

Amerikanmajava *Castor canadensis* Suomessa ja Euroopassa: pohdintoja vaikutuksista ja mahdollisesta hävittämisestä

Mia Vehkaoja, Petri Nummi, Howard Parker, Göran Hartman ja Frank Rosell



Photo: Heikki Kokkonen

Kun amerikanmajava eli kanadanmajava istutettiin Suomeen, tavoitteena oli alkuperäisen, sukupuuttoon metsästetyn lajin palautusistutus. Amerikanmajavan ja alkuperäisen euroopanmajavan ekologiset lokerot ovat päällekkäiset. Sitä kumpi lajeista on vahvempi kilpailija, ei vielä varmasti tiedetä. Varovaisuusperiaatteen mukaisesti tulee amerikanmajavan uhka euroopanmajavalle ottaa vakavasti.

Suomesta vuonna 1868 sukupuuttoon kuolleen euroopanmajavan *Castor fiber* istutukset aloitettiin vuonna 1935, ja vuonna 1937 uudelleenistutusten tueksi tuotiin Yhdysvalloista amerikanmajavaa *Castor canadensis* (Lahti & Helminen 1974, Parker ym. 2012). Tuolloin majavien taksonomiaa ei

tarkoin tunnettu. Viimeisten kahden vuosisadan aikana majava pitkään luokiteltiin joko yhdeksi lajiksi tai kahdeksi alalajiksi (Morgan 1868). Vasta vuonna 1973 Lavrov ja Orlov määrittivät *Castor*-suvun koostuvan itse asiassa kahdesta eri lajista, joilla on eri kromosomimäärä (Cf = 48, Cc = 40).

Euroopan- ja amerikanmajavan populaatioiden kehitys Euraasiassa

Euroopanmajavan alkuperäinen levinneisyys ulottui läpi Euraasian arktisilta alueilta Välimerelle, Atlantilta laikuittaisena Tyynelle valtamerelle sekä rannikkovesistöistä puurajalle saakka (Nolet & Rosell 1998). Amerikanmajavan alkuperäinen levinneisyys Pohjois-Amerikassa oli aivan yhtä laaja (Novak 1987). Pääasiassa 1500–1800-luvulla tapahtuneen liikametsästyksen vuoksi kumpikin laji kävi miltei sukupuuton partaalla. 1800-luvun lopulla oli Euraasiaan jäänyt jäljelle vain kahdeksan eristäytynyttä euroopanmajavapopulaatiota (Halley & Rosell 2002). Fennoskandiassa euroopanmajava säilyi vain Norjassa 100 yksilön populaationa (Rosell & Parker 2011). Suomessa viimeiset yksilöt metsästettiin vuonna 1868 (Lahti & Helminen 1974) ja Ruotsissa 1870-luvun alussa (Hartman 2011).

Vuonna 1935 Norjasta siirrettiin 17 (9 urosta ja 8 naarasta) euroopanmajavaa Suomeen viiteen eri paikkaan. Neljään paikkaan (Evo, Keuruu–Koskenpää, Noormarkku ja Pallasjärvi) istutettiin kaksi paria ja yhteen (Ruovesi) yksi uros. Uudelleenistutusten tueksi Norjasta pyydettiin lisää majavia, mutta niitä ei saatu. Tästä johtuen Suomeen tuotiin New Yorkista, Yhdysvalloista seitsemän amerikanmajavayksilöä (3 urosta ja 4 naarasta) vuonna 1937. Kaksi paria vapautettiin Säamingin alueelle ja yksi Keuruu–Koskenpää-alueelle, ja yksi yksinäinen naaras vapautettiin samalle alueelle (Ruovesi), jonne oli istutettu yksinäinen euroopanmajavauros. Keuruu–Koskenpää-alueelle ja Ruovedelle istutettiin siis lähekkäisinä vuosina sekä euroopan- että amerikanmajavaa.

Sääminkiin istutetut amerikanmajavaparit lisääntyivät suojeltuina nopeasti aiemmin majavattomalla alueella. Noihin aikoihin Säamingissä ei myöskään juuri esiintynyt majavia syöviä petoja. Vuonna 1945 aloitettiin Säamingin majavien elävänäpyynti, jonka tarkoituksena oli siirtää yksilöitä uusille alueille Pohjois- ja Itä-Suomeen, lähelle Venäjän rajaa (Lahti & Helminen 1974). Itä-Suomen istutuksista majavia levisi 1950-luvun alussa Venäjän Karjalaan (Danilov & Kan'shiev 1983). Seuraavina vuosina tehtiin lukuisia samanlaisia amerikanmajavaistutuksia eri puolille Suomea ja Karjalaa. Vuoteen 2003 mennessä Karjalan alueen amerikanmajavapopulaatio oli kasvanut arviolta 8 000 yksilön joukoksi (Danilov ym. 2011a). Toisin kävi vuonna 1935 Suomeen istutetuille euroo-

panmajavapopulaatioille. Syitä euroopanmajavakantojen huonoon kasvuun ei tiedetä (Lahti 1997). Vain Satakunnan hitaasti kasvava populaatio on säilynyt Lounais-Suomessa vuoden 1935 istutuksista. Tällä hetkellä euroopanmajavaa esiintyy lähes kaikkialla Satakunnassa. Vasta viime aikoina tämä populaatio on kohdannut Itä-Suomesta nopeammin levittäytyneen amerikanmajavapopulaation (Lahti 1997). Vuonna 2010 Suomessa on arvioitu olevan 9 000–10 000 majavaa, joista noin 2 000 on euroopanmajavia (Kauhala 2012).

Ruotsissa vapautettiin noin 80 Norjasta saatua euroopanmajavaa useisiin eri paikkoihin vuosien 1922–1939 aikana. Vuonna 1999 Ruotsin populaatioksi arvioitiin noin 100 000 yksilöä. Ruotsin majavakanta ulottuu aina Pohjois-Ruotsiin ja Suomen rajalle asti (Hartman 1999). Norjassa pieni jäljelle jäänyt populaatio on kasvanut nykyiseen 70 000 yksilön kokoonsa (Rosell & Parker 2011). Euroopanmajavapopulaatiot ovat keskittyneet Itä- ja Kaakkois-Norjaan, eikä yhtään yksilöä tiedetä olevan Suomen rajan läheisyydessä (Parker 2005, Rosell & Parker 2011). Vaikka Pohjois-Suomeen istutettiin useita amerikanmajavia (Danilov ym. 2011a), vain pienen populaation tiedetään nykyään elävän alueella (Kauhala & Turkia 2013). Myöskään lukuisat euroopanmajavaistutukset Pohjois-Norjaan eivät ole olleet menestyksekkäitä (Parker 2005). Pohjois-Fennoskandian majavattomuus huolestuttaa ruotsalaisia ja norjalaisia suojeluviranomaisia. He pelkäävät amerikanmajavan leviävän Pohjois-Fennoskandian Suomesta (Rosell & Parker 2011). Toisaalta Etelä- ja Itä-Karjalassa on suuria alueita, joilla on tällä hetkellä amerikanmajavan istutuksista huolimatta vain euroopanmajavia (Nolet & Rosell 1998). Vuodesta 1926 lähtien tiedetään lukuisia Fennoskandian ulkopuolisia tarkoituksellisia amerikanmajavan vapautuksia sekä tahattomia yksilöiden karkaamisia (Parker ym. 2012). Näistä yksikään ei Venäjän istutuksia lukuun ottamatta ole johtanut pysyvän populaation muodostumiseen. Tosin pieniä amerikanmajavapopulaatioita esiintyy useilla alueilla, joilta niitä nykyään pyritään poistamaan (Dewas ym. 2012).

Vuoden 1937 istutuksista lähtien Fennoskandian amerikanmajavakanta on muutamia poikkeuksia lukuun ottamatta saanut kasvaa ilman euroopanmajavan kilpailun vaikutusta. Fennoskandian nykyinen amerikanmajavapopulaatio on tällä hetkellä keskittynyt Itä- ja Keski-Suomeen. Viimeisten vuosikymmenien aikana näiden kahden



Kuva 1. Majavalajien levinneisyys Euroopassa (uudelleenpiirretty Parker ym. 2012 kartasta).

Figure 1. Distribution of beaver species in Europe (re-drawn from the map published in Parker et al. 2012).

lajin kannat ovat kuitenkin kohdanneet kahdella alueella; Pirkanmaalla ja Venäjän Karjalassa. Gausen (1934) syrjäyttävän kilpailun periaatteen mukaan kaksi samassa ekologisessa lokerossa elävää lajia ei voi esiintyä samalla alueella loputtomiin. Nyt onkin mahdollista pyrkiä tarkastelemaan näiden kahden lajin välistä kilpailua ja kohtaamista kahdella eri alueella. Keskeinen kysymys on: johtaako kohtaaminen yhteisloon vai syrjäyttävään kilpailuun? Yhtenä mahdollisuutena voi olla euroopanmajavan tuhoutuminen alueellisesti tai jopa koko mantereelta.

Tässä artikkelissa tarkastelemme: 1) esiintyykö näiden kahden lajin käyttäytymisessä, ekologiassa tai elämänvaiheissa jotakin kilpailuetua tuovaa ominaisuutta, 2) antaako aiempi tutkimus todisteita jommankumman lajin kilpailuedun puolesta, 3) millainen vaikutus kilpailulla on nisäkkäiden sukupuutoissa sekä 4) amerikanmajavan levittämisen lainsäädöllistä puolta. Lopuksi esitämme mahdollisen strategian amerikanmajavan torjumiseksi ja lopulliseksi hävittämiseksi Euraasiasta.

Aineisto

Sekä parempi lisääntymiskyky että suurempi ruumiin koko voi parantaa lajin kilpailukykyä.

Parempi lisääntymiskyky nopeuttaa populaation kasvua (Hastings 1996, Williamson & Fitter 1996, Sakai ym. 2001), ja suurempi ruumiin koko auttaa aggressiivisissa yhteenotoissa (Parker 1974, Smith & Parker 1976). Molempien majavalajien ruumiin koossa voidaan olettaa esiintyvän suurta vaihtelua, koska kummankin lajin alkuperäinen esiintymisalue on niin laaja (MCNab 1971). Lisäksi amerikanmajavan lisääntymismenestyksen tiedetään vaihtelevan elinympäristön laadun mukaan (Novak 1987). Tästä johtuen käytimme kilpailutilanteen tarkastelussa vain Fennoskandiassa ja Karjalassa tehtyjä tutkimuksia.

Vertailimme Fennoskandiassa ja Karjalassa tehtyjen tutkimusten perusteella majavalajien aikuisten yksilöiden ruumiin kokoa (ruumiin pituus ilman häntää, sekä ruumiin paino häntä mukaan luettuna) ja lisääntymiskykyä (sikiömäärä) (taulukko 1). Aikuisiksi luettiin yksilöt, jotka olivat vähintään kaksivuotiaita. Ruumiin painon vertailuun otettiin mukaan kummatkin sukupuolet molemmilta lajeilta, sillä majavilla ruumiin paino ei juuri eroa sukupuolten välillä (Novak 1987, Danilov ym. 2011b). Lisäksi molemmat sukupuolet puolustavat reviiriä (Cambell ym. 2005), mikä on tärkeä huomio lajien välisessä kilpailussa. Kaikki aineiston eläimet on otettu kiinni tai tapettu metsästyskauden (20.8–30.4) aikana.

Taulukko 1. Majavalajien koko ja lisääntymisvertailu. Keskiarvot on esitetty keskihajonnan vaihteluna ± 1 (Parker ym. 2012).

Table 1. Comparative life history characteristics of adult North American and Eurasian. The mean values are described as variation of standard deviation ± 1 (Parker et al. 2012).

Lähde, references	Aikuisen ruumis, adult body		
	Pituus, length (cm)	Paino, mass (kg)	Sikiömäärä, foetus number
<i>C. canadensis</i>			
Lahti & Helminen (1974)			Keskiarvo, mean = 4.7 Vaihtelu, range: 1–8 N = 9 Kasvava populaatio, yksilöt ≥ 2 vuotta, growing population, for animals ≥ 2 years old
Ruusila ym., et al. (2000)			Keskiarvo, mean = 3.7, N = 24 Sama populaatio kuin Lahti & Helminen (1974), same population as Lahti & Helminen (1974)
Danilov ym., et al. (2011b)	Keskiarvo, mean = 76.8 Vaihtelu, range: 69.0–85.0, N = 34	Keskiarvo, mean = 17.2 Vaihtelu, range: 13.8–23.1, N = 34	Vain Venäjän Karjalan aikuiset yksilöt (ei tarkempaa ikämäärittystä), for animals classified as adults (no age stipulated) from the Karelia region
<i>C. fiber</i>			
Danilov ym., et al. (2011b)	Keskiarvo, mean = 80.5 Vaihtelu, range: 76.0–86.0, N = 41	Keskiarvo, mean = 17.8 Vaihtelu, range: 14.4–24.0, N = 41	Vain Leningradin alueen aikuiset yksilöt (ei tarkempaa ikämäärittystä), For animals classified as adults (no age stipulated) from the Leningrad region
Tutkimuksemme, our study		Keskiarvo, mean = 17.0 Vaihtelu, range: 9.0–25.6, N = 107	Keskiarvo, mean = 2.4 Vaihtelu, range: 1–5, N = 32 Norjalaiset yksilöt ≥ 2 vuotta, for Norwegian animals ≥ 2 years old
Mörner (1990)			Keskiarvo, mean = 2.5 Vaihtelu, range: 1–5, N = 43 Yksilöt ≥ 16 kg, kevyet ensisynnyttäjät saattoivat jäädä pois tutkimuksesta, includes only individuals ≥ 16 kg, i.e. some lighter, primiparous 2-year olds were likely excluded
Tutkimuksemme, our study		Keskiarvo, mean = 17.6, Vaihtelu, range: 11.0–26.0, N = 149	Sten Lavсандin ruotsalainen aineisto: yksilöt ≥ 3 vuotta, Swedish data provided by Sten Lavсанд for animals ≥ 3 years old

Lajien ekologian vertailu

Molemmat majavalajit esiintyivät alun perin hyvin moninaisissa elinympäristöissä (Novak 1987, Rosell ym. 2005) ja ovat morfologialtaan, käyttäytymiseltään ja ekologialtaan hyvin samanlaisia (Djoshkin & Safonov 1972, Danilov & Kan'shiev 1983, Novak 1987, Nolet & Rosell 1998, Rosell ym. 2005, Danilov ym. 2011b,c). Mielenkiintoisia tuloksia on saatu Luoteis-Venäjältä, jossa kummatkin lajit elävät. Alun perin Danilov ja

Kan'shiev (1983) esittivät, että amerikanmajava olisi aktiivisempi patojen ja kekopesien rakentaja sekä parempi harmaalepän *Alnus incana* hyödynnäjä. Suomestakin tuli samansuuntaisia havaintoja (Ruusila 1997). Uusimmissa tutkimuksissaan, joissa majavia tutkittiin samanlaisissa ympäristöissä, Danilov ja kumppanit (2011a) kiistävät aiemmin havaitsemansa erot lajien välillä. He toteavat, että ”rakennusaktiivisuudessa ei ole lajispesifejä piirteitä, ja se ilmeisesti määräytyy elinympäristön geomorfologisten ja hydrografisten piirteiden mu-



Amerikanmajavan pato. Amerikan- ja euroopnamajava ovat rakennustoimissaan ilmeisesti hyvin samanlaisia.

Dam made by the Canadian beaver. Both the Canadian and European beaver apparently build in a similar way.

kaan”. Myös Kauhala ja Turkia (2013) ovat todenneet, että samankaltaisissa habitaateissa elävien euroopan- ja amerikanmajavien ympäristönkäyttö on hyvin samanlaista. Näiden vähäisten tutkimusten valossa päädyimme tässä vaiheessa siihen, että eri majavalajien ekologiset lokerot ovat varsin päällekkäiset.

Ruumiin koolla voi olla merkitystä jos alkuperäislajin ja vieraslajin välillä on kilpailua, joka johtaa aggressioihin (Okubo ym. 1989, Sidorovich & MacDonald 2001). Amerikanmajava on hieman euroopnamajavaa lyhyempi, kun taas painoltaan lajit ovat samankaltaiset (Danilov ym. 2011b, taulukko 1). Amerikanmajava ei siis näyttäisi tässä suhteessa olevan vahvempi kilpailija. Koska samankokoisilla kilpailevilla lajeilla esiintyy usein aggressiivisia kohtaamisia (Parker 1974, Smith & Parker 1976, Sidorovich ym. 1999), oletamme eri majavalajien välillä esiintyvän aggressioita niiden esiintyessä samoilla alueilla.

Euroopnamajavan sikiömäärä (≈ 2.5) on pienempi kuin amerikanmajavalla (≈ 4.0 , ks. taulukko 1). Pienemmästä sikiömäärästä johtuen myös

euroopnamajavan pentuekoko on pienempi kuin amerikanmajavan. Euroopnamajavalla se on venäläisissä tutkimuksissa ollut 1.9–2.2 ja amerikanmajavalla 3.2–4.0 (Danilov 1995, Danilov ym. 2011a). Lisäksi Rosell & Parker (1995) laskivat Euroopassa ja Amerikassa julkaistujen aineistojen perusteella euroopnamajavan perhekooksi 3.8 ($N = 13$ tutkimusta; vaihteluväli 2.4–5.5) ja amerikanmajavan 5.2 ($N = 51$ tutkimusta; vaihteluväli 2.7–9.2). Niinpä parempi hedelmällisyys vaikuttaa ainoalta selvältä tekijältä, joka tekisi amerikanmajavasta paremman kilpailijan. Tämä voisi olla yksi selittävä tekijä amerikanmajavan paremman levittäytymisen taustalla Suomessa (Nummi 2001b).

Amerikanmajavan piirteitä vieraslajina

Vieraslajit eivät pelkästään levittäydy uusille alueille, vaan saattavat aiheuttaa uudelle ympäristölleen myös vahinkoa (Mack ym. 2000). Amerikanmajava on levittäytynyt ja lisääntynyt Euraasiassa, mutta onko siitä aiheutunut uudelle ympäristölleen haittaa? Tähän mennessä se ei ole

aiheuttanut yhdenkään lajin sukupuuttoon taikka levittänyt haitallisia taudinaiheuttajia tai loisia (Rosell ym. 2001). Puiden kaatamisesta ja patojen tulvista aiheutuneita metsätuhoja aiheuttavat kummatkin lajit. Tuhojen laajuudessa ei myöskään esiinny lajien välillä eroja (Danilov ym. 2011a).

Kahden läheistä sukua olevan lajin hybridit voidaan nähdä alueen alkuperäisen lajin uhkana (Groning & Hochkirch 2008). Yhtään elossa syntynyttä amerikan- ja euroopanmajavan hybridiä ei tiedetä syntyneen (Lavrov 1996). Tarhatuilla yksilöillä on yritetty tuottaa hybridejä siinä kuitenkaan onnistumatta (Zurowski 1983), vaikka eläimet kylä ovat paritelleet (Lavrov & Orlov 1973). Amerikanmajava ei siis aiheuta mitään edellä mainittuja ongelmia euroopanmajavalle.

Majavalajien kohtaamiset Suomessa ja Karjalassa

Suomessa majavalajit ovat kohdanneet kolmessa eri paikassa; Kanta-Hämeessä Evon läheisyydessä, Pohjois-Suomessa sekä Keuruu–Koskenpää-alueella. Keuruu–Koskenpää-alueelle istutettiin 1935 kaksi euroopanmajavaparia, joista populaatio kasvoi 12 yksilöön vuoteen 1938 mennessä (Linnamies 1956). Vuonna 1938 alueelle vapautettiin yksi amerikanmajavapari sekä vuonna 1940 kaksi euroopanmajavanaarasta ja yksi amerikanmajava. Vuonna 1955 alueella esiintyi noin 20 majavayksilöä (Linnamies 1956). Euroopanmajavan uskotaan kadonneen alueelta vuoteen 1975 mennessä (Lahti & Helminen 1980). Nykyään alueella tavataan vain amerikanmajavaa (Kauhala 2012).

Evon alueelle istutettiin kaksi euroopanmajavaparia vuonna 1935. Evon kanta kasvoi ja levittäytyi ympäröiville alueille. Esimerkiksi Hauhon Lähdejärvestä ammuttiin majava 1940-luvun alussa (Heimo Peltola, suull. ilm.). Vuonna 1955 Kanta-Hämeen alueella esiintyi 15–18 euroopanmajavayksilöä. Vuonna 1957 Evolle istutettiin amerikanmajavaa. Evon euroopanmajavapopulaatiolle kävi kuten Keuruu–Koskenpäänkin kannalle, eli se katosi vuosiin 1970–1975 mennessä (Lahti & Helminen 1980).

Lappiin Sallaan istutettiin myös vuonna 1935 kaksi euroopanmajavaparia ja vuoden 1945 lisääntymisen kolme majavayksilöä olivat oletettavasti euroopanmajavaa. Amerikanmajavaa Lappiin tuotiin vuonna 1950, jolloin sinne vapautettiin yhteensä 13 yksilöä. Amerikanmajavaa vapautet-

tiin Lappiin vielä lisää vuosien 1954 (10 yksilöä) ja 1955 (5 yksilöä) aikana. Vuonna 1955 Lapin alueen majavakanta käsitti 80–100 yksilöä, joista noin 30 yksilöä oli euroopanmajavaa (Linnamies 1956). Seuraavien 20 vuoden aikana majavakanta ensin kasvoi ja alkoi sitten pikku hiljaa hävitä. Vuonna 1975 Lapin populaatio käsitti vain amerikanmajavaa (100–150 yksilöä) (Lahti & Helminen 1980). 1980-luvulla Lappia asutti enää muutama kymmenen majavaa (Ermala ym. 1989). Nykyään majavaa esiintyy Lapin alueella, mutta tarkkaa tietoa populaation koosta ei ole.

Kaikilla kolmella Suomen kohtaamisalueella lopputulos on ollut sama; euroopanmajavan katoaminen alueelta. Yksilömäärät näillä alueilla ovat kuitenkin olleet niin pieniä, että jotkin populaatiot ovat voineet hävitä sattuman kauppaa. Lajien välisestä suhteesta on saatu ehkä kattavampaa tietoa Venäjän puolelta Karjalasta. Venäjällä majavalajit ovat kohdanneet laajalla vyöhykkeellä (kuva 1), ja siellä Danilov ym. (2011) havaitsivat amerikanmajavan kadonneen euroopanmajavan levittäytymisen seurauksena. Syitä euroopanmajavan voitokulkuun ei vielä tiedetä, joten kysymys syrjäyttävän kilpailun osuudesta jää edelleen avoimeksi.

Voiko syrjäyttävä kilpailu olla alkuperäislajin sukupuuton syynä?

Petojen ja taudinaiheuttajien leviäminen uusille alueille on aiheuttanut lukuisia alkuperäislajien sukupuuttoja, varsinkin eristäytyneillä alueilla kuten saarilla. Vain muutamia sukupuuttoja tiedetään aiheutuneen vieraslajin syrjäyttäessä alkuperäislajin kilpailun kautta (Ebenhard 1988, Davis 2003). On mahdollista, että kilpailusta johtuvissa sukupuutoissa on huomattava aikaviive (Crooks 2005).

Onko siis mahdollista, että amerikanmajava voisi syrjäyttää euroopanmajavan Euraasiassa? Kunkin vieraslajin leviämishistoria on ainutlaatuisen (Richardson ym. 2000), ja aikaviive vielä vaikeuttaa vaikutusten havaitsemista (Crooks 2005). Silti olemassa olevista tapauksista saadaan jotain osviittaa siitä, mitä saattaa tapahtua. Pohjoisamerikkalainen harmaaorava *Sciurus carolinensis* on vaihteittain syrjäyttänyt punaoravan *S. vulgaris* Italiassa ja Isossa-Britanniassa (Wauters ym. 2000, Martinoli ym. 2010) ja minkki *Neovison vison* vesikon *M. lutreola* lähes koko Euroopasta viimeisen 100 vuoden aikana (Maran & Henttonen 1995, Maran ym. 1998). Suomessa ja Karjalassa



Amerikanmajava saa enemmän poikasia kuin euroopanmajava.

Canadian beaver has a larger litter size than the European beaver.

majavalajit ovat eläneet yhdessä 60 vuoden ajan, minkä kuluessa amerikanmajavakanta on kasvanut nopeasti. Vieraslajin aiheuttama laajamittainen syrjäyttäminen voi nisäkkäillä viedä jopa vuosisatoja (Kamler & Ballard 2002, Reid 2011), joten euroopanmajavan häviäminen voisi viedä hyvin pitkän ajan. Niinpä tähänkin tapaukseen sopii vieraslajeihin yleisesti sovellettu ”varovaisuusperiaate”, jonka mukaan potentiaalisesti haitalliseen vieraslajiin tulee suhtautua vakavasti ja ryhtyä ennakoiiviin toimenpiteisiin haittojen minimoimiseksi (Crooks 2005).

Teoria ja käytäntö tukevat havaintoa, jonka mukaan kahden samalla alueella elävän lajin ekologisten lokeroiden on erottava jossakin suhteessa, jotta lajien samanaikainen esiintyminen olisi mahdollista (Macarthur & Levins 1964, Schoener 1974, Wauters ym. 2002). Koska majavalajien välillä ei juuri näyttäisi esiintyvän eroja, ne eivät todennäköisesti pysty elämään samalla alueella yhdessä kovin pitkään.

Amerikanmajavan poiston lailliset lähtökohdat

Oletamme, ettei yksikään Euroopan valtio halua amerikanmajavan leviävän alueelleen. Suurimmalla osalla Euroopan maista on kansallisia ympäristölakeja estämässä vieraslajien leviämistä. Lisäksi useat kansainväliset sopimukset pyrkivät estämään vieraslajien leviämistä maiden sisällä sekä välillä (Genovesi 2001). Amerikanmajavan leviämisen estämiseksi on siis vahva eettinen ja laillinen perusta.

Kannattaako amerikanmajava poistaa Euraasiasta vain alueellisesti vai kokonaan?

Emme tällä hetkellä tiedä, seuraako amerikanmajavan leviämistä euroopanmajavan sukupuutto. Ilmeisesti ainakin paikallisia populaatioita saattaa hävitä, varsinkin jos euroopanmajava osoittautuu heikommaksi kilpailijaksi. Varovaisuusperiaatteen mukaisesti ainakin amerikanmajavan paikallisia

populaatioita pitäisi säädellä tai jopa kokonaan poistaa.

Amerikanmajavan laajamittainen poisto on ainakin teoriassa mahdollista. Lisäksi majavan metsästys voidaan nähdä myös taloudellisesti houkuttelevana. Turkiskauppa houkutteli tappamaan majavia 400 vuoden ajan Pohjois-Amerikassa (Novak 1987) ja jo varhemmin Euroopassa (Nummi 1987). Myöhemmin sekä loukut että ampuma-aseet ovat olleet tehokkaita majavakantojen pienentämisessä (Parker ym. 2002, Parker ym. 2007). Metsästys on hidastanut kummankin lajin kantojen kehitystä Suomessa (Ermala 1997, Lahti 1997). Keväällä tapahtuva metsästys kohdistuu aikuisiin, erityisesti tiineenä oleviin naaraisiin. Asutetut pesät havaitaan maastosta helposti syksyllä talvivarastojen keruun jälkeen (Novak 1987), mikä tehostaa majavien pyyntiä. Suomalaiset metsästäjät ovat hyvin järjestäytyneitä ja tottuneita avustamaan riistatutkimusta ja kantojen hoitoa (Linden ym. 1996), ja Venäjällä turkismetsästys on edelleen yleinen ja hyväksytty elinkeino (Safonov & Saveliev 2001). Eli kohtuullisen hyvät kannanhoitomenetelmät poistolle ovat olemassa. Argentiinaan suunniteltu amerikanmajavan poistosuunnitelma voisi olla kiintoisa malli poistolle (Anderson ym. 2012).

Nisäkkäiden hävittäminen on tehokkainta saarilla (Courchamp ym. 2003), ja esimerkiksi piisamin *Ondatra zibethicus* ja rämemajavan *Myocastor coypus* poisto Iso-Britanniasta oli menestyksekkästä (Gosling & Baker 1989). Vaikka amerikanmajavan hävittäminen tapahtuukin mantereella, on sen pääkanta melko rajatulla alueella, minkä pitäisi tehostaa hävittämistä. Amerikanmajavan pienten populaatioiden poistamisen useilta Euraasian alueilta, kuten Luxemburgista ja Belgiasta (Dewas ym. 2012), ei pitäisi osoittautua ongelmalliseksi. Valitettavasti alueilla, joilla molemmat majavalajit esiintyvät, hävittämisen hintana on joidenkin euroopanmajavayksilöiden poistaminen. Jos Danilovin (2011c) havainnot euroopanmajavasta parempana kilpailijana ovat yleispäteviä, tarvitaan aktiivisia poistotoimia lähinnä amerikanmajavan leviämisen estämiseksi Euraasian pohjoisosiin. On kuitenkin tärkeä selvittää kumpi lajeista on vahvempi kilpailija.

Poistosuunnitelma

Ehdottamamme amerikanmajavan poistosuunnitelma noudattaa IUCN:n vieraslajiryhmän suo-

situksia (Veitch ym. 2011). Se on myös linjassa Suomen vieraslajistrategian kanssa (Kansallinen vieraslajistrategia 2012). Menetelminä hyödynnetään metsästystä, elävänäpyyntiä, palautusistutuksia sekä populaatioiden tarkkailua. Muita toimenpiteitä ei tarvita.

Pienten populaatioiden poistot

Euraasian pienet ja eristäytyneet amerikanmajavapopulaatiot tulee paikallistaa ja poistaa ennen kuin ne pääsevät leviämään. Yksilöt, joista ei ole varmuutta lajista, tulee pyydystää elävänä ja määrittää laji. Lajimäärittäminen voi tehdä anaalirauhasen eritteen värin perusteella (Rosell & Sun 1999) tai geenitestin avulla (Kuehn ym. 2000, Dewas ym. 2012). Määrittämisen jälkeen amerikanmajavat voidaan joko steriloida (Dewas ym. 2012) tai lopettaa. Kyseiset toimenpiteet ovat erityisen tärkeitä Satakunnassa sekä Pohjois-Suomessa, missä on uhkana amerikanmajavan leviäminen Ruotsiin ja Norjaan.

Keskeiset tutkimuskysymykset

Lounais-Suomessa ja Venäjän Karjalassa on tärkeää tutkia kahden lajin samanaikaista esiintymistä kolmen ydinkysymyksen kautta: 1) esiintyykö lajien välillä syrjäyttävää kilpailua ja jos esiintyy niin kumpi laji on vahvempi, 2) pystyvätkö amerikanmajavayksilöt levittäytymään ja valtaamaan euroopanmajavan asuttamia alueita; onnistuuko amerikanmajava lisääntymään ja muodostamaan pysyviä populaatioita kyseisillä alueilla, 3) minkälaista panosta tarvitaan amerikanmajavapopulaatioiden poistamiseksi.

Amerikanmajavan poistaminen Euraasiasta

Amerikanmajavan hävittäminen Venäjän Karjalasta hankaloituu, mikäli se kykenee levittäytymään euroopanmajavan asuttamille alueille. Toisaalta jos euroopanmajava pystyy pysäyttämään amerikanmajavien leviämisen, kuten Danilov ym. (2011c) olettavat, on amerikanmajavan hävittäminen paljon helpompaa. Mikäli euroopanmajava pystyy kilpailulla syrjäyttämään amerikanmajavan, pystytään amerikanmajavapopulaatiot vaiheittain poistamaan alueilta ympäröimällä ne euroopanmajavapopulaatioilla. Viimeisenä vaihtoehtona on poistaa alueilta kummatkin majavalajit.

Amerikanmajavan poistosuunnitelma voisi

koostua kahdesta toimenpiteestä: 1) amerikkamajavan tehometsästys esimerkiksi poistamalla yömetsästystä koskevat rajoitukset, ja 2) edistämällä eurooppamajavakantojen kasvua tietyillä alueilla suojelemalla niitä niin kauan kunnes kasvutavoitteet ovat saavutettu. Amerikkamajavaa tulisi tehometsästä samanaikaisesti koko sen levinneisyysalueella. Metsästyksen tulisi olla tehostettua erityisesti levinneisyysalueen rajoilla. Näin levinneisyysaluetta saataisiin supistettua vaihteittain. Populaatioiden seuranta on äärimmäisen tärkeää, jottei yhtään populaatiota selviydy. Kun Pohjois-Suomessa mahdollisesti esiintyvät amerikkamajavat on saatu hävitettyä, tulisi niiden tilalle istuttaa eurooppamajavaa. Pohjois-Suomen lisäksi uudelleenistutuksia kannattaisi tehdä myös Karjalassa sekä Ruotsin ja Norjan pohjoisosissa. Eurooppamajavan istuttamista esimerkiksi Nuuksioon, joka on erillään amerikkamajavan esiintymisalueesta, voisi myös harkita.

Hävytysuunnitelmaa toteutettaessa on tärkeää pitää näiden kahden lajin populaatioiden välissä asuttamattomia alueita, koska lajien sekoituessa hävitystoimet vaikeutuvat. Vahinkoa aiheuttavat eurooppamajavayksilöt voitaisiin pyydystää elävänä ja siirtää uusille alueille esimerkiksi Pohjois-Suomeen (tai Nuuksioon). Elävänäpyynnin parantamiseksi on kehitetty uusia menetelmiä (Novak 1987, Rosell & Kvinlaug 1998, Rosell & Hovre 2001), joita kannattaisi hyödyntää. Kun amerikkamajavan poistamista ja eurooppamajavan uudelleenistuttamista tehdään samaan aikaan, saadaan amerikkamajava poistettua Euraasiasta tehokkaasti.

Yhteenveto

Koska näiden kahden lajin ekologiset lokerot ovat niin päällekkäiset, voidaan olettaa jommankumman majavalajin lopulta syrjäyttävän toisen, ainakin alueellisesti. Se kumpi laji selviää kilpailusta voittajana, ei ole täysin selvää. Todisteita kummankin lajin paremmasta kilpailukyvyistä on saatu. Tämän vuoksi on hyvä ryhtyä varotoimenpiteisiin amerikkamajavan leviämisen estämiseksi. Karjalassa amerikkamajavan levittäytymistä näyttäisi estävän eurooppamajavan esiintyminen, joten vahvoilla eurooppamajavan kannoilla pystyttäisiin eristämään amerikkamajavapopulaatiot pienelle alueelle. Eristetyt populaatiot pystyttäisiin tällöin poistamaan metsästyksellä taikka pyynnillä. Eurooppamajavaa kannattaisi istuttaa kyseisille



Majava rakentaa kekopesän yleensä tulvikon keskelle. Pesän suuaukko sijaitsee aina veden alla. Majava-altaalle tyyppistä on myös laaja kanavaverkosto.

Beaver builds a lodge usually in the middle of the flood. The mouth of the lodge always lies under water. A wide channel network is typical for beaver ponds.

alueille välittömästi amerikkamajavan poistojen jälkeen.

Alueilla, joilla laji esiintyvät rinnakkain, pitää yksilöt pyytää elävänä, ja esimerkiksi DNA-määrityksellä selvittää kumpi laji on kyseessä. Lajin varmistumisen jälkeen amerikkamajavayksilöt voitaisiin joko steriloida tai lopettaa. Alueilla, joilla lajit esiintyvät rinnakkain on lisäksi tärkeää tutkia lajien välisistä suhteista, kuten lajien ravinnon käyttöä, kumpi puolustaa reviiriään ja voittaa aggressiivisia kohtaamisia lajien välillä, esiintykö lajien välillä paritteluja ja syntykö elinkelpoisia hybridejä. Varsinkin Pohjois-Suomessa on tärkeää estää amerikkamajavan leviäminen Ruotsiin ja Norjaan. Pohjois-Suomen alueella tulisi kaikki amerikkamajavayksilöt poistaa ja korvata eurooppamajavilla.

Kiitokset. Haluamme kiittää Maj ja Tor Nesslingin säätiötä tutkimuksen rahoittamisesta sekä kahta anonyymiä arvioijaa käsikirjoituksen parannusehdotuksista.

Summary: American beaver *Castor canadensis* in Finland and Europe: a discussion of the potential consequences and an eradication strategy

The Eurasian beaver *Castor fiber* (Cf) became extinct in Finland in 1868. Reintroduction began in 1935 with 17 individuals brought from Norway. Two years later seven North American beavers *C. canadensis* (Cc) arrived from New York. Many zoologists at the time only recognized the existence of one species. However, after chromosome comparisons (Cf = 48, Cc = 40) were performed in 1973, the presence of two species was acknowledged, and the status of Cc changed to an invasive alien species.

Of the two introduced species Cc has turned out to reproduce more effectively. To date Cc populations have been expanding and dispersed to Russia. The two beaver species have recently converged on two fronts: Finland and northwestern Russia. The niches of the both species are identical, so according to Gause's competitive exclusion principle the two species cannot coexist indefinitely. Which one is the better competitor remains unclear. Co-introduction may lead to the coexistence of the two species or the competitive exclusion of either species.

We reviewed published cases of interspecies contact and compared their life history, ecology and behaviour. The few published incidences of contact were inconclusive with respect to competitive advantage. The body size of the two species is similar, but Cc litter size is slightly larger. Only minor differences in life history, ecology and behaviour were found to exist, suggesting nearly complete niche overlap. According to the invasive species strategies of the EU and Finland, the eradication of Cc is well justified, as a distinct risk exists that Cc may eventually competitively exclude Cf. A positive aspect of the introduction of Cc is that it has not caused any known extinctions or transmitted damaging parasites or pathogens.

It would be essential to take cautious action and seriously consider eradicating Cc from Eurasia. The main goals should be to thoroughly locate and remove all small, isolated Cc populations or groups throughout the continent before they spread, and to make more of an effort at studying the outcomes of when the two species meet. In northern Finland the fundamental goal is to prevent the dispersion of Cc to Sweden and Norway. All Cc individuals in North Finland must be removed and replaced by Cf. We conclude that a successful eradication should still be possible if the will to do so exists.

Kirjallisuus/References

Anderson, C.B., Soto, N., Cabello, J.L., Pastur, G.M., Lencinas, M.V., Wallem, P.K., Antúnez, D. & Davis, E. 2012: *Castor canadensis* Kuhl (North American Beaver). Building effective alliances between research and management to mitigate the impacts of an invasive ecosystem engineer: Lessons from the study and control of *Castor canadensis* in the Fuegian Archipelago.

– Teoksessa/In: Francis, R.A. (toim./ed), A Handbook of Global Freshwater Invasive Species. pp. 343–355. Earthscan. London.

Campbell, R.D., Rosell, F., Nolet, B.A. & Dijkstra, V.A.A. 2005: Territory and group sizes in Eurasian beavers (*Castor fiber*): echoes of settlement and reproduction? – *Behavioural Ecology and Sociobiology* 58: 597–607.

Courchamp, F., Chapuis, J.L. & Pascal, M. 2003: Mammal invaders on islands: impact, control and control impact. – *Biological Reviews* 78: 347–383.

Crooks, J.A. 2005: Lag times and exotic species: The ecology and management of biological invasions in slow-motion. – *Ecoscience* 12: 316–329.

Danilov, P.I. 1995: Canadian and European beavers in Russian northwest: distribution, number, comparative ecology. – Teoksessa/In: Ermala, A. & Lahti, S. (toim./eds), The 3rd Nordic Beaver Symposium. Finnish Game and Fisheries Institute. pp. 10–16, Ilomantsi, Finland.

Danilov, P.I. & Kan'shiev, V.Y. 1983: The state of populations and ecological characteristics of European (*Castor fiber* L.) and Canadian (*Castor canadensis* Kuhl) beavers in the northwestern USSR. – *Acta Zoologica Fennica* 174: 95–97.

Danilov, P., Kanshiev, V. & Fyodorov, F. 2011a: History of beavers in eastern Fennoscandia from the neolithic to the 21st century. – Teoksessa/In: Sjöberg, G. & Ball, J.P. (toim./eds), Restoring the European Beaver: 50 years of experience. pp. 27–38. Pensoft Publishers, Sofia.

Danilov, P., Kanshiev, V. & Fyodorov, F. 2011b: Differences of the morphology of the North American and Eurasian beavers in Karelia. – Teoksessa/In: Sjöberg, G. & Ball, J.P. (toim./eds), Restoring the European Beaver: 50 years of experience. pp. 49–54. Pensoft Publishers, Sofia.

Danilov, P., Kanshiev, V. & Fyodorov, F. 2011c: Characteristics of North American and Eurasian beaver ecology 362. *WILDLIFE BIOLOGY* 18:4 (2012) in Karelia. – Teoksessa/In: Sjöberg, G. & Ball, J.P. (toim./eds), Restoring the European Beaver: 50 years of experience. pp. 55–72. Pensoft Publishers, Sofia.

Davis, M.A. 2003: Biotic globalization: Does competition from introduced species threaten biodiversity? – *Bioscience* 53: 481–489.

Dewas, M., Herr, J., Schley, L., Angst, C., Manet, B., Landry, P. & Catusse, M. 2012: Recovery and status of native and introduced beavers *Castor fiber* and *Castor Canadensis* in France and neighbouring countries. – *Mammal Review* 42: 144–165.

Djoshkin, W.W. & Safonov, W.G. 1972: Die Biber der alten und neuen Welt. – A. Ziemsen Verlag, Lutherstadt Wittenberg, Germany, pp. 42–96.

Ebenhard, T. 1988: Introduced birds and mammals and their ecological effects. – *Swedish Wildlife Research* 13: 1–107.

Ermala, A. 1997: On beaver hunting and its influence on the beaver population in Finland. – Teoksessa/In: Nitsche, K.-A. & Pachinger, K. (toim./eds), Proceedings of the 1st European Beaver Symposium. Slovak Zoological Society, Bratislava, Slovakia, pp. 23–26.

Ermala, A., Helminen, M. & Lahti, S. 1989: Majaviemme levinneisyyden ja runsauden vaihteluista sekä tulevaisuuden näkymistä. (Summary: Some aspects of the occurrence, abundance and future of the Finnish beaver population). – *Suomen Riista* 35: 108–118.

- Gause, G.F. 1934: The Struggle for Existence. – Hafner, New York, New York, USA, pp. 12–13.
- Genovesi, P. 2001: Guidelines for eradication of terrestrial vertebrates: a European contribution to the invasive alien species issue. – Wildlife Damage Management, Internet Center for Other Publications in Wildlife Management. Saatavana / Available at: <http://digitalcommons.unl.edu/icwdmother/24> (Last accessed on 4 September 2012).
- Gosling, L.M. & Baker, S.J. 1989: The eradication of muskrats and coypus from Britain. – Biological Journal of the Linnean Society 38: 39–51.
- Groning, J. & Hochkirch, A. 2008: Reproductive interference between animal species. – Quarterly Review of Biology 83: 257–282.
- Halley, D.J. & Rosell, F. 2002: The beaver's reconquest of Eurasia: status, population development and management of a conservation success. – Mammal Review 32: 153–178.
- Hartman, G. 1999: Beaver management and utilization in Scandinavia. – Teoksessa/In: Busher, P. & Dzieciolowski, R. (toim./eds), Beaver Protection, Management, and Utilization in Europe and North America. pp. 1–6. Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York, New York, USA.
- Hartman, G. 2011: The beaver (*Castor fiber*) in Sweden. – Teoksessa/In: Sjöberg, G. & Ball, J.P. (toim./eds), Restoring the European Beaver: 50 years of experience. pp. 13–17. Pensoft Publishers, Sofia, Bulgaria.
- Hastings, A. 1996: Models of spatial spread: A synthesis. – Biological Conservation 78: 143–148.
- Kamler, J.F. & Ballard, W.B. 2002: A review of native and nonnative red foxes in North America. – Wildlife Society Bulletin 30: 370–379.
- Kansallinen vieraslajistrategia 2012. – Maa- ja metsätalousministeriö. 41–42 pp., pp. 48. Juvenes print, Helsinki 2012 (In Finnish).
- Kauhala, K. 2012: Suomen vesistöissä asustaa lähes 10 000 majavaa. – Metsästäjä 2/2012: 22–24 (In Finnish).
- Kauhala, K. & Turkia, T. 2013: Majavien elinympäristönkäyttö: alkuperäislajin ja vieraslajin alustavaa vertailua (Summary: Habitat use of beavers: preliminary comparison between a native and alien species). – Suomen Riista 59: 20–33.
- Kuehn, R., Schwab, G., Schroeder, W. & Rottmann, O. 2000: Differentiation of *Castor fiber* and *C. canadensis* by noninvasivemolecularmethods. – ZooBiology 19: 511–515.
- Lahti, S. 1997: Development, distribution, problems and prospects of Finnish beaver populations (*Castor fiber* L. and *C. canadensis* Kuhl). – Teoksessa/In: Nitsche, K.-A. & Pachinger, K. (toim./eds), Proceedings of the 1st European Beaver Symposium, Slovak Zoological Society, Bratislava, Slovakia, pp. 61–65.
- Lahti, S. & Helminen, M. 1974: The beaver *Castor fiber* (L.) and *C. canadensis* (Kuhl) in Finland. – Acta Theriologica 19: 177–189.
- Lahti, S. & Helminen, M. 1980: Suomen majavien levinneisyyden muutokset vuosina 1965–1975 (Summary: The status of European and Canadian beavers in Finland in 1965–75). – Suomen Riista 27: 70–77.
- Lavrov, L.S. & Orlov, V.N. 1973: Karyotypes and taxonomy of modern beavers (*Castor*, *Castoridae*, *Mammalia*). – Zoologicheskii Zhurnal 52: 734–743.
- Lavrov, V.L. 1996: Hybridization between *Castor fiber orientoeuropaeus* (Lavr, 1981) and *Castor canadensis* (Kühl, 1820). – Bulletin of Moscow Society of Naturalists, Biological Series 101: 20–21.
- Lindén, H., Helle, E., Helle, P. & Wikman, M. 1996: Wildlife triangle scheme in Finland: methods and aims for monitoring wildlife populations. – Finnish Game Research 49: 4–11.
- Linnamies, O. 1956: Majavien esiintymisestä ja niiden aiheuttamista vahingoista maassamme. – Suomen Riista 10: 63–86 (In Finnish).
- MacArthur, R.H. & Levins, R. 1964: Competition, habitat selection, and character displacement in a patchy environment. – Proceeding of the National Academy of Sciences USA 51: 1207–1210.
- Mack, R.N., Simberloff, D., Lonsdale, W.M., Evans, H., Clout, M. & Bazzaz, F.A. 2000: Biotic invasions: Causes, epidemiology, global consequences, and control. – Ecological Applications 10: 689–710.
- Maran, T. & Henttonen, H. 1995: Why is the European mink (*Mustela lutreola*) disappearing - a review of the process and hypotheses. – Annales Zoologici Fennici 32: 47–54.
- Maran, T., Kruuk, H., MacDonald, D.W. & Polma, M. 1998: Diet of two species of mink in Estonia: displacement of *Mustela lutreola* by *M. vison*. – Journal of Zoology 245: 218–222.
- Martinoli, A., Bertolino, S., Preatoni, D.G., Balduzzi, A., Marsan, A., Genovesi, P., Tosi, G. & Wauters, L.A. 2010: Headcount 2010: The multiplication of the grey squirrel introduced in Italy. – Hystrix-Italian Journal of Mammalogy 21: 127–136.
- McNab, B.K. 1971: Ecological significance of Bergmann's rule. – Ecology 52: 845–854.
- Morgan, L.H. 1868: The American beaver and his works. – Lippincott, Philadelphia, USA, pp. 38–45.
- Mörner, T. 1990: Födseltid hos svenska bävrar. – Statens Veterinärmedicinska Anstalt, Uppsala, Sweden, pp. 1–13.
- Nolet, B.A. & Rosell, F. 1998: Comeback of the beaver *Castor fiber*: An overview of old and new conservation problems. – Biological Conservation 83: 165–173.
- Novak, M. 1987: Beaver. – Teoksessa/In: Novak, M., Baker, J.A., Obbard, M.E. & Malloch, B. (toim./eds), Wild Furbearer Management and Conservation in North America. Ontario Ministry of Natural Resources, Toronto, and Ontario Trappers Association, North Bay, Canada. pp. 282–312.
- Nummi, P. 1987: Majavalampi. – Otava, Keuruu. (In Finnish).
- Nummi, P. 2001a: Alien species in Finland. The Finnish Environment 466. – Ministry of the Environment, Helsinki, Finland, pp. 36–37.
- Nummi, P. 2001b: Canadian beaver (*Castor canadensis*). Alien species in Finland. – Ministry of the Environment, Helsinki, Finland, pp. 36–37.
- Okubo, A., Maini, P.K., Williamson, M.H. & Murray, J.D. 1989: On the spatial spread of the grey squirrel in Britain. – Proceedings of the Royal Society of London Series Biological Sciences 238: 113–125.

- Parker, G.A. 1974: Assessment strategy and evolution of fighting behavior. – *Journal of Theoretical Biology* 47: 223–243.
- Parker, H. 2005: The state of the Eurasian beaver *Castor fiber* population in northern Norway in 2005. – Department of Environmental and Health Studies, Telemark University College, Bø i Telemark, Norway, pp. 6.
- Parker, H., Rosell, F., Hermansen, T.A., Sørlokk, G. & Stærk, M. 2002: Sex and age composition of spring-hunted Eurasian beaver in Norway. – *Journal of Wildlife Management* 66: 1164–1170.
- Parker, H., Rosell, F. & Mysterud, A. 2007: Harvesting of males delays female breeding in a socially monogamous mammal; the beaver. – *Biology Letters* 3: 106–108.
- 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.
- Reid, N. 2011: European hare (*Lepus europaeus*) invasion ecology: implication for the conservation of the endemic Irish hare (*Lepus timidus hibernicus*). – *Biological Invasions* 13: 559–569.
- Richardson, D.M., Allsopp, N., D’Antonio, C.M., Milton, S.J. & Rejmanek, M. 2000: Plant invasions - the role of mutualisms. – *Biological Reviews* 75: 65–93.
- Rosell, F., Bozse’ r, 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.
- Rosell, F. & Hovde, B. 2001: Methods of aquatic and terrestrial netting to capture Eurasian beavers. – *Wildlife Society Bulletin* 29: 269–274.
- Rosell, F. & Kvinlaug, J.K. 1998: Methods for live-trapping beaver (*Castor* spp.). – *Fauna norvegica serie A* 19: 1–28.
- Rosell, F. & Parker, H. 1995: Forvaltning av bever: dagens tilstand og fremtidig behov. (In Norwegian with an English summary: Beaver management: present practice and Norways future needs). – Telemark University College, Bø i Telemark, Norway, pp. 52–55.
- Rosell, F. & Parker, H. 2011: A population history of the beaver *Castor fiber* in Norway. – *Teoksessa/ In: Sjöberg, G. & Ball, J.P. (toim./eds), Restoring the European Beaver: 50 years of experience.* – Pensoft Publishers. pp. 19–25. Sofia, Bulgaria.
- Rosell, F., Rosef, O. & Parker, H. 2001: Investigations of waterborne pathogens in Eurasian beaver (*Castor fiber*) from Telemark County, southeast Norway. – *Acta veterinaria scandinavica* 42: 479–482.
- Rosell, F. & Sun, L. 1999: Use of anal gland secretion to distinguish the two beaver species *Castor canadensis* and *C. fiber*. – *Wildlife Biology* 5(2): 119–123.
- Ruusila, V. 1997: Kanadanmajava on ahkerampi rakentaja. – *Teoksessa/In: Nummi, P. (toim./ed), Suomen luonto. Nisäkkäät.* pp. 95. Welin and Göös, Porvoo.
- Ruusila, V., Ermala, A. & Hyvärinen, H. 2000: Costs of introduction in introduced female Canadian beavers (*Castor canadensis*). – *Journal of Zoology* 252: 79–82.
- Safonov, V.G. & Saveljev, A.P. 2001: The beavers in the commonwealth of independent states: resources, translocations, and harvesting. – *Teoksessa/In: Busher, P. & Gorshkov, Y. (toim./eds), First Euro-American Beaver Congress, 24–28 August 1999. Volga-Kama National Nature Zapovednik, Kazan, Russia,* pp. 27–38.
- Sakai, A.K., Allendorf, F.W., Holt, J.S., Lodge, D.M., Molofsky, J., With, K.A., Baughman, S., Cabin, R.J., Cohen, J.E., Ellstrand, N.C., McCauley, D.E., O’Neil, P., Parker, I.M., Thompson, J.N. & Weller, S.G. 2001: The population biology of invasive species. – *Annual Review of Ecology and Systematics* 32: 305–332.
- Schoener, T.W. 1974: Resource partitioning in ecological communities. – *Science* 185: 27–39.
- Sidorovich, V. & MacDonald, D.W. 2001: Density dynamics and changes in habitat use by the European mink and other native mustelids in connection with the American mink expansion in Belarus. – *Netherlands Journal of Zoology* 51: 107–126.
- Smith, J.M. & Parker, G.A. 1976: Logic of asymmetric contests. – *Animal Behaviour* 24: 159–175.
- Veitch, C.R., Clout, M.N. & Towns, D.R. (toim./eds) 2011: *Island Invasives: Eradication and Management.* – Proceedings of the International Conference on Island Invasives. Gland, Switzerland: IUCN and Auckland, New Zealand: CBB. xii, 542 pp.
- Wauters, L.A., Gurnell, J., Martinoli, A. & Tosi, G. 2002: Interspecific competition between native Eurasian red squirrels and alien grey squirrels: does resource partitioning occur? – *Behavioural Ecology and Sociobiology* 52: 332–341.
- Williamson, M.H. & Fitter, A. 1996: The characters of successful invaders. – *Biological Conservation* 78: 163–170.
- Wittenberg, R. & Cock, M.J.W. 2001: Invasive alien species: a toolkit of best prevention and management practices. – CAB International, Wallingford, Oxon, UK, pp. 52–57.
- Zurowski, W. 1983: Worldwide beaver symposium, Helsinki 1982: opening remarks. – *Acta Zoologica Fennica* 174: 85–86.

Hyväksytty/Accepted 18.10.2013

Mia Vehkaoja & Petri Nummi
Metsätieteiden laitos
Department of Forest Sciences
P.O. Box 27
FI-00014 Helsingin yliopisto, Finland
email: mia.vehkaoja@helsinki.fi

Howard Parker & Frank Rosell
Department of Environmental and Health Studies
Telemark University College
NO-3800 Bø i Telemark, Norway

Göran Hartman
Department of Ecology
Swedish University of Agricultural Sciences
P.O. Box 7002
SE-750 07 Uppsala, Sweden