./eds.) Invertebrates in Freshwater Wetlands, pp 411–449. Springer, Cham.
- Churchfield, S. 1982: Food availability and the diet of the common shrew, *Sorex araneus*, in Britain. – Journal of Animal Ecology 51: 15–28.

- Churchfield, S. 1985: The feeding ecology of the European water shrew. - *Mammal Review* 15: 13-21.
- Ciechanowski, M., Kubic, W., Rynkiewicz, A. & Zwolicki, A. 2011: Reintroduction of beavers *Castor fiber* may improve habitat quality for vespertilionid bats foraging in small river valleys. – *European Journal of Wildlife Research* 57: 737–747.
- Coverdale, T. C., Kartzinel, T. R., Grabowski, K. L., Shriver, R. K., Hassan, A. A., Goheen, J. R., Palmer, T. M. & Pringle, R. M. 2016: Elephants in the understory: opposing direct and indirect effects of consumption and ecosystem engineering by megaherbivores. – *Ecology* 97: 3219–3230.
- Dalbeck, L., Lüsher, B. & Ohlhoff, D. 2007: Beaver ponds as habitats of amphibian communities in a central European highland. - *Amphibia-Reptilia* 28: 493–501.
- Fraser, D., Chavez, E. R. & Palohelmo, J. E. 1984: Aquatic feeding by moose: selection of plant species and feeding areas in relation to plant chemical composition and characteristics of lakes. – *Canadian Journal of Zoology* 62: 80–87
- Iso-Touru, T., Huitu, O., Tapio, M., Kučinskienė, J., Ulevičius, A., Bukelskis, E., Tirronen, K., Fyodorov, F., Saarma, U., Panchenko, D. Valdmann, H. & Kauhala K. 2020: Low genetic polymorphism in the re-introduced Eurasian beaver (*Castor fiber*) population in Finland: implications for conservation. – *Mammal Research* 65: 331–338.
- Hansson, L. & Larsson, T. B. 1978: Vole diet on experimentally managed reforestation areas in northern Sweden. – *Ecography* 1: 16–26.
- Henttonen, H. 1987: The impact of spacing behaviour in microtine rodents on the dynamics of the least weasel – a hypothesis. – *Oikos* 50: 366–370.
- Henttonen, H. & Hansson, L. 1984: Interspecific relations between small rodents in European boreal and subarctic environments. – *Acta Zoologica Fennica* 172: 61–65.
- Hyvönen, T. & Nummi, P. 2008: Habitat dynamics of beaver *Castor canadensis* at two spatial scales. – *Wildlife Biology* 14: 302–308.

- Johnston, C. A. 2017: *Beavers: Boreal Ecosystem Engineers*. Springer, Cham, Switzerland.
- Johnston, C. A. & Naiman, R. J. 1990: Browse selection by beaver: effects on riparian forest composition. – *Canadian Journal of Forest Research* 20: 1036–1043.
- Jones, C. G., Lawton, J. H. & Shachak, M. 1994: Organisms as ecosystem engineers. – *Oikos* 69: 373–386.
- Kivinen, S. Nummi, P. & Kumpula, T. 2020. Beaver-induced spatiotemporal patch dynamics affect landscape-level environmental heterogeneity. – *Environmental Research Letters* 15: 094065.
- Korpimäki, E., Norrdahl, K. & Rinta-Jaskari, T. 1991: Responses of stoats and least weasels to fluctuating food abundances: is the low phase of the vole cycle due to mustelid predation? – *Oecologia*, 88: 552–561.
- Knudsen, G. I. 1962: Relationship of beaver to forest, trout and wildlife in Wisconsin. — Wisconsin Conservation Department Technical Bulletin 25.
- Lahti, S. & Helminen, M. 1974: The beaver *Castor fiber* (L.) and *Castor canadensis* (Kuhl) in Finland. – *Acta Theriologica* 19: 177–189.
- LeBlanc, F. A., Gallant, D., Vasseur, L. & Léger, L. 2007. Unequal summer use of beaver ponds by river otters: influence of beaver activity, pond size, and vegetation cover. – *Canadian Journal of Zoology* 85: 774–782.
- Medin, D. E. & Clary, W. P. 1991: Small mammals of a beaver pond ecosystem and adjacent riparian habitat in Idaho. – US Department of Agriculture, Forest Service, Intermountain Research Station. Vol. 445.
- Mishin, A. S. & Trenkov, I. P. 2016: Dry beaver ponds as habitats attracting large mammals. — *Russian Journal of Theriology* 15: 75–77.
- Murie, J. O. 1971: Behavioral relationships between two sympatric voles (*Microtus*): relevance to habitat segregation. – *Journal of Mammalogy* 52: 181–186.

- Myllymäki, A. 1977: Intraspecific competition and home range dynamics in the field vole *Microtus agrestis*. – *Oikos* 29: 553–569.
- Nummi, P. 1989: Simulated effects of the beaver on vegetation, invertebrates and ducks. – *Annales Zoologici Fennici* 26: 43–52.
- 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* 24: 623–633.
- 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., Vehkaoja, M., Pumpanen, J. & Ojala, A. 2018: Beavers affect carbon biogeochemistry: both short-term and long-term processes are involved. – *Mammal Review* 48: 298–311.
- Nummi, P., Liao, W., Huet, O., Scarpulla, E. & Sundell, J. 2019a: The beaver facilitates species richness and abundance of terrestrial and semi-aquatic mammals. – *Global Ecology and Conservation* 20: e00701.
- Nummi, P., Suontakanen, E.-M., Holopainen, S. & Väänänen, V.-M. 2019b: The effect of beaver facilitation on Common Teal: pairs and broods respond differently at the patch and landscape scales. – *Ibis* 161: 301–309.
- Pulliainen, E. & Ollinmäki, P. 1996: A long-term study of the winter food niche of the pine marten *Martes martes* in northern boreal Finland. – *Acta Theriologica* 41: 337–352.
- Pusenius, J. & Viitala, J. 1993: Varying spacing behaviour of breeding field voles, *Microtus agrestis*. – *Annales Zoologici Fennici* 30: 143–152
- Reid, D. G., Code, T. E., Reid, A. C. H. & Herrero, S. M. 1994: Spacing, movements, and habitat selection of the river otter in boreal Alberta. – *Canadian Journal of Zoology* 72: 1314–1324.

- Rosell, F., Bozsér, O., Collen, P. & Parker, H. 2005: Ecological impact of beavers *Castor fiber* and *Castor Canadensis* and their ability to modify ecosystems. – *Mammal Review* 35: 248–276.
- Salandre, J. A., Beil, R., Loehr, J. A. & Sundell, J. 2017: Foraging decisions of North American beaver (*Castor canadensis*) are shaped by energy constraints and predation risk. – *Mammal Research* 62: 229–239.
- Samas, A. & Ulevicius, A. 2015: Eurasian beaver activity favours small mammals common for the forest. – *Baltic Forestry* 21: 244–252.
- Snodgrass, J. W. & Meffe, G. K. 1998: Influence of beavers on stream fish assemblages: effects of pond age and watershed position. – *Ecology* 79: 928–942.
- Stachowicz, J. J. 2001: Mutualism, facilitation, and the structure of ecological communities. – *BioScience* 51: 235–246.
- Stoffyn-Egli, P., & Willison, J. M. 2011: Including wildlife habitat in the definition of riparian areas: the beaver (*Castor canadensis*) as an umbrella species for riparian obligate animals. – *Environmental Reviews* 19: 479–494.
- Stringer, A. P. & Gaywood, M. J. 2016: The impacts of beavers *Castor* spp. on biodiversity and the ecological basis for their reintroduction to Scotland, UK. – *Mammal Review* 46: 270–283.
- Sulkava, R. 1996: Diet of otters *Lutra lutra* in central Finland. – *Acta Theriologica* 41: 395–408.
- Sundell, J., Liao, W. & Nummi, P. 2021: Small mammal assemblage in beaver modified habitats. – *Mammal Research*, 66: 181–186.
- Sutor, A., Kauhala, K. & Ansorge, H. 2010: Diet of the raccoon dog *Nyctereutes procyonoides* – a canid with an opportunistic foraging strategy. – *Acta Theriologica* 55: 165–176.
- Thompson, S., Vehkaoja, M. & Nummi, P. 2016: Beaver-created deadwood dynamics in the boreal forest. – *Forest Ecology and Management* 360: 1–8.
- Vehkaoja, M. & Nummi, P. 2015: Beaver facilitation in the conservation of boreal anuran communities. – *Herpetozoa* 28: 75e87.

- Vehkaoja, M., Nummi, P., Rask, M., Tulonen, T. & Arvola, L. 2015: Spatiotemporal dynamics of boreal landscapes with ecosystem engineers: beavers influence the biogeochemistry of small lakes. – *Biogeochemistry* 124: 405–415.
- Viitala, J. 1971: Age determination in *Clethrionomys rufocanus* (Sundevall). - *Annales Zoologici Fennici* 8: 63-67.
- Washko, S., Roper, B. & Atwood, T. B. 2020: Beavers alter stream macroinvertebrate communities in north-eastern Utah. – *Freshwater Biology* 65: 579–591.
- Wolfe, M. L. 1974: An overview of moose coactions with other animals. — *Le Naturaliste Canadien* 101: 437–456.
- 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. 2016: A protocol for conducting and presenting results of regression-type analyses. – *Methods in Ecology and Evolution* 7: 636–645.

Janne Sundell

Helsingin yliopisto, Lammin biologinen asema

*University of Helsinki, Lammi Biological Station*

*Pääjärventie 320*

*FI-16900 Lammi, Finland*

*e-mail: [janne.sundell@helsinki.fi](mailto:janne.sundell@helsinki.fi)*

Wenfei Liao

*Helsingin yliopisto, Bio- ja ympäristötieteellinen tiedekunta*

*University of Helsinki, Faculty of Bio- and environmental Sciences*

*P.O.Box 65*

*FI-00014 University of Helsinki, Finland*

Petri Nummi

Helsingin yliopisto, Metsätieteiden osasto

*University of Helsinki, Department of Forest Sciences*

*P.O.Box 27*

*FI-00014 University of Helsinki, Finland*

Hyväksytty/Accepted 20.4.2021

Taulukko 1. Tilastollisten testien (Wilcoxonin testi) tulokset: kamerahavaintoja keskimäärin per vuodenaika per alue ja havaittuja lumijälkiä kilometriä kohden per reitti majava-alueilla ja kontrollialueilla. MA on majava-alue ja KA on kontrollialue. Symboli ”\*” osoittaa tilastollisesti merkitsevää eroa ( $P < 0.05$ ) ja ”-” tilannetta, jossa ei ole lainkaan havaintoja tai havaintojen määrä on liian pieni tilastolliseen vertailuun.

*Table 1. Wilcoxon's test results of mean visits per season per area and snow tracks per kilometer per survey by the beaver and the control patches. BA is abbreviation for beaver patches, and CA for control patches. The symbol “\*” indicates significance, and the symbol “-” means no observation or the observations were too few to test the significance.*

Laji, <i>species</i>	Riistakamerat, <i>game cameras</i>			Lumijäljet, <i>snow tracks</i>		
	MA, BA	KA, CA	P	MA, BA	KA, CA	P
Pikkunisäkkäät, <i>small mammals</i>	-	-	-	6.07	4.85	0.119
Jänikset, <i>hares</i>	0.38	0.18	-	5.98	4.84	0.292
Rusakko, <i>brown hare</i>	0.05	0.08	-	-	-	-
Metsäjänis, <i>mountain hare</i>	0.33	0.10	-	-	-	-
Hirvi, <i>moose</i>	0.48	0.10	0.042*	0.39	0.00	0.041*
Metsäkauris, <i>roe deer</i>	0.08	0.08	-	-	-	-
Valkohäntäpeura, <i>white-tailed deer</i>	0.23	0.05	-	-	-	-
Näätä, <i>pine marten</i>	0.03	0.00	-	0.47	0.17	0.021*
Orava, <i>red squirrel</i>	0.05	0.03	-	1.67	0.61	0.317

Lumikko, <i>leas</i>	-	-	-	0.49	0.02	0.007*
<i>weasel</i>						
Mäyrä, <i>badger</i>	0.05	0.05	-	-	-	-
Saukko, <i>otter</i>	0.05	0.00	-	0.40	0.18	0.048*
Ilves, <i>lynx</i>	-	-	-	0.05	0.00	-
Supikoira, <i>raccoon</i>	0.60	0.20	0.070	0.02	0.00	-
<i>dog</i>						
Kettu, <i>red fox</i>	0.80	0.28	0.050	2.79	3.79	0.400
Susi, <i>wolf</i>	-	-	-	0.03	0.00	-

---

Taulukko 2. Pikkunisäkäsryyryneissa havaittu lajien ja yksilöiden kokonaismäärä sekä näiden määrä pyyntikertaa kohden (60 loukkuvuorokautta per pyyntikerta) majava-alueilla ja kontrollialueilla.

*Table 2. Total number of small mammal individuals and number of individuals per trapping occasion (60 trap-nights) in the beaver and control sites.*

	Majava-alueet, <i>beaver sites</i>		Kontrollialueet, <i>control sites</i>	
	Yhteensä, <i>total</i>	Per pyyntikerta, <i>per trapping</i>	Yhteensä, <i>total</i>	Per pyyntikerta, <i>per trapping</i>
Lajeja, <i>species richness</i>	6	0.87 ± 0.92	7	0.76 ± 0.75
Yksilömäärä, <i>abundance</i>	114	1.63 ± 1.88	101	1.44 ± 1.77
Metsämyyrä, <i>bank vole</i>	71	1.01 ± 1.41	79	1.17 ± 1.36
Peltomyyrä, <i>field vole</i>	31	0.41 ± 1.01	13	0.17 ± 0.64
Vesimyyrä, <i>water vole</i>	1	-	1	-
Metsäsopuli, <i>wood lemming</i>	0	-	2	-
Metsähiiri, <i>yellow- necked mouse</i>	0	-	2	-
Metsäpäästäinen, <i>common shrew</i>	6	-	2	-
Vesipäästäinen, <i>water shrew</i>	4	-	2	-
Lumikko, <i>least weasel</i>	1	-	0	-

Kuvatekstit:

Kuva 1. Lajirunsaus riistakamera-aineistossa (A) ja lumijälkiaineistossa (B), nisäkshavainnot kamera-aineistossa vuodenaikaa ja aluetta kohden (C) ja nisäkkäiden lumijälkiä/km/laskentareitti (D). Kuvaajassa paksu viiva on mediaani, laatikkoa rajaavat 1. ja 3. kvantiili, hajonnat kuvaavat minimi- ja maksimiarvoja ja avoimet pisteet merkkäavat aineistosta poikkeavia havaintoja.

*Fig. 1. Boxplots of the game camera trapping and the snow track survey. Species richness in game cameras (A) and in snow tracking surveys (B), mammal visits per season per area in game cameras (C), and snow track counts/km per survey (D). Thick line is median, the box represents 1. and 3. quantiles, bars show minimum and maximum, and circles are outliers.*

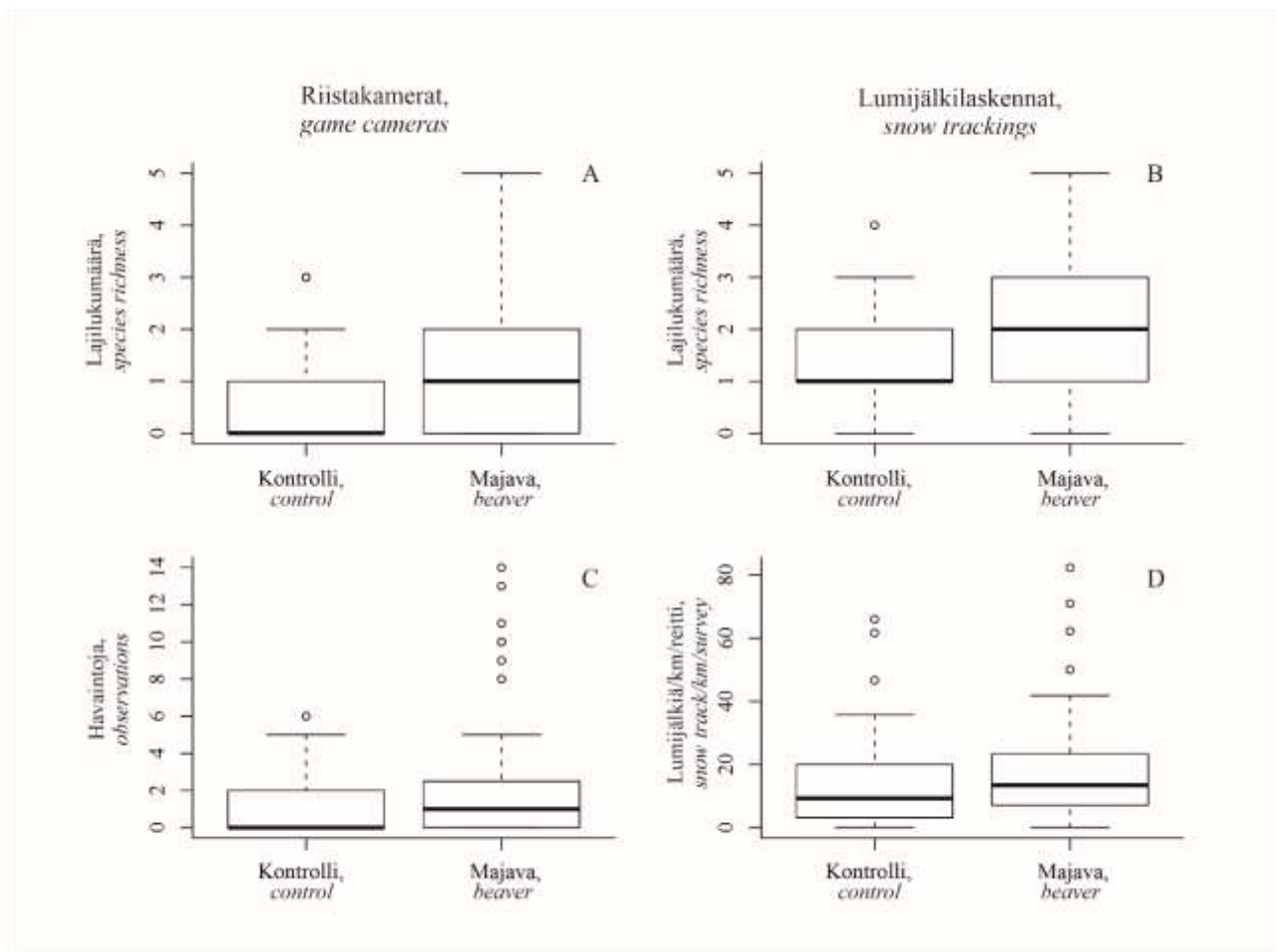
Kuva 2. (A) Riistakameroin ja (B) lumijälkilaskennoissa havaitut nisäkkäät majava- ja kontrollialueilla. Kuvaajaan on otettu vain lajit, joilla on havaittu eroa tilastollisen testin merkitsevyytasolla  $P < 0.05$  (\*) tai  $P < 0.10$  (○) (kaikkien havaittujen lajien osalta katso Taulukko 1).

*Figure 2. (A) Accumulated mammal visits in beaver and control areas according to game camera trappings; (B) mean snow track numbers per kilometer per survey route of four species in beaver and control patches. Only species showing  $P < 0.05$  (\*) or  $P < 0.10$  (○) shown in figures (for all species, see Table 1).*

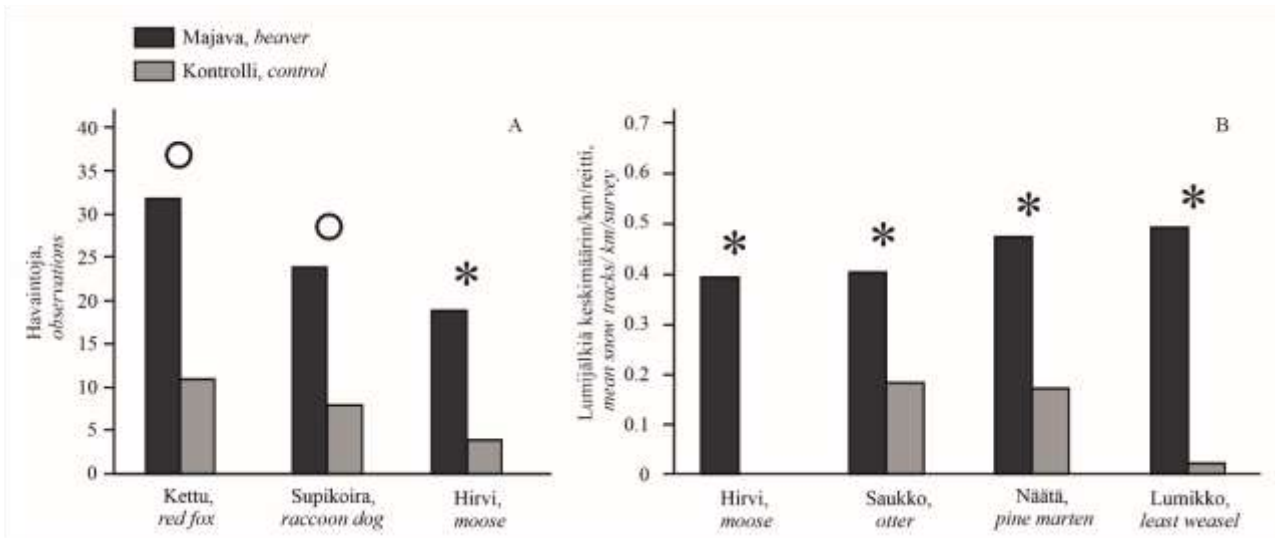
Kuva 3. Pikkunisäkäspsyynneissä havaittujen lajien lukumäärät majava- ja kontrollialueilla.

*Figure 3. Number of individuals of different species observed in small mammal trappings.*

Kuva 1.



Kuva 2.



Kuva 3.

