



Risto Heikkilä

**Hirven (*Alces alces* L.) elinympäristön valinta,
ravinnonkäyttö ja taimituhot metsäpuiden taimikoissa**



Helsinki 1994

METSÄNTUTKIMUSLAITOS
Kirjasto

METSÄNTUTKIMUSLAITOKSEN TIEDONANTOJA 486

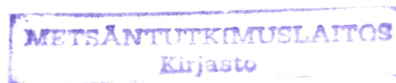
Metsäekologian tutkimusosasto

Risto Heikkilä

**Hirven (*Alces alces* L.) elinympäristön valinta,
ravinnonkäyttö ja taimituhot metsäpuiden taimikoissa**

Esitetään Helsingin yliopiston maatalous-metsätieteellisen
tiedekunnan luvalla julkisesti tarkastettavaksi Helsingin yliopiston auditoriumissa XII,
Aleksanterinkatu 5, keskiviikkona 16. päivänä maaliskuuta 1994, kello 12.00

Helsinki 1994



Heikkilä, R. 1994. Hirven (*Alces alces* L.) elinympäristön valinta, ravinnonkäyttö ja taimituhot metsäpuiden taimikoissa. Abstract: Moose (*Alces alces*) feeding in relation to the characteristics of winter habitats and the damage in young stands. Metsäntutkimuslaitoksen tiedonantoja 486. 35 s. The Finnish Forest Research Institute, Research Papers 486. 41 p. ISBN 951-40-1349-2. ISSN 0358-4283.

Hirven elinympäristön valintaa, ravinnonkäyttöä ja taimikkotuhojen esiintymistä tutkittiin männyntaimikoissa Etelä-Suomessa. Männyn ja koivun taimien toipumista hirvituhoon jälkeen tutkittiin keinollisin voituksin. Tutkimuksessa pyrittiin kvantitatiivisin menetelmin mittaamaan etenkin ravinnonkäyttöön liittyviä tekijöitä, jotka vaikuttavat hirvituhojen suuruuteen.

Keskimääräistä tiheämmän hirvikannan metsäalueille oli ominaista etenkin metsäisten turvemaiden runsaus. Mäntytaimikoissa, joita ympäröivät taimivaiheen metsiköt tai kuusivaltaiset varttuneet puustot, oli yleensä eniten hirven syöntejä. Paitsi alueellisilla tasoilla hirven käyttämiä elinympäristöjä voidaan mahdollisesti kartoittaa ravinnonkäytön vuodenaikaisvaihtelun perusteella. Taimikoissa saatavilla olevasta ravinnosta käytetään keskimäärin suhteellisen pieni osa korkeankin hirvitiheyden vallitessa. Osassa taimikoita esiintyy kuitenkin verrattain suurta kulutusta ilmeisenä seurauksena talvisen ravinnonkäytön keskittymisestä.

Hirvien talvitiheyden alueiden lehtipuuta kasvavissa mäntytaimikoissa syöntejä oli sitä enemmän, mitä enemmän taimia oli saatavilla, mutta syöty osuus koko oksabiomassasta oli sitä pienempi, mitä enemmän ravintoa oli saatavilla. Eri puulajeista syötyjen oksien määrä riippui suuresti saatavilla olevien taimien tiheyksistä. Latvakatkontojen vaikutus taimikoiden kehityskelpoisuuteen oli suurin silloin, kun männyntaimikko oli aukkoista. Männyn syöntiä ja latvatuhoja tavattiin varsinkin silloin, kun koivuntaimia oli runsaasti ja ne olivat etukasvuisia männyn suhteen. Siten tuhoon mahdollisuus oli suuri etenkin tuoreilla metsätyypeillä, joilla männyn tiheys oli suhteellisen alhainen. Lehtipuilla on todennäköisesti merkitystä elinympäristön valinnassa myös taimikon alkuvaiheessa.

Männyntaimikon tiheyden kasvaessa syötyjen oksien määrä lisääntyi. Hirvet käyttivät tiheässä mäntytaimikossa enemmän oksabiomassaa kuin harvassa. Tiheässä kasvaneiden taimien oksien tiedetään kuitenkin olevan suuren kuitupitoisuutensa vuoksi laadultaan suhteellisen huonoja. Taimikohtainen syönti ja päärankatuho olivat harvassa taimikossa suurempia kuin tiheässä.

Männyntaimien latvakasvaimen katkeaminen ei aiheuttanut muita laatuja alentavia vikoja kuin sivuoksan paksuuntumista. Toisesta ja kolmannesta pääangan kasvaimesta katkenneissa taimissa oli mutkaisuudesta johtuen suuri puusyiden kulmapoikkeama. Pituus- ja paksuuskasvu oli kolmannesta kasvaimesta katkenneissa taimissa pienentynyt. Rauduskoivuntaimissa ylimmän ja toiseksi ylimmän pääangan kasvaimen katkeaminen ei vaikuttanut pysyvästi taimien pituuteen.

Puuaineksen värjäytymistä esiintyi yleisesti ja sinistäjäseniä tavattiin varsinkin värjäytyneissä vaurioissa ja paksuissa katkoksissa, joista osassa oli myös lahoa aiheuttavia kantasieniä. Värivika ei kuitenkaan ollut kolmessa vuodessa levinnyt sivusuunnassa katkaisun jälkeen syntyneeseen uuteen puuainekseen. Noin kolmimetristen, latvakasvaimen alapuolelta katkenneiden koivuntaimien toipuminen kehityskelpoisiksi arvioitiin kyseenalaiseksi. Kasvatuskelpoisten taimien tunnistaminen on osittain mahdollista taimikoissa ja ilmeisesti ensiharvennusemetsäkoissa.

Avainsanat: *Alces alces*, *Pinus sylvestris*, *Betula pendula*, hirvi, elinympäristön valinta, ravinnonkäyttö, taimikkotuhot, taimien kehityskelpoisuus

Kirjoittajan yhteystiedot: Heikkilä, Risto. Metsäntutkimuslaitos, metsäekologian tutkimusosasto. PL 18, 01301 Vantaa.

Julkaisija: Metsäntutkimuslaitos, metsäekologian tutkimusosasto, PL 18, 01301 Vantaa

The habitat characteristics and feeding behaviour of moose in relation to the occurrence of damage was studied in young Scots pine stands in southern Finland (60°00'-61°00'N, 23°30'-26°30'E). The recovery of pine and birch saplings after moose damage was studied using artificial stem breakages. The main purpose of the study was to obtain quantitative information of the factors affecting the extent of moose damage, with special reference to food quantity and quality.

The forest areas with a relatively high moose winter density were especially characterized by forested peatlands. There was no significant difference in the amount of young stands between the areas of high and low moose density. The young pine stands surrounded by spruce-dominated older forests were frequented by moose. In general a relatively small proportion of the food available in young stands was consumed, even at high moose densities. However, part of the stands were heavily browsed probably because the moose did not use the alternative food sources in the winter range.

In young pine stands mixed with deciduous tree species the amount of browsing increased as the availability of food increased. The number of twigs browsed of different tree species was related to the density of saplings available. The effect of stem breakages on the development of young stands was the greatest in the stands which had a high amount of openings. The moose had browsed pine most frequently in the cases when the density of birch was high (>5000 stems/ha) and when the birches were taller than the pines. Consequently, damage occurred commonly on the more fertile forest types, where the density of pine was low. The presence of deciduous tree species probably also have an effect on the habitat use by moose during the initial development of young pine stands.

The number of browsed twigs increased as the density of young pine monoculture stand increased. The moose consumed more twig biomass in the denser stands compared to the sparser ones. The quality of pine twigs in the dense stand was relatively low due to its high fiber concentration. Browsing intensity per tree and stem damage were great in the sparse stand compared to the dense one.

The breakage of the current leader shoot lowered the wood quality of Scots pine by thickening the side twigs only. In trees broken at the second and third main stem shoot the grain angle was great due to the crookedness of the stem. The height as well as cambial growth were smaller in the trees broken at the third shoot compared to the untreated trees. Breaking off the current leader or the second main stem shoot did not have a long-term effect on the height development of silver birch. Discoloration and stain fungi occurred commonly in the thickest breakage points, in which wood decaying Basidiomycetes-fungi were also found. The discoloration did not, however, spread out horizontally into the new wood outside the broken main stem during the three year study period. The future qualitative development of the birches of at least ca. 3 m high broken below the current leader was considered to be inferior. Identifying trees capable of growing after moose browsing is partly possible in young stands as well as in young thinning stands.

Keywords: *Alces alces*, *Pinus sylvestris*, *Betula pendula*, moose, habitat selection, feeding behaviour, damage in young stands, recovery of saplings

Author's address: Heikkilä, Risto. The Finnish Forest Research Institute, Department of Forest Ecology, Box 18, SF-01301 Vantaa, Finland

Publisher: The Finnish Forest Research Institute, Department of Forest Ecology, Box 18, SF-01301 Vantaa, Finland

Sisällys

ALKUPERÄISJULKAISUT.....	6
1. JOHDANTO.....	7
2. TUTKIMUKSEN TARKOITUS.....	10
3. AINEISTO JA MENETELMÄT.....	11
4. TULOKSET.....	13
5. TULOSTEN TARKASTELU JA PÄÄTELMÄT.....	16
KIRJALLISUUS.....	26

Väitöskirja koostuu seuraavista julkaisuista, joihin yhteenveto-osassa viitataan roomalaisin numeroin:

I. Heikkilä, R. & Härkönen, S. 1993. Moose (*Alces alces* L.) browsing in young Scots pine stands in relation to the characteristics of their winter habitats. Tiivistelmä: Hirven ravinnonkäyttö mäntytaimikoissa ja sen riippuvuus ympäristötekijöistä. *Silva Fennica* 27(2): 127-143.

II. Heikkilä, R. 1993. Ravinnon määrän ja puulajikoostumuksen vaikutus hirven ravinnonkäyttöön ja taimihuoihin mäntytaimikoissa. Summary: Effects of food quantity and tree species composition on moose (*Alces alces*) browsing in Scots pine plantations. *Folia Forestalia* 815. 18 p.

III. Heikkilä, R. & Mikkonen, T. 1992. Effects of density of young Scots pine (*Pinus sylvestris*) stand on moose (*Alces alces*) browsing. Tiivistelmä: Männyntaimikon tiheyden vaikutus hirven ravinnonkäyttöön. *Acta Forestalia Fennica* 231. 14 p.

IV. Heikkilä, R. & Löyttyniemi, K. 1992. Growth response of young Scots pines to artificial shoot breaking simulating moose damage. Tiivistelmä: Hirvivioitusta jäljittelevän verson katkaisun vaikutus nuoren männyn kehitykseen. *Silva Fennica* 26(1): 19-26.

V. Heikkilä, R., Lilja, A. & Härkönen, S. 1993. Rauduskoivuntaimien toipuminen pääranگان katkeamisen jälkeen. Summary: Recovery of young *Betula pendula* trees after main stem breakage. *Folia Forestalia* 809. 10 p.

1. Johdanto

Hirvi on sopeutunut laajalla levinneisyysalueellaan etenkin havu- ja lehtimetsävyöhykkeen erilaisiin elinympäristöihin (Bergström & Hjeljord 1987). Ravinnonsaannin lisäksi elinympäristön käyttöä rajoittaa lähinnä äärevään ilmastoon, kuten lumiolosuhteisiin (Coady 1974, Pierce & Peek 1984) liittyvät tekijät. Verrattuna muihin hirvieläimiin hirvi on hyvin sopeutunut käyttämään alueita, joilla suojaavaa puustoa on vähän (Telfer 1970). Suurena kasvinsyöjänä se hyötyy taimikkovaiheen runsasravintoisista metsiköistä, joita se käyttää varsinkin alkutalvella (Thompson & Euler 1987), mutta myös kautta vuoden (Cederlund & Okarma 1988). Useat metsätalouden aiheuttamat muutokset ovat lisänneet sopivia biotooppeja (Ahlén 1975, Strandgaard 1982) ja luoneet edellytyksiä hirvialueiden muodostumiselle. Hirven ravinnonkäytön analysointi suhteessa metsänhoitoon on tarpeen, sillä hirvi saattaa vaikuttaa suuresti metsätalouden tavoitteiden toteutumiseen (Löyttyniemi & Lääperi 1988).

Eurooppalaisissa tutkimuksissa on korostettu männyn suurta merkitystä hirven talviravinnossa (Morow 1976, Cederlund & al. 1980). Talvilaitumien tyypillisistä ominaisuuksista on vaihtelevia käsityksiä mm. maantieteellisistä eroista ja erilaisista puulajikoostumuksista riippuen (Bergström & Hjeljord 1987). Toisaalta korostetaan suhteellisen kuivien mäntymetsämaiden suurta merkitystä, toisaalta on havaintoja tuoreiden maiden suosinnasta. Suomessa hirvien ei ole todettu hakeutuvan kovin selkeästi tietyn tyyppisiin metsiin. Toisaalta niiden on havaittu yleisesti käyttävän laiturinaan kuivien kangasmaiden taimikoita (Löyttyniemi & Piisilä 1983, Lääperi & Löyttyniemi 1988), mutta toisaalta myös tuoreilla kankailla on esiintynyt suuria hirvituhoja (Heikkilä 1990). Oleskelupaikan valintaan näyttävät vaikuttavan ennenkaikkea lehtipuiden ja männyn väliset runsaussuhteet. Talvehtimisalueille hirvet asettuvat usein pituudeltaan vaihtelevan vaelluksen jälkeen. Vaeltamisen intensiteettiin vaikuttaa pääasiassa lumen syvyys ja ravinnon saanti (Pulliainen 1974).

Pohjoisamerikkalaisten tutkimusten mukaan hirvet oleskelevat talvella pääasiassa sellaisissa taimikoissa, joissa lehtipuita on runsaasti saatavilla (Peek et al. 1976). Kun jollakin alueella on runsaasti laadullisesti hyvää ravintoa, kuten pajukkoja, hirvet ruokailevat niillä yleisesti (Berg & Phillips 1974, Risenhoover 1989). Talviravintokasvina hirvi käyttää usein balsamikuusta (*Abies balsamea* Auk.) varsinkin sekataimikoissa, mutta myös puhtaissa havupuutaimikoissa (Bergerud & Manuel 1968). Tämän metsätaloudellisesti tärkeän puulajin taimikoissa tavataan hirvituhoja, joiden runsaus riippuu mm. taimikonhoidollisista käsittelyistä (Thompson 1988). Mäntyvaltaisia taimikoita hirvien on todettu käyttävän keskitalvella ja yleensä tavallista kylmempinä talvina (Peek et al. 1976). Myös hirven alalajien välisiä eroja on todettu ravintokasvien käytössä kuten myös aukeisiin ja metsäisiin alueihin sopeutuneisuudessa (Peek 1974a,b). Ravintoon ja lisääntymiseen liittyvät tarpeet ovat perusteena elinympäristövalinnoille eri aikoina vuodesta (Thompson & Euler 1987).

Kasvinsyöjien ravintokohteen valintaan ja käyttöön liittyy pyrkimys optimaaliseen energiatalouteen. Ravinnon laatu ja liikkumisaktiiviteetti vaikuttavat energiataaseeseen (Pyke et al. 1977), joka siten määräytyy elinympäristön tarjoamien resurssien mukaisesti. Raja-arveteorian (Charnov 1976) mukaan ravintokohteen käyttöä on edullista jatkaa, kunnes siitä saatava hyöty laskee ympäristössä olevalle keskimääräiselle tasolle.

Eri kasvilajien ja kasvin eri osien käyttö määräytyy niiden laadullisten erojen perusteella (Hjeljord et al. 1982). Eroilla on merkitystä hirven ravinnonotolle ja kasvien kulumisalttiudelle; harvaoksaiset hyvin sulavat puulajit kuten pihlaja menettävät nopeasti biomassansa esim. mäntyyn verrattuna (Saether 1990). Puiden kasvunopeus ja sekundaariaineiden kemiallinen koostumus vaikuttavat puiden vastustuskykyyn kasvinsyöjiä vastaan (Bryant & Kuropat 1980, Mattson 1980, Bryant et al. 1983). Alkaloidien ja muiden ravintoarvoon vaikuttavien tekijöiden kuten kuitupitoisuuden välisillä eroilla (Westoby 1974, Coley et al. 1985) voi olla merkitystä myös elinympäristön valinnassa. Taimien kasvuolosuhteista ja taimikoiden rakenteesta johtuvat erot vaikuttavat myös ravintokohteiden käyttöarvoon (Halls & Epps 1969, Thompson et al. 1989).

Valikoivana märehijänä (Hofmann 1989) hirvi hyötyy energiataloudessaan nopeasti sulavasta ravinnosta. Kesällä se pyrkii saamaan monipuolisesti ravinteita (Belovsky 1981). Syksyllä, kasvien talveentuessa valikoiva ravinnonotto on edullista ennen talvikautta. Sen sijaan talvella tärkeintä on ravinnon määrä. Riittävä ravinto voidaan saada rehevissä kasvupaikoissa ja tiheissä kasvustoissa tai laajentamalla ravintokasvivalikoimaa (Renecker & Hudson 1986, Schwartz et al. 1988). Sopeutuminen talvella kuitupitoisten ja vähäravinteisten oksien käyttöön ilmenee ravinnon hyödyntämistä tehostavina elimistön muutoksina (Hofmann & Nygrén 1992). Vuodenaikojen mukaan sopeutuneen hirven tyypillisten elinympäristöjen selville saamiseksi on siten tärkeää ravinnonkäytön mahdollisuuksien tunteminen erilaisilla metsäkuvioilla (vrt. Hjeljord et al. 1990).

Taimien välisestä kilpailusta johtuvat, kasvuun liittyvät fenologiset muutokset voivat olla tärkeitä hirven ravinnonkäytössä (Thompson et al. 1989). Talvilaitumien laadulliset erot vaikuttavat niiden kulumisalttiuteen ja hirvien liikkuvuuteen (Saether et al. 1989). Ravintovarojen määrää ja laatua voidaan säädellä metsänhoidon yhteydessä (Lääperi 1990) ja eri toimenpiteiden vaikutus hirven ravinnonkäyttöön ja tuhoihin tulisi ottaa huomioon elinympäristöjen tarjoamien kokonaisresurssien mukaisesti.

Mäntytaimikot voivat kuivimmilla kasvupaikoilla olla lähes yksinomaan pääpuulajia, mutta useimmiten ne sisältävät paljonkin lehtipuita. Metsätyyppi ja taimikon perustamistapa vaikuttavat taimikon rakenteeseen, jota metsänhoidossa säädellään perkaamalla arvottomaksi koettu osa taimista. Taimikonhoidollisten tekijöiden merkitystä on käsitelty lähinnä hirvituhojen alueellista esiintymistä koskevissa tutkimuksissa (Löyttyniemi & Piisilä 1983, Lääperi & Löyttyniemi 1988,

Heikkilä 1990). Sensijaan hirven ravinnonkäytön ja taimikoiden tiheys- ja puulajisuhteiden välisistä kvantitatiivisista yhteyksistä on verrattain vähän tietoja käytettävissä (Maltamo et al. 1989). Taimikonhoitoa optimoitaessa pyritään ottamaan huomioon myös taimituhojen riski ja tuhojen vaikutukset.

Taimikkoalueiden kuluminen vaikuttaa metsiköiden kehitykseen paitsi välittömästi taimikkotuhoina, pitkällä aikavälillä myös metsiköiden rakenteellisina eroina ja kasvuedellytyksien muutoksina (Snyder & Jancke 1976, Bédard et al. 1978, Kuznetsov 1987, Risenhoover & Maass 1987). Ekstensiivisen metsänkäytön oloissa hakkuut ovat laaja-alaisia ja keskittyneet tietyille alueille. Suomessa metsälöt ja metsikkökuviot ovat yleensä pienialaisia, joten hirven tärkeimmät ravintovarot ovat suhteellisen tasaisesti jakautuneet. Hirvitiheydet ja laidunnuspaine vaihtelevat metsäalueittain. Laumaantumisen on tyypillistä talvehtimisalueilla, joille on ominaista pysyvyys hirvien paikkauskollisuuden seurauksena (LeResche 1974). Hirvituhot riippuvat hirvikannan tiheydestä (Helle et al. 1987), joka oli suurimmillaan 1970-luvun lopulla Suomessa, rannikkoalueilla keskimäärin n. 7 yksilöä/1000 ha, johtaen suuriin taimikkotuhoihin (Löyttyniemi & Piisilä 1983). Hirvikannan säätelyssä eräs tärkeä huomioon otettava tekijä onkin erilaiset vahingot (Nygrén & Pesonen 1993).

Taimivaiheessa syntyvät runkoviati saattavat huomattavasti alentaa mänty- ja koivutukeista saatavan puutavaran arvoa (Uusvaara 1974, 1981), joten niiden merkitys tulisi ottaa huomioon taimikon kehityskelpoisuutta arvioitaessa. Sekä männyn että koivun toipumiskyky on taimivaiheessa kertaluonteisen tuhon jälkeen verrattain hyvä (Kangas 1949, Löyttyniemi 1983, Bergström & Danell 1987a). Runkoviat jäävät kuitenkin arvokkaimpaan tukkiosaan, jossa ne voivat alentaa suuresti hyvälaatuisen sahatavaran saantoa (Kärkkäinen 1984). Koivulla on ongelmana vikojen mekaanisten vaikutusten lisäksi lahottajasiementen iskeytyminen viotuskohtaan (Vuokila 1976, Raulo 1981). Vikojen merkitystä voidaan arvioida seurantakokeiden perusteella. Tuhonalaisten taimikoiden kehityskelpoisuuden ennakointi on tärkeää myös oikeiden torjuntatoimien toteuttamiseksi.

2. Tutkimuksen tarkoitus

Tutkimuksessa pyritään määrittelemään hirven eri elinympäristöissä niitä, lähinnä ravintoon liittyviä tekijöitä, jotka vaikuttavat metsäisten biotooppien valinnassa ja käytössä. Tutkimus tehtiin metsäalueilla, joilla harjoitetaan intensiivistä metsätaloutta. Tärkeimpänä tutkimuskohteena olivat hirven tärkein talvinen ruokailukohde, mänyntaimikot ja niissä tavattavien puulajien runsaussuhteet. Erityisesti pyrittiin saamaan kvantitatiivista tietoa ravintovaroista ja niiden vaikutuksista ottaen huomioon hirven elinympäristön vaatimukset ja taimikkotuhot.

Metsäaluekohtaisesti tutkittiin niitä metsikkötekijöitä, jotka selittävät hirvien elinympäristön valintaa ja siten hirvivahinkokohteiden syntymistä. Syöntikohteina olevien taimikoiden lähiympäristön vaikutusta tutkittiin taimikkoinventointien yhteydessä. Taimikkotutkimuksissa pyrittiin saamaan kvantitatiivista tietoa hirven ravinnokäytöstä ja elinympäristön valinnasta myös ottamalla huomioon hirvitiheyksissä esiintyviä eroja.

Hirven ravinnonkäyttöä lehtipuuta kasvavissa mäntytaimikoissa tutkittiin sen selvittämiseksi, millaiset puulajisuhteet ja taimikon muu rakenne ovat tyypillisiä paljon käytetyille taimikoille. Syönnin voimakkuutta ja sen vaikutusta taimikoihin tutkittiin hirven optimaalista ravinnonkäyttöä selittävien teorioiden suhteen. Etenkin metsänhoidollisten toimenpiteiden vaikutusta taimikoiden vahinkoalttiuteen ja hirvituhon kestävyysasteeseen tutkittiin, koska niitä voidaan käyttää taimikkotuhojen vähentämisessä ja laidunnuspaineen ohjaamisessa.

Hirven ravinnonkäytön perusteita tutkittiin puhtaassa mänyntaimikossa, jossa taimitiheys vaihteli. Siten arvioitiin optimaalista ravinnonkäyttöä saatavilla olevan ravinnon määrän vaihdelleessa. Laadullisen vaihtelun vaikutusta ravinnon valinnassa tutkittiin ottaen huomioon taimien välisestä kilpailusta johtuvat fenologiset erot taimissa ja niiden osissa. Taimitiheyden vaikutus taimikoiden tuhonkestävyyteen oli myös tutkimuksen kohteena.

Hirvien aiheuttamien runkovikojen vaikutusta männyn ja koivun taimien kehitykseen tutkittiin tarkoituksena saada perusteita hirvituhot huomioonottavalle laidunkestävyydestarkastelulle ja taimikoiden kasvatuskelpoisuuden arvioinnille. Hirvituhojen jälkeistä taimien ja taimikoiden kehityskelpoisuutta tutkittiin tarkoituksena kartoittaa kasvuun ja vioista aiheutuviin muihin seurausvaikutuksiin liittyvät, etenkin puutavaran laadulliseen ja määrälliseen saantoon vaikuttavat tekijät.

3. Aineisto ja menetelmät

Metsäalueiden ominaisuuksien ja männyntaimikoiden puulajisuhteiden vaikutus hirven elinympäristön valintaan ja ravinnonkäyttöön (I,II). Tutkimus tehtiin Uudenmaan-Hämeen metsälautakunnan alueella (60°00'-61°00'N, 23°30'-26°30'E). Hirvitiheysiltään erilaisilla metsäalueilla tutkittiin karttatietoon perustuen metsien rakennetta. Valtakunnan metsien inventoinnin koealatietojen pohjalta analysoitiin maa- ja puustoluokituksia käyttäen kartalle digitoituja koeruutuja. Aineiston prosessointi satelliittikuvilta (1986, 1988) tehtiin valtakunnan metsien inventointiprojektin yhteydessä (Tomppo 1991, 1993). Jokaista hirvitiheysluokkaa kohti valittiin satunnaisesti 33 metsäaluetta. Kunkin alueen kartalle sijoitettiin 2 x 2 km ruutu siten, että häirintätekiöiden (tiet, asutus) vaikutus (Repo & Löyttyniemi 1985, Heikkilä & Raulo 1987) jäi mahdollisimman vähäiseksi.

Metsäalueiden ominaisuuksien kartoittamisessa otettiin tutkimukseen vain ne alueet, joilla tiheydet eri luokissa olivat viitenä edeltävänä vuotena täyttäneet asetetut kriteerit. Tällöin hirvitiheydet metsämaan pinta-alaa kohti laskettuina olivat: <5/1000 ha, 5-10/1000 ha ja 10-20/1000 ha. Tiheyksiä ei voitu luotettavasti määrittellä pienehköille osa-alueille, vaan ne edustivat metsäaluekokonaisuuksia, jotka rajoittuivat maatalousmaahan tai asutukseen. Osa inventoiduista taimikoista (1989) valittiin ilman ennakkokäsitystä ja ne edustivat siten keskimääräistä hirvitiheyttä (5-6 hirveä/1000 ha metsämaata), osa (1990) sijaitsi keskitetysti talvitihentymäalueella (n. 15 hirveä/1000 ha)(II). Vuonna 1991 taimikot olivat metsäalueilla, joiden hirvitiheys oli yli 10 yksilöä/1000 ha (I). Hirvitiheydet eri alueilla saatiin Uudenmaan riistanhoitopiiristä.

Tutkimukseen kuuluvat männyntaimikot valittiin satunnaisotantana iän ja perustamistavan perusteella. Istutetut taimikot oli perustettu 10 vuotta ja luontaisesti uudistetut 13 vuotta aikaisemmin. Poikkeuksena olivat hirvien talvehtimisalueen taimikot, jotka olivat kaksi vuotta nuorempia. Yhteensä inventoitiin 154 taimikkoa vuosina 1989-91. Inventoinneissa käytettiin linjoittaista ympyräkoelamenetelmää (vrt. Löyttyniemi & Lääperi 1988). Linjojen ja koealojen väli oli 20-40 m taimikoiden pinta-alasta riippuen. Koealojen koko oli 40-50 m². Yhteensä tarkastettiin 1065 koealaa (4,98 ha), joilla laskettiin hirven katkomien versojen määrä. Osaotoksena mitattiin hirven syömien oksien läpimitat männyistä koealan toiselta puolikkaalta ja lehtipuista koealan neljännekseltä (I). Biomassamäärityksissä käytettiin oksien katkaisukohdan läpimitaan ja painoon perustuvaa menetelmää (Telfer 1969). Saatavilla olevien oksien läpimittarajat määritettiin tutkituille taimikoille tyypillisten oksakatkontojen perusteella. Taimikoita ympäröivät metsäkuviot luokiteltiin pääpuulajin ja iän perusteella.

Männyntaimikon tiheyden vaikutus hirven ravinnonkäyttöön (III). Taimikon tiheyden vaikutusta ravinnonkäyttöön tutkittiin luontaisesti syntyneessä taimikossa, josta lehtipuuesakko oli perattu.

Taimikkoon sijoitettiin satunnaisesti koeruutuja. Koska alue oli epäyhtenäinen topografian, taimien jakautumisen ja häiriötekijöiden suhteen, aineistoa kerättiin vain riittävän samankaltaisilta ruuduilta. Ruutuja oli 10 kpl ja niiden koko oli 2500 m², kaksi kussakin tiheysluokassa. Taimikoiden tiheysluokat olivat <3600, 3601-5600, 5601-7600, 7601-9600 ja >9600 tainta/ha. Jokainen ruutu sisälsi 9 systemaattisesti sijoitettua 50 m² koealaa.

Kaikilla koealoilla laskettiin syötyjen oksien määrät. Biomassamääritykset (Telfer 1969) tehtiin kahdeksalta systemaattisesti taimitiheyden mukaan valitulta koealalta. Niiden vastaavuus kaikilta koealoilta saatuaan syöntivoimakkuuteen tarkistettiin vertaamalla regressioyhtälöiden kertoimia varianssianalyysillä. Syöntimäärät laskettiin erikseen pääoksien viimeisistä kasvaimista ja sivuoksista. Päärankakatkonat luokiteltiin vakaviksi, jos tuho oli toistunut tai jos katkontakohta oli uusimman vuosikasvaimen alapuolella (vrt. Heikkilä & Löyttyniemi 1992).

Kemialliset analyysit tehtiin oksanäytteistä, jotka otettiin harvasta (<3600 tainta/ha) ja tiheästä (>9600 tainta/ha) taimikosta hirven yleisesti käyttämältä syöntikorkeudelta. Raakaproteiini määritettiin Blue G menetelmällä (Bradford 1976). Arginiini määritettiin, koska tämä aminohappo, joka on tärkeä typpivarasto talvella, liittyy männyntaimissa tavattaviin eroihin (Durzan 1970). Arginiini määritettiin Sakaguchin (1951) ja Messineon (1966) ja kuitu- ja ligniinipitoisuudet Van Soest'n (1963) ja Van Soest & Wine'n (1967) menetelmien mukaan. Ravinnemääritykset tehtiin Halosen & Tulkin (1981) mukaan.

Päärangan katkeamisen vaikutus taimien kehitykseen. Päärankakatkontojen vaikutusta männyntaimissa tutkittiin katkaisemalla taimien latvoja eri korkeuksilta. Taimet tarkastettiin 10 vuotta kokeen perustamisesta (IV). Käsiteltyjä taimia oli kaikkiaan 270, joista jokaisella oli vastaavankokoinen taimi vertailuna. Taimien pituus oli 1.5-2 m, mikä vastaa hirven yleistä syöntikorkeutta. Taimikot olivat puolukka- ja kanervatyypillä sekä isovarpuisella rämeellä.

Neljässä taimikossa tutkittiin latvakasvaimesta ja kahdesta sitä edeltävästä pääangan kasvaimesta katkaistujen taimien kehitystä. Tämän lisäksi katkottiin yhdessä taimikossa sivuoksia seuraavasti: 1) kaikki viimeisen kiehkuran versot, 2) käsittelyn 1 lisäksi katkaistiin viimeistä edellisen kiehkuran vuoden vanhat versot yhtä oksaa lukuunottamatta, josta katkaistiin yksi uusi verso, 3) käsittelyn 1 lisäksi katkaistiin viimeistä edellisen kiehkuran kaikki vuoden vanhat oksat.

Katkotuista ja vertailutaimista mitattiin pituus, rungon läpimitta katkaisukohdasta ja paksuimman oksan tyviläpimitta katkaisun alapuolisesta kiehkurasta. Katkonnasta aiheutunut mutkaisuus luokiteltiin kolmeen voimakkuusasteeseen (vrt. Löyttyniemi 1983). Puusyiden kulmapoikkeaman suuruuden (Panshin & de Zeeuw 1980) määrittämiseksi otettiin näyte joka viidennestä puusta. Niistä mitattiin poikkeama rungon pitkäkselilta mutkaisimmasta kohdasta.

Rauduskoivuntaimien keinokatkonnat (V) tehtiin kesä-, syys-, ja helmikuussa 1987-88. Taimet katkaistiin latvakasvaimesta tai pääranan toiseksi ylimmästä kasvaimesta ja vertailutaimiksi valittiin samankokoiset taimet. Taimia oli yhteensä 360 kpl ja niiden keskipituus oli 260 cm. Katkaisukohtien läpimitta oli ylemmissä katkoksissa 3.4-7.8 mm ja alemmissa 10-13.4 mm.

Kokeet tarkastettiin v. 1991, jolloin mitattiin puiden pituus ja rinnankorkeusläpimitta ja määritettiin kasvu v. 1990. Mutkakulma (päärangan vaihdoksesta aiheutuneen mutkan suurin kulmapoikkeama rankaan verrattuna) mitattiin käyttäen asteluokitusta. Katkaisukohdan kylestymisasteen selvittämiseksi otettiin kymmenestä puusta kutakin katkonta-ajankohtaa kohti n. 30 cm runkopala katkaisukohdasta. Värivian eteneminen rungossa mitattiin. Samoista näytteistä tutkittiin sienten esiintyminen.

Sienieristykset tehtiin vikakohdan yläreunasta, keskeltä ja alareunasta otetuista lastuista. Kasvatusalustana oli 2 % mallasagar (Difco), johon oli lisätty penisilliiniä ja streptomysiiniä 30 mg/l. Kasvatuslämpötila oli $+20 \pm 2^\circ\text{C}$. Kantasienten määrittäminen perustui rihmaston rakenteeseen. Lisäksi testattiin kantasienten lakkaasi- ja tyrosinaasiuutto (Kääräk 1965). Kotelo- ja vaillinaissienet määritettiin suvullisten ja suvuttomien asteiden morfologian perusteella (Ellis 1971, 1976, Upadhyay 1981).

Hirvien koealueella katkomista taimista otettiin ja tarkastettiin myös näytteet vastaavalla tavalla. Puolessa näistä taimista (20 kpl) katkaisukohdan läpimitta oli alle 8 mm ja puolessa yli 10 mm.

Tilastolliset testaukset. Keskiarvojen vertailussa käytettiin Student t-testiä, yksisuuntaista varianssianalyysiä ja parittaista t-testiä Bonferroni-merkitsevyytasoilla. Ei-parametrisena testinä käytettiin Kruskal-Wallis-varienssianalyysiä. Osuuksien testauksessa käytettiin arcsini-muunnosta. Syöntien ja saatavillaolevien määrien vertailussa käytettiin lineaarista regressioanalyysiä, jolla myös testattiin syöntiasteeseen vaikuttavien tekijöiden merkitystä. Kylestymisen ja värivian etenemisen vertailussa käytettiin Pearson Chisquare-testiä.

4. Tulokset

Metsäalueiden ja männynntaimikoiden ominaisuuksien vaikutus elinympäristön valintaan ja ravinnonkäyttöön. Kaikilla tutkituilla metsäalueilla nuorten, alle 4 m pituisten metsiköiden osuus oli suurin piirtein sama (17-19 %) eikä hirvitiheys näyttänyt olevan siitä riippuvainen (I). Sen sijaan korkean hirvitiheyden alueille oli tyypillistä turvemaiden sekä kitu- ja joutomaiden suuri osuus. Myös puuston kokonaistilavuus yli 4 m pituisissa nuorissa metsiköissä sekä männyn kokonaistilavuus olivat suuremmat korkean kuin alhaisen hirvitiheyden alueilla. Vanhimpien

ikäluokkien metsiköiden puuston tilavuus oli pienempi korkean kuin alhaisen hirvitiheyden alueilla.

Mitä kuusivaltaisempia ympäristömetsät olivat sitä enemmän oli syöty mäntyä (I,II). Lähiympäristön taimikkovaiheen metsiköiden osuuden noustessa hirven papanakasatiheys nousi (I). Hirven suosimien pihlajan, haavan ja pajujen tiheydet olivat talvehtimisalueella (II) keskimäärin alhaisia, joten alueen ravinnontarjonta oli suhteellisen yksipuolista.

Taimikoissa, jotka sijaitsivat keskimääräisen hirvitiheyden alueella (5-6 yksilöä/1000 ha metsämaata) (II), männyn ja pihlajan oksia oli syöty eniten. Näiden puulajien taimitiheydet olivat suuremmat kuin muiden. Männynoksien käyttö ei ollut kuitenkaan riippuvainen taimikon tiheydestä tai puulajikoostumuksesta. Tämä johtui ilmeisesti suhteellisen suuresta saatavilla olevan ravinnon määrästä. Lehtipuita oli syöty pinta-alaa kohti enemmän mustikkatyypin kuin puolukkatyypin taimikoissa, joissa lehtipuiden taimitiheyskin oli pienempi.

Myös talvitihentymäalueella (II), missä hirvikannan tiheys oli huomattavasti keskimääräistä suurempi (n. 15 yksilöä/1000 ha), niiden puulajien (mänty ja hieskoivu) oksia oli syöty eniten, joiden taimitiheyskin oli suurin. Männyntaimia oli syöty sitä enemmän, mitä tiheämpi taimikko oli ja mitä suurempi oli lehtipuiden määrä. Etenkin koivun mutta myös pihlajan määrän noustessa männyn käyttö lisääntyi. Rauduskoivun oksia oli syöty suhteellisen paljon sekä taimitiheyteen nähden että kosketta puuta kohti lasketuna.

Männyn latvataitoksia tavattiin pinta-alaa kohti selvästi keskimääräistä enemmän, kun koivun tiheys ylitti 5000 (I) ja 6500 (II) tainta/ha. Kun koivu/mänty pituussuhde kasvoi, latvatuhojen määrä kasvoi merkitsevästi. Rankatuhojen osuus lisääntyi, kun taimikoiden aukkoisuus männyn suhteen kasvoi. Etenkin aukkoisissa taimikoissa tuhoilta välttyneiden taimien määrä jäi usein metsänhoidollisesti arvioiden vähäiseksi. Mustikkatyypin taimikoissa latvatuhojen osuus oli suhteellisen suuri. Männyn syönti oli jossain määrin vähäisempää peratuissa kuin perkaamattomissa taimikoissa, mutta erot eivät olleet merkitseviä. Kun taimikko oli perattu aikaisessa vaiheessa, lehtipuut olivat usein tuottaneet uusia kasvustoja eikä perkauksella ollut merkittävää vaikutusta tuholle eniten alttiina aikana.

Metsäalueilla, joiden hirvitiheydet olivat keskimääräistä huomattavasti suuremmat, hirven kuluttama oksabiomassa (kuivapainona) oli noin 13 % saatavilla olevasta (I)(1991). Noin 6 % taimikoista oli sellaisia, joissa hirvet olivat syöneet yli 60 % männyn oksabiomassasta ja taimikko oli tullut kasvatuskelvottomaksi. Lisäksi latvatuhot olivat huomattavasti alentaneet taimikoiden kehityskelpoisuutta 15-20 %:ssa taimikoita. Pihlajaa, haapaa ja pajuja oli syöty 39 %:ssa taimikoita niin runsaasti, että ne olivat käyneet mataliksi, pensasmaisiksi kasvustoiksi.

Hirvet olivat kuluttaneet sitä pienemmän osuuden kokonaisbiomassasta, mitä enemmän sitä oli saatavilla. Kulutettu osuus männyissä saatavilla olevasta oksabiomassasta oli suurempi mustikkatyypin kuin puolukkatyypin taimikoissa. Myös tainta kohti kulutettu biomassa oli mustikkatyypillä suurempi. Männyksen kulutus oli sitä suurempi, mitä enemmän koivua oli saatavilla. Sensijaan männyksen syönnin ei voitu havaita olevan riippuvainen haavan, pihlajan tai pajun esiintymisrungsasta näillä tiheän hirvikannan alueilla (I). Taimikoissa, joissa näiden puulajien kulutus oli ollut suurinta, oli kuitenkin myös mäntyjä syöty useammin kuin muissa taimikoissa.

Männyksen taimitiheyden vaikutus hirven ravinnonkäyttöön (III). Hirven syömien oksien määrä ja kulutettu oksabiomassa olivat sitä suuremmat, mitä tiheämpi taimikko oli. Biomassan kulutus (kuiva-ainetta) pinta-alaa ja tainta kohti laskettuna lisääntyi, kun oksaravinnon saatavuus lisääntyi. Saatavilla olevien ja syötyjen oksien läpimitta oli suurempi harvassa kuin tiheässä taimikossa. Vaikka syötyjen oksien määrä lisääntyi taimikon tiheyden kasvaessa, biomassan suhteellinen kulutus ei siten noussut vastaavasti.

Oksaravinto oli laadultaan huonompaa tiheässä kuin harvassa taimikossa, arvioitaessa sen sulavuutta ja pääravinteita. Kuitenkin raakaproteiinin ja arginiinin määrät olivat suhteellisen korkeita tiheässä taimikossa, todennäköisesti varjostuksen vaikutuksesta. Myös natriumia, jonka pitoisuudet talviravinnossa ovat yleisesti alhaisia, oli tiheän taimikon oksissa enemmän kuin harvan. Pääoksien kärkikasvaimia, jotka olivat laadultaan sivuoksia parempia, oli käytetty saatavillaoloon nähden enemmän kuin sivuoksien kasvaimia.

Vaikka tainta kohti kulutettu oksabiomassa oli suuri harvassa taimikossa, jäljellä oleva taimikohtainen biomassa oli suurempi kuin tiheässä taimikossa, jossa oksat olivat pienempiä. Päärangan katkeamista säästyneitä taimia oli sitä enemmän mitä tiheämpi taimikko oli.

Päärangan katkeamisen vaikutus taimien kehitykseen (IV, V). Päärangan katkeaminen latvakasvaimesta tai sitä vuotta vanhemmasta kasvaimesta ei olennaisesti vaikuttanut männyntaimien pituus- eikä läpimitan kasvuun tuhoa seuranneen kymmenen vuoden aikana. Latvan katkeaminen kolmanneksi vanhimmasta kasvaimesta vähensi sekä pituus- että läpimitan kasvua. Pituuskasvu aleni tällöin keskimäärin 13 % ja läpimitan vuotuinen kasvu rinnankorkeudella oli 18 % pienempi. Keskimääräinen kasvutappio oli vähemmän kuin yhden vuoden kasvu. Niiden taimien kasvussa, joissa vain sivuoksia oli katkaistu, ei havaittu eroja vertailutaimiin nähden.

Latvan katkeaminen aiheutti aina ainakin yhden katkoksen alapuolisen oksan paksuuntumisen. Paksuuntuminen oli suurinta taimikossa, missä oksat olivat vertailupuissakin suhteellisen paksuja. Suuria poikaoksia esiintyi 6 %:ssa puista, jotka oli katkaistu latvakasvaimen alapuolelta. Latvan pensastumista ei koepuissa kertakatkonnan jälkeen esiintynyt.

Katkeamisen jälkeen syntyvä pääranan mutkaisuus oli suurta 10 %:ssa latvakasvaimen katkonnoista ja 35 %:ssa vuotta vanhemman kasvaimen katkonnoista. Yli puolet kaksi vuotta vanhemman pääranan katkonnoista johti kohtalaiseen tai suureen runkomutkaan. Mutkaisuudesta johtuva sisäinen laatuviika, puusyiden kulmapoikkeama oli latvakasvaimen alta katkenneissa taimissa keskimäärin n. 40° rungon pituusakseliin nähden. Näissä taimissa mutkaisuus todennäköisesti pysyy näkyvänä rungossa ensiharvennukseen asti. Latvakasvaimesta ja sen alapuolisesta pääranan kasvaimesta katkaistut rauduskoivuntaimet olivat yleensä tavoittaneet pituudessa käsittelemättömät vertailutaimet kolmen vuoden kuluttua (V). Ainoastaan helmikuun katkonnoissa edellisen vuoden kasvaimesta katkaistut taimet olivat lyhyempiä kuin vertailutaimet. Latvakasvaimen alapuolisesta kasvaimesta katkaistuissa taimissa mutkakulmat olivat yleisesti suurempia kuin 30° rungon pituusakseliin nähden. Katkaisukohdan kylestyminen oli kaikissa taimissa epätäydellistä ja yli 1 cm läpimittaisissa katkonnoissa värivikaisuutta esiintyi paljon. Hirven katkomissa taimissa katkaisukohdan läpimitta oli yli 1 cm ja mutkakulmat aina yli 30°. Ne olivat aina puutteellisesti kylestyneitä, mutta värivikaisuus oli suhteellisen lievää johtuen ilmeisesti vaurioiden nuoresta iästä.

Kaikkiaan 83 % näytepuista oli värivikaisia. Sinistäjäseniä tavattiin värjäytyneistä osista. Eniten sinistäjäseniä oli värivoissa, jotka olivat levinneet katkaisukohdasta yli 10 cm. Kaikissa vauriokohdissa värivika oli levinnyt alaspäin, ei kuitenkaan katkeamisen jälkeen syntyneisiin vuosilustoihin. Siten on mahdollista, että vika jää rungon sisimpään osaan, riippuen mantopuun reaktiosta. Myös joitakin Basidiomycotina-sieniä todettiin ja *Godronia multispora*-laji, joka aiheuttaa koroja koivussa, tavattiin kahdesta keinollisesti katkaistusta ja kahdesta hirven katkaisemasta puusta. Suuri osa etenkin latvan katkeamisesta aiheutuneista vioista todennäköisesti jää rungon sisäisiksi.

5. Tulosten tarkastelu ja päätelmät

Metsäalueiden ominaisuuksien vaikutus elinympäristön valinnassa. Käsillä olevassa tutkimuksessa hirvitiheydet olivat suurimmat metsäalueilla, joilla metsäisten turvemaiden osuus oli suuri. Aiemmin hirvituhoja on todettu suhteellisen paljon turvemaidella, joiden taimikkovaiheen metsiköissä myös ravintoa on yleensä runsaasti saatavilla (Peltonen 1986). Koska tyypeä mobilisoiuun runsaasti puiden käyttöön ojituksen jälkeen, on todennäköisesti myös ravinnon

kelpaavuus suhteellisen hyvä (vrt. Bryant et al. 1983). Loisa & Pulliainen (1968) ovat havainneet hirvien välttävän syömästä mäntyä luonnontilaisella suolla verrattuna kangasmaahan.

Ravintokohteina tärkeitä alle 4 metrin korkuisia taimikoita (vrt. Parker & Morton 1978) oli yhtä paljon eri hirvitiheyksiä edustavilla alueilla. Tiheimmän hirvikannan alueilla niitä oli siten 9-18 ha yhtä hirveä kohti. Tiheiden vanhojen metsien välttäminen saattaa olla ravinnonsaantiin liittyvä tekijä metsäalueiden valinnassa. Hirvilehmien on todettu hakeutuvan taimikoihin ja nuoriin metsiin ja välttävän vanhoja metsiä ja soita (Cederlund & Okarma 1988). Yli 4 m pituisten nuorten metsiköiden kuutiomäärä oli hirvitiheillä alueilla suhteellisen suuri, mikä saattaa osoittaa tiheiden taimiköiden sopivuutta elinympäristöinä edeltävinä vuosina.

Hirvien talvehtimisalue muodostuu Ballenberghin & Peekin (1971) mukaan sarjasta paljon käytettyjä pienalueita, joilla ravintoon ja suojaan liittyvät ominaisuudet vaihtelevat talven kuluessa. Talvialueet ovat usein suhteellisen kaukana järvistä ja niille on ominaista varttuneiden ja nuorten sekametsiköiden mosaiikki (Proulx & Joyal 1981). Loivahkot rinteet ovat usein tyypillisiä elinympäristöjä (Poliquin et al. 1977, Proulx 1983). Topografisesti keskimääräistä korkeampi alue (Heikkilä 1990) voi osoittaa hyvän näkyvyyden merkitystä (Repo & Löyttyniemi 1985). Käsillä olevassa tutkimuksessa papanakasatiheys taimikoissa kasvoi nuorten metsiköiden ja aukeiden alojen osuuden taimiköiden ympäristössä lisääntyessä (II), mikä saattaa osoittaa myös näkyvyyden vaikutusta.

Kun metsänkäyttöä harjoitetaan pienimuotoisesti ja intensiivisesti, kuten yleensä Suomessa, on hirvien talvehtimisalueiden määrittelemisen taimiköiden perusteella vaikeampaa kuin oloissa, missä hakkuut ovat keskittyneempiä. Ravintotekijän vaikutus alueellisiin hirvitiheyksiin on todettu vähäiseksi, kun biologinen laidunkestävyys on suuri (Crête & Jordan 1982). Etenkin alueilla, joilla esimerkiksi lumen vuoksi ei ole tarvetta vaihtaa elinympäristöä ja kasvilajikoostumusta talven kuluessa (Joyal & Bourque 1986), metsänkäytön historia voi hyvinkin selittää sopivien biotooppien syntymistä. Tuoreet hakkuualat ja mänty-lehtipuutaimikot ovat hirvien ravintokohteita kaikkina vuodenaikoina (Cederlund & Okarma 1988). Tämä on tärkeä hirvitalousalueiden määrittelyssä huomioon otettava tekijä. Puuntuottokyvyltään huonot kitu- ja joutomaat, joiden osuus oli verrattain suuri hirvitiheillä alueilla, saattavat olla tärkeitä matalahkon kasvillisuuden vuoksi.

Hirvien talvithentymäalueen taimikoissa (II) vallitsevia puulajeja olivat mänty ja hieskoivu, joten suosittujen puulajien, kuten haavan, pihlajan ja pajujen (Bergström & Hjeljord 1987) runsaudella ei voitu päätellä olevan suurta vaikutusta alueen valinnassa (vrt. Goulet 1985). Todennäköisenä syyinä valintaan oli ollut laajojen suoalueiden ojitaminen ja metsittäminen, jonka jälkeen hirvitiheys oli noussut myös tutkitulla alueella (Lopen metsänhoitoyhdistys). Hirvet käyttävät usein samoja talvilaitumia vuodesta toiseen (LeResche 1974). Uskollisuus aiempaan

elinympäristöön on huomattavan yleistä (Cederlund et al. 1987, Cederlund & Okarma 1988,), joska osa populaatiosta ei osoita selvää säännönmukaisuutta liikkeissään. Talviselle käyttäytymiselle on myös ominaista eri sukupuolien samankaltainen elinympäristön valinta (Miller & Litvaitis 1992). Metsänkäyttö luo elinympäristöjä, joilla tarve lautumien vaihtoon on vähäinen. Tällöin syntyy alueellisesti pysyviä hirvipopulaatioita (Cederlund & Sand 1992). Laitumia vuodenaikojen mukaan vaihtavan hirvipopulaation on todettu voivan talvehtia eri vuosina eri paikassa, mutta pysyvän samalla alueella (Sweaner & Sandegren 1989).

Lähiympäristön ja taimikoiden ominaisuuksien vaikutus syöntikohteen valintaan. Hirvitiheyden ollessa keskimääräinen männystä syötyjen oksien kokonaismäärän ei todettu olevan riippuvainen mistään ympäristötekijästä (II). Tulokset viittasivat toisaalta taimikoiden käytön riippuvan nuorten metsien osuudesta ympäristössä (I, II), mutta ne eivät olleet yhdenmukaisia eri hirvitiheyksiä edustavilla alueilla. Tämä saattoi johtua siitä, ettei ympäristön ravintovaroja ollut mahdollista analysoida tarkemmin.

Keskimääräistä tiheimmän talvikannan alueilla (I) hirven männystä kuluttama oksabiomassa ja latvatuhojen osuus (II) olivat sitä suurempi mitä enemmän ympäristössä oli varttuneita kuusivaltaisia metsiä. Kuusivaltaisuuden vaikutuksesta on aiemminkin saatu vastaava tulos (Repo & Löyttyniemi 1985). Pelkästään taimikoiden ympäristön tarkastelu antaa ilmeisen vaillinaisen kuvan hirven talvisista ravintovaroista. Lumen syvyyden taimikoissa lisääntyessä varttuneiden metsien merkitys kasvaa (Hamilton et al. 1980, Welsh et al. 1980, Thompson & Vukelich 1981) paitsi makuupaikkoina myös ravinnonkäytössä, jossa alikasvostaimien osuus lisääntyy. Myös kuusikoiden mustikkakasvustoilla on merkitystä syksyn ja ilmeisesti alkutalven aikana (Cederlund et al. 1980, Hjeljord et al. 1990).

Suhteellisen suuri kulutus tuoreen kankaan männyntaimikoissa, missä lehtipuiden osuus on suuri (I,II), tukee teoriaa sekaravinnon edullisuudesta (Westoby 1974) ja lisääntyvästä ravinnonkäytöstä runsaasti ravintoa sisältävissä elinympäristöissä (Coley et al. 1985). Bergerud & Manuel (1968) totesivat hirven syöntikulutuksen lisääntyvän, kun maaperän ravinteisuus kasvaa.

Taimikoiden kokonaistiheyden (II) ja männyn saatavilla olevan biomassan (I) kasvaessa männyn syönti lisääntyi. Talviravinnossa laadulliset erot eri puulajien välillä ovat pienempiä kuin kesäravinnossa ja määrälliset tekijät korostuvat valinnassa (Renecker & Hudson 1988, Lundberg et al. 1990). Ravinnonkäytön optimoinnissa olennaista on maksimaalinen nettoenergian saanti tietyssä ajassa. Saatavuuden tai laadun lisääntyessä ravinnon etsintään ja käsittelyyn kuluva energia vähenee, jolloin optimaalinen ravintokohteessa kuluva aika lyhenee (Sih 1980). Männyn saatavilla olevan biomassan suuri merkitys korostuu etenkin keskitalvella, jolloin lähiympäristössä on vähän ravintovaihtoehtoja.

Hirvien talvitihentymäalueella (yli 10 yksilöä/1000 ha) (I) koivun ja pihlajan saatavuus taimikoissa lisäsi männyn syöntiä. Saatavilla olevien taimien suuren määrän (Crête 1977), varsinkin lehtipuiden vaikutus taimikoiden valinnassa on Pohjois-Amerikassa säännönmukaista (Peek et al. 1976, Crête & Jordan 1981). Tiettyjen, laadullisesti edullisten lajikoostumusten on todettu vaikuttavan taimikkoalueiden käyttöön (Goulet 1985, Risenhoover 1989).

Koivun ravintoarvo on talvella verrattain alhainen (Hjeljord et al. 1982, Salonen 1982), kun taas pihlaja on hyvin sulavaa ja siten edullista ravintoa märehijälle (Hofmann 1989). Koetilanteessa hirven on todettu valitsevan mieluummin sekaravinnon kuin hyvän yksipuolisen ravinnon (Miguelle & Jordan 1979). Sekaravinnon fysiologista merkitystä talvella ei ilmeisesti kuitenkaan kaikilta osilta tunneta. Generalistiherbivoreille sekaravintoon sopeutuminen on yleisesti ottaen edullista (Westoby 1974, Oldemeyer et al. 1977, Pulliam 1975). On huomattava, että koivun ja pihlajan vaikutus käsillä olevassa tutkimuksessa tuli esiin tiheän hirvikannan alueella, jolla lehtipuita esiintyi suhteellisen vähän. Tällöin laatuhaikuisen valinnan (Risenhoover 1989) voidaankin olettaa tulevan selvemmin esiin.

Käsillä olevassa tutkimuksessa mäntyä nopeakasvuisempien lehtipuiden merkitys elinympäristön valinnassa on mahdollisesti ollut suurempi taimikoiden alkukehitysvaiheessa ja niiden nopea kuluminen on vähentänyt myöhempää merkitystä (vrt. Heikkilä 1991). Tällöin hakeutuminen samoihin taimikoihin saattaa lisätä männyn käyttöä myöhemmin, mitä tulokset männyn kulutuksesta myös osoittavat. Syksyinen lehtipuuvärvä (Andersson 1971) männyn taimikoissa saattaa myös vaikuttaa edelleen männyn syöntiin.

Kun männyn ja lehtipuiden sekataimikoissa saatavilla oleva oksabiomassa lisääntyi, siitä kulutettu osuus väheni (I). Taimitiheyden kasvaessa hirvi syö valikoivammin (Vivås & Saether 1987). Taimitiheyden lisääntyessä tietyssä ajassa kulutettu määrä lisääntyy (Lundberg & Danell 1990). Lehtipuiden vaikutukset männyn syöntiin riippuvat kuitenkin myös muista tekijöistä, kuten puulajien välisestä kilpailusta.

Ravinnonkäytön vaikutus taimikoiden kulumiseen. Jatkuva samojen alueiden kulutus voi estää taimikoiden kehittymisen, jollaista käsillä olevassa tutkimuksessa esiintyi noin 6 %:ssa taimikoista hirvitiheyden ollessa korkea (I). Optimaalisesti käyttäytyvä eläin jättää ruokailukohteen, kun ravinnonotto on vähentynyt elinympäristön keskimääräiselle tasolle (Chamov 1976). Hirven on kuitenkin todettu käyttävän samoja alueita huolimatta ravintovarojen voimakkaastakin vähenemisestä (Andersen 1991). Liikkumisen vähetessä talvella (Thompson & Vukelich 1981) sopeutuminen laadultaan vaatimattoman mutta runsaan ravintovaran käyttöön (Hofmann & Nygrén 1992) ilmenee samojen taimikoiden kuluttamisessa vuodesta toiseen. Koska hirvien laumaantuminen talvella on yleistä (Peek et al. 1974, Pulliainen 1974, Filonov

1977, Sweanor & Sandegren 1986), vaikutus taimikoiden kehitykseen voi olla huomattava. Hirviryhmät muodostuvat kuitenkin yleensä vain muutamasta yksilöstä (Filonov 1977, Sweanor & Sandegren 1986). Etenkin lumen syvyyden ylittäessä 70 cm talvehtimisalueen kulutus on suurta, sillä suurenkin hirvitiheyden vallitessa samaa aluetta saatetaan käyttää peräkkäisinä vuosina (Sweanor & Sandegren 1989).

Keskimäärin noin 13 % taimikoissa saatavilla olevasta oksabiomassasta oli kulutettu hirvitiheyden ollessa korkea. Männyn osuus saatavilla olevasta kokonaisbiomassasta oli noin 85 %, kun vastaava osuus runkoluvusta vaihteli 23 % ja 48 % välillä metsätyypistä riippuen. Suuren taimikohtaisen biomassan lisäksi männyn toipumiskyky on muutenkin hyvä (Edenius et al. 1993), mistä johtuu taimien vähäinen kuolleisuus. Sensijaan hirvelle parhaiten kelpaavia, hyvin sulavia (Hjeljord et al. 1982) puulajeja, kuten pihlajaa, haapaa ja pajuja oli syöty suhteellisen paljon ja etenkin pihlajan kulutus oli silmiinpistävä. Nämä lajit, joiden harvalukuisesta oksistosta syödään nopeasti paksutkin oksat, vähenevät jo taimikon alkukehitysvaiheessa huomattavasti (Bergström & Danell 1987b, Saether 1990, Heikkilä 1991). Koivun saatavillaoloon syönnillä ei sensijaan ollut suurta vaikutusta koivun hyvän toipumiskyvyn ja kompensoivan kasvun vuoksi kuten myös aiemmin on todettu (Bergström & Danell 1987a, Heikkilä & Raulo 1987).

Jatkuva kulutus johtaa muutoksiin metsiköiden rakenteessa (Bédard et al. 1978, Risenhoover & Maass 1987, McInnes et al. 1992, Thompson et al. 1992.). Tuloksena on todennäköisesti mäntyvaltaisuuden väheneminen ja kuusivaltaisuuden lisääntyminen (vrt. Kuznetsov 1987). Tuoreella kankaalla männyn tiheys oli alhainen ja taimikohtainen kulutus suhteellisen suurta (II), mikä johtanee aluksi lehtipuiden osuuden lisääntymiseen. Suuria muutoksia puulajisuhteissa voi syntyä kuitenkin vasta silloin, kun metsiköiden hirvitiheys on huomattavasti suurempi kuin eteläsuomalaisilla talvitiheyden alueilla yleensä. Hirvillä on todettu olevan merkittävä balsamikuusen pituutta vähentävä vaikutus vasta, kun tiheys on yli 25 eläintä/1000 ha (Brandner 1990). Vastaavan tiheyden vallitessa taimikoiden kantokyvyn, mitattuna vuotuisen kasvun perusteella, ei ole kuitenkaan todettu ylittyvän (Crête 1989).

Jotta välttyäisiin taloudellisesti merkittäviltä tuhoilta, hirviä ei tulisi olla enempää kuin yksi yksilö 30 hehtaaria alle 20-vuotiaita mäntytaimikoita kohti (Morow 1976). Näin arvioiden nyt tutkituilla hirven talvehtimisalueilla vahinkoriski oli verrattain suuri, sillä yhtä hirveä kohti oli keskimäärin alle 20 ha taimikoita. Lavsundin (1987) mukaan 10 hirveä/1000 ha merkitsee vahinkoja n. 10 %:ssa taimikoita, kun taas 20 hirveä vastaavasti 25 %:ssa. Nämä suhteellisen karkeat arviot vastaavat nyt saatuja tuloksia, joskaan tuhoasteen muuttumista hirvitiheyden kasvaessa ei ollut mahdollista määrittellä. Kuznetsovin (1987) sekä Abaturovin & Smirnovin (1992) mukaan vahingot nousevat nopeasti, kun hirvitiheys nousee yli kahden yksilön tuhatta hehtaaria kohti. Arvioiden vertailukelpoisuutta vaikeuttavat alueelliset erot taimikoiden runsaudessa, taimitiheyksissä, taimikoiden puulajisuhteissa, metsänkäytössä ym.

Männyn taimitiheyden vaikutus ravinnonkäyttöön ja taimihuhoihin (III). Puhtaan männyntaimikon tiheyden lisääntyessä taimikohtainen oksabiomassa vähenee, mutta hirven saatavilla olevan ravinnon kokonaismäärä kasvaa. Suhteellisen tiheissä taimikoissa, n. 10 000 tainta/ha, hirven käyttämän ravinnon laatu, mitattuna sulavuutta osoittavilla tunnuksilla (Hjeljord et al. 1982) on kuitenkin huonompaa kuin harvassa kasvaneissa taimikoissa. Taimitiheyden kasvaessa oksien (biomassan) kulutus kuitenkin lisääntyi. Kun mahdollisuudet valintaan talvisessa ravinnonotossa ovat huonot, määrän suhteellinen merkitys hirvelle suurikokoisena herbivorina kasvaa (Renecker & Hudson 1986). Schwartz et al. (1988) totesivat hirven syövän suhteellisen paljon, kun saatavilla on huonolaatuista ravintoa. Tiheässä taimikossa pienikokoinen oksaravinto todennäköisesti lisää syömiseen kuluva aikaa (Risenhoover 1987). Toisaalta tiheässä taimikossa ravinnon etsimiseen kuluu vähemmän aikaa kuin harvassa taimikossa. Oksien laadun parantuessa syöty biomassa kasvaa suhteellisesti (Andersen & Saether 1992), jolloin energiaa on enemmän käytettävissä muihin toimintoihin.

Kun ravinnon laatu paranee, sen sulamisaika suurilla herbivoreilla tyypillisesti lyhenee (Robbins 1983). Oksien koon pienessä ja ravinnon kuitupitoisuuden suuretsa peuran ravinnonottoon kuluva aika lisääntyy (Shipley & Spalinger 1992). Ravintokohteen tiheyden kasvaessa ravinnon sulattamiseen kuluva aika lyhenee ja etsinnän vähetessä kulutustarve pienenee (Spalinger et al. 1986, 1988). Hyvillä laidunalueilla valikoiva ravinnonkäyttö mahdollistaa hirven liikkumiseen käytettävissä olevan ajan lisääntymisen (Saether et al. 1989, Cederlund et al. 1989). Samankokoisten taimien tiheyden kasvu johtaa valikoivampaan ravinnonkäyttöön (Vivås & Saether 1987). Käsillä olevassa tutkimuksessa tiheässä kasvaneet taimet erosivat kuitenkin ulkoisilta ja sisäisiltä ominaisuuksiltaan harvassa kasvaneista.

Männyntaimien pääoksien kärkikasvaimia oli käytetty saatavuuteen nähden suhteellisen paljon. Niiden suuri koko ja hyvä esilläolo vaikuttivat kuitenkin ilmeisesti valintaan, kuten aiemmin on todettu (Löyttyniemi 1985, Danell et al. 1985, Niemelä & Danell 1988). Oksien valintaan saattavat vaikuttaa huonosti sulavat sekundaariyhdisteet (Freeland & Janzen 1974, Coley et al. 1985). Pihkapitoisuus alentaa taimien kelpaavuutta jäniksille (Rousi et al. 1991). Hirvien on todettu välttävän sekundaariyhdisteitä runsaasti sisältäviä mäntyklooneja (Haukioja et al. 1983). Etenkin fenolit alentavat kasvien kelpaavuutta herbivoreille (Tahvanainen et al. 1985, Sunnerheim-Sjöberg 1991). Sekundaariyhdisteiden vaikutusta ei tutkittu, mutta niillä on todennäköisesti merkitystä etenkin, jos hirvi syö paksuja oksia (Palo et al. 1992). Varjostuksen vaikutuksesta voi männyn hiilipohjaisiin sekundaariaineisiin perustuva resistenssi huonontua (Bryant et al. 1983). Runsaassa valossa kasvaneiden neulasten korkean pinifolihappopitoisuuden (Gref & Tenow 1987) on havaittu korreloivan negatiivisesti hirven syönnin kanssa (Danell et al. 1990). Toisaalta varjostus lisäsi arginiini- (ks. Durzan 1970) ja proteiinipitoisuutta, millä voi olla myös positiivisia vaikutuksia hirven ravinnonkäytössä.

Natriumia on talviravinnossa usein vähän, joten hirvet käyttävät usein sitä sisältäviä kasvin osia (esim. Fraser & Reardon 1980). Tiheässä kasvaneiden taimien kärkiversot sisälsivät natriumia merkittävästi enemmän kuin harvassa kasvaneiden, joskin konsentraatiot olivat hirven tarpeeseen nähden alhaisia. Kärkiversoja ei kuitenkaan syöty valikoiden, joten natriumin vaikutusta syöntiin ei voitu selvästi osoittaa.

Hirven kuluttama osuus oksista ei riippunut saatavilla olevasta biomassasta, koska taimikon tiheyden noustessa taimien koko pieneni. Samankokoisilla taimilla on todettu suhteellisen kulutuksen lisääntyvän taimikon tiheyden kasvaessa (Lundberg & Danell 1990). Harvassa kasvaneiden taimien biomassassa oli suuren taimikohtaisen kulutuksen jälkeenkin verrattain suuri (vrt. Danell et al. 1991b). Myöskään tiheässä kasvaneiden taimien kitumista ei esiintynyt, mihin ilmeisesti vaikutti niiden kyky kompensoida menetettyä oksabiomassaa (Edenius et al. 1993). Hirven aiheuttamien päärankatuhojen merkitys väheni, kun taimikon tiheys kasvoi, tulos jonka myös Lyly & Saksa (1992) ovat todenneet.

Männyn taimikon puulajisuhteiden vaikutus hirvituhoon männyllä. Hirvituhoon vaikutus taimikon kehityskelpoisuuteen on käsillä olevan tutkimuksen mukaan suurin taimikoissa, jotka ovat männyn suhteen aukkoisia ja siten alitiheitä. Mäntyä syödään eniten taimikoissa, joissa koivu on etukasvuista tai ylitihettä. Männyn latvatuhoja esiintyi kuitenkin merkittävästi enemmän vasta kun koivuntaimia oli yli 5000/ha. Koivu/mänty pituussuhteen suuretessa männyn alikasvosasemasta johtuvat laadulliset muutokset lisäävät taimien kelpaavuutta (Heikkilä et al. unpublished). Suurilla koivun tiheyksillä saattaa olla samankaltainen vaikutus. Aiemmin on kuitenkin todettu (Heikkilä 1991), että koivu vähäisenä esiintyessään vähentää mäntyyn kohdistuvia tuhoja. Pihlajan, haavan ja pajujen vaikutuksesta mäntyyn kohdistuvaan syöntiin ei tutkimuksissa saatu yksiselitteisiä tuloksia. Eräissä taimikoissa (II) mäntyä oli syöty sitä enemmän, mitä runsaammin pihlajaa oli saatavilla, kun sensijaan toisissa taimikoissa riippuvuutta näistä puulajeista ei havaittu. Taimikoissa, joissa hirvet olivat jo aikaisemmin kuluttaneet nämä lehtipuut vähiin, oli myöhemmin syöty mäntyäkin runsaasti. Pihlajan ja haavan esiintymisen on aiemmin todettu jossain määrin lisäävän männyn taimien tuhoja (Löyttyniemi & Piisilä 1983, Lääperi & Löyttyniemi 1988, Heikkilä 1990). Toisaalta Danell et al. (1991a) mainitsevat hirven käyttävän talvella saman määrän mäntyä haapa-mänty sekataimikossa kuin puhtaassa mäntytaimikossa. Tästä he päättelivät, että hirvi valitsee ravintonsa talvella puutasolla, joten lehtipuut ovat lisänä ravinnossa eivätkä lisää männyn syöntiä.

Määrän suuri merkitys hirven talviravinnossa on osoitettu laikuittaista käyttöä selvittämissä kokeissa (Lundberg et al. 1990, Lundberg & Danell 1990). Taimiryhmien optimaalista käyttöä voidaan selittää parhaiten määrällisiä tekijöitä painottavilla malleilla (Åström et al. 1990). Koska

taimitiheyden noustessa kulutus tainta kohti vähenee, lehtipuiden yleinen poistaminen taimikoista ilmeisesti lisää mäntyjen taimikohtaista tuhoastetta.

Taimikoiden rakenne riippui suuresti metsätyypistä, eikä inventointitutkimuksissa ole täysin mahdollista erottaa kasvupaikan vaikutuksen (Coley et al. 1985) osuutta ravinnonkäytössä. Männyn kasvuolosuhteita voidaan parantaa poistamalla lehtipuiden, etenkin koivun kilpaileva vaikutus täysperkauksella, joskin myös osittaisella poistamisella on todettu olevan merkitsevä vaikutus (Jakkila & Pohtila 1978). Vesakon suurta peittävyyttä (Pohtila & Valkonen 1985), etenkin etukasvuisuutta pyritään taimikonhoidossa vähentämään. Käsillä olevassa tutkimuksessa aikaisessa vaiheessa tehdyllä perkauksella ei ollut enää suurta vaikutusta lehtipuustoon. Anderssonin (1982) mukaan vesakon aiheuttama haitta poistetaan parhaiten 4-5 vuotta istutuksesta tehdyllä perkauksella, jossa huomioidaan lehtipuiden todellinen haitta viereisille männyille.

Päärangan katkeamisen vaikutus taimien kehitykseen. Tulosten mukaan männyntaimien pituuserot tasoittuvat kymmenen vuoden aikana latvakasvaimen tai sitä edeltävän päärrangan kasvaimen katkeamisen jälkeen verrattuna terveisiin taimiin. Sensijaan alempaa katkenneet taimet eivät toivu kasvatuskelpoisiksi (Löyttyniemi 1983). Taimien koon tasoittumista oksakatkontojen jälkeen kompensoivan kasvun tuloksena on havaittu etenkin tiheissä taimikoissa (Edenius et al. 1993). Nopeutunut kasvu saattaa johtua taimien alaosien parantuneesta valonsaannista (Ericsson et al. 1985). Koska mäntyjen latvakasvain on selvästi dominoiva, nopeutunut kasvu ilmeisesti osoittaa männyn hyvää sopeutuneisuutta taimien väliseen kilpailuun (Strauss & Ledig 1985, Aarssen & Irwin 1991). Katkotut taimet olivat pituudeltaan hirvien yleisimmin käyttämiä. Pienemmillä taimilla latvatuhon kasvua alentava vaikutus on todennäköisesti suurempi yhteyttävän neulaston vähenemisen vuoksi.

Kun latva katkaistaan toiseksi tai kolmanneksi vanhimman kasvaimen kohdalta, mutkaisuus ja paksuoksaisuus alentavat todennäköisesti suurestikin puutavaran laatua (Heiskanen 1954, Panshin & de Zeeuw 1980, Kellomäki et al. 1980). Jo toisesta kasvaimesta katkenneissa mutkasta johtuva puusyiden kulmapoikkeama oli keskimäärin suhteellisen suuri. Paksuoksaisuudessa oli taimikoiden välillä huomattavia eroja, jotka ilmeisesti johtuivat geneettisistä tekijöistä (vrt. Kärkkäinen & Uusvaara 1982). Hirven katkaisemien oksien epäsäännöllinen katkaisupinta saattaa lisätä lahottajasierien infektiota. Kun puun tyviosasta ei saada hyvälaatuista sahatavaraa, taloudellinen menetys on verrattain suuri (Kärkkäinen 1984).

Vakavat viat olivat vähentyneet viiden vuoden aikana 56 %. Tämä johtui siitä, että mutkaisuus oli peittymässä ja viat olivat siirtymässä näkymättömiin. On kuitenkin ilmeistä, että vielä ensiharvennusvaiheessa voidaan merkkejä näistä vioista havaita. Kertakatkontaa suurempaa

vikaisuutta syntyy, kun hirvet katkaisevat toistuvasti latvoja (Löyttyniemi & Piisilä 1983, Bergström 1984, Heikkilä 1991). Osittaisen hirvivahingon jälkeen onkin syytä käyttää torjuntakeinoja taloudellisesti merkittävien runkovaurioiden estämiseksi.

Rauduskoivuntaimissa ylimmän ja toiseksi ylimmän pääranan kasvaimen katkeamisen jälkeen pituuskasvu lisääntyi huomattavasti kahtena seuraavana vuotena (V). Rauduksella on kompensoivaa kasvua havaittu enemmän kuin hieskoivulla (Bergström & Danell 1987a). Hjalten & Danell (1993) ovat todenneet kompensoivaa kasvua koivuissa, jotka kasvavat suhteellisen harvassa, ja toisin kuin rungon katkeaminen, lehtien poistaminen vähentää merkittävästi pituuskasvua.

Puuaineksen värjäytymistä esiintyi 83 %:ssa taimista. Värjäytyminen voi olla seurausta puolustautumisreaktiosta (Trockenbrodt & Liese 1991) ja sen on todettu olevan yleistä talvella karsituissa puissa (Raulo 1981). Käsillä olevassa tutkimuksessa etenkin syyskuussa katkaistuissa värjäytyneisyys oli yleistä. Sinistäjäseniä, jotka aiheuttavat nopeata sinistymistä (Käärik 1980), esiintyi varsinkin värjäytyneissä vaurioissa ja paksuissa katkoksissa. Näistä nyt todettu *Ceratocystis pilifera* (Fr.) on aiemmin eristetty koivulta (Käärik 1980, Upadhyay 1981).

Puut suojautuvat mikrobeja vastaan tuottamalla rakenteellisia esteitä ja haitallisia aineita (Shain 1979, Biggs 1987, Schmitt & Liese 1990). Puolustusreaktiot ovat yleisiä etenkin kasvukauden aikana (Kurkela 1974, Dujesiefken & Liese 1990). Puuaineksen rakenteesta johtuen sienet kykenevät kasvamaan paremmin rungon pituus- kuin poikkisuunnassa (Rayner & Boddy 1988). Värivikaa ei esiintynyt katkaisun jälkeen syntyneissä vuosilustoissa, vaan se rajoittui katkaistun rungon osalle. On mahdollista, että lahottajasienet ja koivun versolaikkutauti, joita tavattiin muutamasta taimesta, jäävät puun sisimpään osaan (Heiskanen 1958, Kurkela 1974, Vuokila 1976). Raulon (henk. koht. tied.) mukaan karsinnassa syntynyt vika voi kuitenkin pitkän ajan kuluessa levitä myös sivusuunnassa uuteen, oksan kylestäneeseen puun osaan.

Latvakasvaimesta katkenneiden koivuntaimien kehityskelpoisuutta voidaan tulosten mukaan pitää hyvänä. Sensijaan noin kolmimetristen taimien, joita hirvet ovat katkoneet latvakasvaimen alapuolelta, toipuminen kehityskelpoisiksi on kyseenalaista suuren mutkaisuuden ja huonon kylestymisen vuoksi (Panshin & de Zeeuw 1980). Eniten vanerisaantoa vähentävien, puun pintaosassa olevien vikojen (Heiskanen 1966) merkitystä voidaan arvioida vasta myöhemmin, kuten myös pehmeän sydänlahon esiintymistä.

Kiitos

Esitän lämpimän kiitoksen kaikille niille, jotka ovat myötävaikuttaneet työn edistymiseen. Hyödyllisistä keskusteluista ja kriittisistä kommentteista työn eri vaiheissa olen kiitollinen professori Erkki Annilalle. FT Eero Helle ja FT Kari Lehtilä ansaitsevat suuren kiitoksen rakentavasta kritiikistä. Professori Kari Löyttyniemi on myötävaikuttanut työn kulkuun asiantuntemuksellaan. Asiantuntevaa apua olen työn kuluessa saanut professori Erkki Tompolta ja MH Matti Katilalta. Tutkimuksiin eri tavoin osallistuneita työtovereita kiitän hyvästä työstä ja työskentelyilmapiiristä. FK Tuire Nygréniä, Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos, kiitän avusta aineistojen koostamisessa ja FK Kaarlo Nygréniä hedelmällisistä keskusteluista. Ystävällisestä avusta kokeisiin liittyvissä käytännön järjestelyissä olen kiitollinen MH Tapio Leinoselle Uudenmaan-Hämeen metsälautakunnasta ja riistapäällikkö Reijo Oravalle Uudenmaan riistanhoitopiiristä sekä MMT Jyrki Raulolle ja Schauman Oy:lle.

Kirjallisuus

- Aarssen, L.W. & Irwin, D.L. 1991. What selection: herbivory or competition. *Oikos* 60:261-262.
- Abaturov, B.D. & Smirnov, K.A. 1992. Formation of stands on clearings in forests with different moose population density. *Bulletin Moskovskava Obshestva Isputatelij Prirodi Otdelenie Biologii* 97(3): 3-12.
- Ahlén, I. 1975. Winter habitats of moose and deer in relation to land use in Scandinavia. *Viltrevy* 9(3): 1-192.
- Andersen, R. & Saether, B-E. 1992. Functional response during winter of a herbivore, the moose, in relation to age and size. *Ecology* 73(2): 542-550.
- Andersen, R. 1991. Habitat deterioration and the migratory behaviour of moose (*Alces alces* L.) in Norway. *Journal of Applied Ecology* 28: 102-108.
- Andersson, B. 1982. Lövträdens inverkan på unga tallars överlevnad och tillväxt i Västerbottens kust- och inland. *Sveriges Skogvårdsförbunds Tidskrift* 80(6): 11-24.
- Andersson, E. 1971. Havaintoja hirven talvisesta ravinnonkäytöstä ja vuorokausirytmistä. Summary: Observations on the winter food and diurnal rhythm of the moose (*Alces alces*). *Suomen Riista* 23: 105-118.
- Ballenberghe, V. van & Peek, J.M. 1971. Radiotelemetry studies of moose in northeastern Minnesota. *Journal of Wildlife Management* 35(1): 63-71.
- Bédard, J., Crête, M. & Audy, E. 1978. Short-term influence of moose upon woody plants of an early seral wintering site in Gaspé Peninsula, Quebec. *Canadian Journal of Forest Research* 8: 407-415.
- Belovsky, G.E. 1981. Food plant selection by a generalist herbivore: the moose. *Ecology* 62: 1020-1030.
- Berg, W.E. & Phillips, R.L. 1974. Habitat use by moose in northwestern Minnesota with reference to other heavily willowed areas. *Naturaliste Canadien* 101: 101-116.
- Bergerud, A.T. & Manuel, F. 1968. Moose damage to balsam fir-white birch forests in central Newfoundland. *Journal of Wildlife Management* 32(4): 729-746.
- Bergström, R. 1984. Rebrowsing on birch (*Betula pendula* and *B. pubescens*) stems by moose. *Alces* 19: 3-13.
- Bergström, R. & Danell, K. 1987a. Effects of simulated winter browsing by moose on morphology and biomass of two birch species. *Journal of Ecology* 75: 533-544.
- Bergström, R. & Danell, K. 1987b. Moose winter feeding in relation to morphology and chemistry of six tree species. *Alces* 22: 91-112.
- Bergström, R. & Hjeljord, O. 1987. Moose and vegetation interactions in Northwestern Europe and Poland. *Swedish Wildlife Research, supplement* 1: 213-228.
- Biggs, A. R. 1987. Occurrence and location of suberin in wound reaction zones in xylem of 17 tree species. *Phytopathology* 77(5):818- 725.

- Bradford, M.M. 1976. A rapid and sensitive method for the quantification of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytical Biochemistry* 72: 248-254.
- Brandner, T.A., Peterson, R.O. & Risenhoover, K.L. 1990. Balsam fir on Isle Royale: effects of moose herbivory and population density. *Ecology* 71(1): 155-164.
- Bryant, J.P. & Chapin, III, F.S. & Klein, D.R. 1983. Carbon/nutrient balance of boreal plants in relation to vertebrate herbivory. *Oikos* 40: 357-368.
- Bryant, J.P. & Kuropat, P.J. 1980. Selection of winter forage by subarctic browsing vertebrates: the role of plant chemistry. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 261-285.
- Cederlund, G., Bergström, R. & Sandegren, F. 1989. Winter activity patterns of females in two moose populations. *Canadian Journal of Zoology* 67: 1516-1522.
- Cederlund, G., Ljungqvist, H., Markgren, G. & Stålfelt, F. 1980. Foods of moose and roe-deer at Grimsö in Central Sweden - results of rumen content analyses. *Swedish Wildlife Research Viltrevy* 11(4): 169-247.
- Cederlund, G. & Okarma, H. 1988. Home range and habitat use of adult female moose. *Journal of Wildlife Management* 52: 336-343.
- Cederlund, G., Sandegren, F. & Larsson, K. 1987. Summer movements of female moose and dispersal of their offspring. *Journal of Wildlife Management* 51(2): 342-352.
- Cederlund, G.N. & Sand, H.G.K. 1992. Dispersal of subadult moose (*Alces alces*) in a nonmigratory population. *Canadian Journal of Zoology* 70: 1309-1314.
- Charnov, E.L. 1976. Optimal foraging: the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology* 9: 129-136.
- Coady, J.W. 1974. Influence of snow on behaviour of moose. *Le Naturaliste Canadien* 101: 417-436.
- Coley, P.D., Bryant, J.P. & Chapin, III, F.S. 1985. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science* 230: 895-899.
- Crête, M. 1977. Importance de la coupe forestière sur l'habitat hivernal de l'orignal dans le sud-ouest du Québec. *Canadian Journal of Forest Research* 7: 241-257.
- Crête, M. 1989. Approximation of K carrying capacity for moose in eastern Quebec. *Canadian Journal of Zoology* 67: 373-380.
- Crête, M. & Jordan, P.A. 1981. Régime alimentaire des orignaux du sud-ouest Québécois pour les mois d'avril à octobre. *Canadian Field-Naturalist* 95(1): 50-56.
- Crête, M. & Jordan, P.A. 1982. Population consequences of winter forage resources for moose, *Alces alces*, in Southwestern Québec. *The Canadian Field-Naturalist* 96(4): 467-475.
- Danell, K., Edenius, L. & Lundberg, P. 1991a. Herbivory and tree stand composition: moose patch use in winter. *Ecology* 72(4): 1350-1357.
- Danell, K., Gref, R. & Yazdani, R. 1990. Effects of mono- and diterpenes in Scots pine needles on moose browsing. *Scandinavian Journal of Forest Research* 5: 535-539.

- Danell, K., Huss-Danell, K. & Bergström, R. 1985. Interactions between browsing moose and two species of birch in Sweden. *Ecology* 66(6): 1867-1878.
- Danell, K., Niemelä, P., Varvikko, T. & Vuorisalo, T. 1991b. Moose browsing on Scots pine along a gradient of plant productivity. *Ecology* 72(5): 1624-1633.
- Dujesiefken, D. & Liese, W. 1990. Einfluss der Verletzungszeit auf die Wundheilung bei Buche (*Fagus sylvaticus*). Summary: Influence of the season of injury on wound healing in beech (*Fagus sylvatica*). *Holz als Roh und Werkstoff* 48(3): 95-99.
- Durzan, D.J. 1970. Free amino acids as affected by light intensity and the relation of responses to the shade tolerance of white spruce and shade intolerance of jack pine. *Canadian Journal of Forest Research* 1(3): 131-140.
- Edenius, L., Danell, K. & Berström, R. 1993. Impact of herbivory and competition on compensatory growth in woody plants: winter browsing by moose on Scots pine. *Oikos* 66: 286-292.
- Ellis, M. 1971 Dematiaceous Hyphomycetes. Commonwealth Mycological Institute. Kew, Surrey. 608 s.
- Ellis, M. 1976. More Dematiaceous Hyphomycetes. Commonwealth Mycological Institute. Kew, Surrey. 507 s.
- Ericsson, A., Hellqvist, C., Långström, B., Larsson, S. & Tenow, O. 1985. Effect on growth of simulated and induced shoot pruning by *Tomicus piniperda* as related to carbohydrate and nitrogen dynamics in Scots pine. *Journal of Applied Ecology* 22: 105-124.
- Filonov, C.P. 1977. Variability of moose aggregations in the reserves of the European part of the Russian Soviet Federated Socialist Republic. *Proceedings of North American Moose Conference Workshop* 13: 279-416.
- Fraser, D. & Reardon, E. 1980. Attraction of wild ungulates to mineral-rich springs in central Canada. *Holarctic Ecology* 3: 36-40.
- Freeland, W.J. & Janzen, D.H. 1974. Strategies in herbivory by mammals: the role of plant secondary compounds. *The American Naturalist* 108: 269-289.
- Goulet, L.A. 1985. Winter habitat selection by moose in northern British Columbia. *Alces* 21: 103-125.
- Gref, R. & Tenow, O. 1987. Resin acid variation in sun and shade needles of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). *Canadian Journal of Forest Research* 17: 346-349.
- Halls, L.K. & Epps Jr., E.A. 1969. Browse quality influenced by tree overstory in the south. *Journal of Wildlife Management* 33(4): 1028-1031.
- Halonen, O. & Tulkki, H. 1981. Ravinneanalyysin työohjeet. *Communications Instituti Forestalis Fenniae* 36: 23 s.
- Hamilton, G.D. & Drysdale, P.D., Euler, D.L. 1980. Moose winter browsing patterns on clear-cuttings in northern Ontario. *Canadian Journal of Zoology* 58: 1412-1416.
- Haukioja, E. 1980. On the role of plant defences in the fluctuation of herbivore populations. *Oikos* 35: 202-213.

- Haukioja, E., Huopalahti, R., Kotiaho, J. & Nygrén, K. 1983. Millaisia männyntaimia hirvi suosii? Summary: The kinds of pine preferred by moose. Suomen Riista 30: 22-27.
- Heikkilä, R. & Löytyniemi, K. 1992. Growth response of young Scots pines to artificial shoot breaking simulating moose damage. Silva Fennica 26(1): 19-26.
- Heikkilä, R. & Raulo, J. 1987. Hirvituhot vuosina 1976-77 istutetuissa rauduskoivun taimikoissa. Summary: Moose damage in plantations of *Betula pendula* established in 1976-77. Metsäntutkimuslaitoksen tiedonantoja 261: 1-16.
- Heikkilä, R. 1990. The effect of plantation characteristics on moose browsing in Scots pine. Silva Fennica 24(4): 341-351.
- Heikkilä, R. 1991. Moose browsing in Scots pine plantation mixed with deciduous tree species. Acta Forestalia Fennica 224. 13 p.
- Heiskanen, V. 1954. Tutkimuksia mäntytukkipuiden laatuluokitustavoista ja niiden tarkkuudesta. Summary: Investigations into pine tree grading methods and their accuracy. Communicationes Instituti Forestalis Fenniae 44: 1-132.
- Heiskanen, V. 1958. Tutkimuksia koivun karsimisesta. Summary: Studies on pruning of birch. Communicationes Instituti Forestalis Fenniae. 49(3): 1-68.
- Heiskanen, V. 1966. Tutkimuksia koivujen vikaisuuksista, niiden vaikutuksesta sorvaustulokseen sekä niiden huomioonottamisesta laatuluokituksessa. Summary: Studies on the defects of birch, their influence on the quality and quantity of rotary cut veneer, and their consideration in veneer birch grading. Communicationes Instituti Forestalis Fenniae 80. 128 s.
- Helle, T., Pajuoja, H. & Nygrén, K. 1987. Forest damages caused by moose and their economic value in Finland. Scandinavian Forest Economics 29: 7-26.
- Hjeljord, O., Hövik, N. & Pedersen, H.B. 1990. Choice of feeding sites by moose during summer, the influence of forest structure and plant phenology. Holarctic Ecology 13: 281-292.
- Hjeljord, O., Sundstoel, E. & Haagenrud, H. 1982. The nutritional value of browse to moose. Journal of Wildlife Management 46.2: 333-343.
- Hjältén, J. & Danell, K. 1993. Effects of simulated herbivory and intraspecific competition on the compensatory ability of birches. Ecology 74(4): 1136-1142.
- Hofmann, R.R. & Nygrén, K. 1992. Morphophysiological specialization and adaptation of the moose digestive system. Alces supplement 1: 91-100.
- Hofmann, R.R. 1989. Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: a comparative view of their digestive system. Oecologia 78: 443-457.
- Jakkilä, J. & Pohtila, E. 1978. Perkauksen vaikutus taimiston kehitykseen Lapissa. Summary: Effect of cleaning on development of sampling stands in Lapland. Folia Forestalia 360. 27 s.
- Joyal, R. & Bourgue, C. 1986. Variations, selon la progression de l'hiver, dans le choix de l'habitat et du régime alimentaire chez trois groupes d'originaux (*Alces alces*) en milieu agroforestier. Canadian Journal of Zoology 64: 1475-1481.

- Kangas, E. 1949. Hirven metsässä aikaansaamat tuhot ja niiden metsätaloudellinen merkitys. Summary: On the damage to the forests caused by moose and its significance in the economy of the forests. Suomen Riista 4: 62-90.
- Kellomäki, S., Lämsä, P., Oker-Blom, P. & Uusvaara, O. 1988. Männyn laatukasvatus: loppuraportti. Summary: Management of Scots pine for high quality timber: final report of the study project. 140 p.
- Kurkela, T. 1974. *Godronia multispora* Groves (Helotiales) and its pathogenicity to *Betula verrucosa* Ehr. and *B. pubescens* Ehr. Karstenia 14: 33-45.
- Kuznetsov, G.V. 1987. Habitats, movements and interactions of moose with forest vegetation in USSR. Swedish Wildlife Research, supplement 1: 201-211.
- Kärkkäinen, M. & Uusvaara, O. 1982. Nuorten mäntyjen laatuun vaikuttavia tekijöitä. Summary: Factors affecting the quality of young pines. Folia Forestalia 515: 1-28.
- Kärkkäinen, M. 1984. Metsien käsittelyn ja metsätuhojen merkitys puun ja puutavaran laadun kannalta. Metsäteho. Moniste. 7 s.
- Käärik, A. 1965. The identification of mycelia of wood-decay fungi by their oxidation reactions with phenolic compounds. Studia Forestalia Suecicaea 31. 31 p.
- Käärik, A. 1980. Fungi causing sap stain in wood. Rapport 114. Institutionen för Virkeslära. Sveriges Lantbruksuniversitetet. 122 s.
- Lavsund, S. 1987. Moose relationships to forestry in Finland, Norway and Sweden. Swedish Wildlife Research, Supplement 1: 229-244.
- LeResche, R.E. 1974. Moose migrations in North America. Naturaliste Canadien 101: 393-415.
- Loisa, K. & Pulliainen, E. 1968. Winter food and movements of two moose (*Alces alces* L.) in northeastern Finland. Annales Zoologici Fennici 5: 220-223.
- Lundberg, P. & Danell, K. 1990. Functional response of browsers: tree exploitation by moose. Oikos 58: 378-384.
- Lundberg, P., Åström, M. & Danell, K. 1990. An experimental test of frequency-dependent food selection: winter browsing by moose. Holarctic Ecology 13: 177-182.
- Lyly, O. & Saksa, T. 1992. The effect of stand density on moose damage in young *Pinus sylvestris* stands. Scandinavian Journal of Forest Research 7: 393-403.
- Lääperi, A. & Löytyniemi, K. 1988. Hirvituhot vuosina 1973-1982 perustetuissa männyn vijelytaimikoissa Uudenmaan-Hämeen metsälautakunnan alueella. Summary: Moose (*Alces alces*) damage in pine plantations established during 1973-1982 in the Uusimaa-Häme Forestry Board District. Folia Forestalia. 719: 1-13.
- Lääperi, A. 1990. Hoidettujen talvilaitumien vaikutus hirvituhoihin mäntytaimikoissa. Summary: Effect of winter feeding on moose damage to young pine stands. Acta Forestalia Fennica 212: 1-46.
- Löytyniemi, K. 1985. On repeated browsing of Scots pine saplings by moose (*Alces alces*). Silva Fennica 19(4): 387-391.

- Löyttyniemi, K. 1983. Männyn taimien kehitys latvan katkeamisen jälkeen. Summary: Recovering of young Scots pines from stem breakage. *Folia Forestalia* 560: 11 p.
- Löyttyniemi, K. & Lääperi, A. 1988. Hirvi ja metsätalous. Summary: Moose in Finnish forestry. University of Helsinki. Department of Agricultural and Forest Zoology. Reports 13. 56 pp.
- Löyttyniemi, K. & Piisilä, N. 1983. Hirvivahingot männyn viljelytaimikoissa Uudenmaan-Hämeen piirimetsälautakunnan alueella. Summary: Moose (*Alces alces*) damage in young pine plantations in the Forestry Board District Uusimaa-Häme. *Folia Forestalia*. 553: 1-23.
- Maltamo, M., Kangas, J. & Tolonen, R. 1989. Vesakon alkukehitys ja sen vaikutus taimikkoon. Kirjallisuustarkastelu. Metsäntutkimuslaitoksen tiedonantoja 343. 66 s.
- Mattson, W.J., Jr. 1980. Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 119-161.
- McInnes, P.F., Naiman, R.J., Pastor, J. & Cohen, Y. 1992. Effects of moose browsing on vegetation and litter of the boreal forest, Isle Royale, Michigan, USA. *Ecology* 73(6): 2059-2075.
- Messineo, L. 1966. Modification of the Sakagushi reaction: spectrophotometric determination of arginine in protein without previous hydrolysis. *Archives of Biochemistry and Biophysics* 117: 534-540.
- Miller, B.K. & Litvaitis, J.A. 1992. Habitat segregation by moose in a boreal forest ecotone. *Acta Theriologica* 37(1-2): 41-50.
- Miquelle, D.G. & Jordan, P.A. 1979. The importance of diversity in the diet of moose. *Alces* 15: 54-79.
- Morow, K. 1976. Food habits of moose from Augustow Forest. *Acta Theriologica* 21(5): 101-116.
- Niemelä, P. & Danell, K. 1988. Comparison of moose browsing on Scots pine (*Pinus sylvestris*) and lodgepole pine (*Pinus contorta*). *Journal of Applied Ecology* 25: 761-775.
- Nygrén, T. & Pesonen, M. 1993. The moose population (*Alces alces* L.) and methods of moose management in Finland, 1975-89. *Finnish Game Research* 48: 46-53.
- Oldemeyer, J.L., Franzmann, A.W., Brundage, A.L., Ameson, P.D. & Flynn, A. 1977. Browse quality and the Kenai moose population. *Journal of Wildlife Management* 41(3): 533-542.
- Palo, R.T., Bergström, R. & Danell, K. 1992. Digestibility, distribution of phenols, and fiber at different twig diameters of birch in winter. Implications for browsers. *Oikos* 65: 450-454.
- Panshin, A.J. & de Zeeuw 1980. Textbook of wood technology. 722 p..
- Parker, G.R. & Morton, L.D. 1978. The estimation of winter forage and its use by moose on clearcuts in northcentral Newfoundland. *Journal of Range Management* 31(4): 300-304.
- Peek, J.M. 1974a. A review of moose food habits studies in North America. *Le Naturaliste Canadien* 101: 195-215.
- Peek, J.M. 1974b. On the nature of winter habitats of Shiras moose. *Le Naturaliste Canadien* 101: 131-141.

- Peek, J.M., LeResche, R.E. & Stevens, D.R. 1974. Dynamics of moose aggregations in Alaska, Minnesota and Montana. *Journal of Mammalogy* 55: 126-137.
- Peek, J.M., Ulrich, D.L. & Mackie, R.J. 1976. Moose habitat selection and relationships to management in northeastern Minnesota. *Wildlife Monographs* 48: 1-65.
- Peltonen, A. 1986. Metsien uudistaminen turvemaiden kuuden eteläisimmän piirimetsälautakunnan alueella. Summary: Forest regeneration on peatlands in the six southernmost forestry board districts of Finland. Results from inventories in 1978-1979. *Folia Forestalia* 679. 26p.
- Pierce, J.D. & Peek, J.M. 1984. Moose habitat use and selection patterns in north-central Idaho. *Journal of Wildlife Management* 48(4): 1335-1343.
- Pohtila, E. & Valkonen, S. 1985. Varttuneiden viljelytaimikoiden tila Lapin piirimetsälautakunnan alueen yksityismetsissä. Summary: Development and condition of artificially regenerated pine and spruce sampling stands in the privately owned forests of Finnish Lapland. *Folia Forestalia* 631. 19 s.
- Poliquin, A., Scherrer, B. & Joyal, R. 1977. Characteristics of winter browsing areas of moose in western Quebec as determined by multivariate analysis. *Proceedings of North American Moose Conference and Workshop* 13: 128-143.
- Proulx, G. & Joyal, R. 1981. Forestry maps as an information source for description of moose winter yards. *Canadian Journal of Zoology*. 59: 75-80.
- Proulx, G. 1983. Characteristics of moose (*Alces alces*) winter yards on different exposures in southern Quebec. *Canadian Journal of Zoology* 61: 112-118.
- Pulliaainen, E. 1974. Seasonal movements of moose in Europe. *Naturaliste Canadien* 101: 379-392.
- Pulliam, H.R. 1975. Diet optimization with nutrient constraints. *American Naturalist* 109: 765-768.
- Pyke, G.H., Pulliam, H.R. & Charnov, E.L. 1977. Optimal foraging: a selective review of theory and tests. *The Quarterly Review of Biology* 52(2): 137-154.
- Raulo, J. 1981. Koivukirja. Gummerus.
- Rayner, A.D.M. & Boddy, L. 1988. Fungal decomposition of wood. John Wiley & Sons. Chichester. ss. 346-349.
- Renecker, L.A. & Hudson, R.J. 1986. Seasonal foraging rates of free-ranging moose. *Journal of Wildlife Management* 50(1): 143-147.
- Renecker, L.A. & Hudson, R.J. 1988. Seasonal quality of forages used by moose in the aspen-dominated boreal forest, central Alberta. *Holarctic Ecology* 11: 111-118.
- Repo, S. & Löyttyniemi, K. 1985. Lähiympäristön vaikutus männyn viljelytaimikon hirvivahinkoalttiuteen. Summary: The effect of immediate environment on moose (*Alces alces*) damage in young scots pine plantations. *Folia Forestalia* 626: 1-14.
- Risenhoover, K.L. & Maass, S.A. 1987. The influence of moose on the composition and structure of Isle Royale forests. *Canadian Journal of Forest Research* 17: 357-364.

- Risenhoover, K.L. 1987. Winter foraging strategies of moose in subarctic and boreal forest habitats. Dissertation. Michigan Technological University. 108 s.
- Risenhoover, K.L. 1989. Composition and quality of moose winter diets in interior Alaska. *Journal of Wildlife Management* 53(3): 568-577.
- Robbins, C.T. 1983. *Wildlife feeding and nutrition*. Academic Press. New York.
- Rousi, M., Tahvanainen, J. & Uotila, I. 1991. Mechanisms of resistance to hare browsing in winter-dormant European white birch (*Betula pendula*). *American Naturalist* 137(1): 64-82.
- Saether, B-E. 1990. The impact of different growth pattern on the utilization of tree species by a generalist herbivore, the moose *Alces alces*: Implications of optimal foraging theory. *Behavioural Mechanisms of Food Selection*. NATO ASI Series, Vol. G 20: 323-340.
- Saether, B-E., Engen, S. & Andersen, E. 1989. Resource utilization of moose *Alces alces* during winter. *Finnish Game Research* 46: 79-86.
- Sakagushi, S. 1951. A note on the colorimetric determination of arginine. *Journal of Biochemistry* 38: 91-94.
- Salonen, J. 1982. Hirven talviravinnon ravintoarvo. Summary: Nutritional value of moose winter browsing plants. *Suomen Riista* 29: 40-45.
- Sandegren, F., Bergström, R. & Sweanor, P.Y. 1985. Seasonal moose migration related to snow in Sweden. *Alces* 21: 321-338.
- Schmitt, U. & Liese, W. 1991. Suberin in wound reaction parenchyma of birch xylem (*Betula pendula* Roth.): An electron microscopy study. *Holzforschung* 45: 313-315.
- Schwartz, C.C., Hubbert, M.E. & Franzmann, A.W. 1988. Energy requirements of adult moose for winter maintenance. *Journal of Wildlife Management* 52(1): 26-33.
- Shain, L. 1979. Dynamic responses of differentiated sapwood to injury and infection. *Phytopathology* 69(10): 1143-1147.
- Shipley, L.A. & Spalinger, D.E. 1992. Mechanics of browsing in dense food patches: effects of plant and animal morphology on intake rate. *Canadian Journal of Zoology* 70: 1743-1752.
- Sih, A. 1980. Optimal foraging: partial consumption of prey. *American Naturalist* 116: 281-290.
- Snyder, J.D. & Janke, R.A. 1976. Impact of moose browsing on boreal-type forests of Isle Royal National Park. *American Midland Naturalist* 95: 79-92.
- Spalinger, D.E., Hanley, T.A. & Robbins, C.T. 1988. Analysis of the functional response in foraging in the Sitka blacktailed deer. *Ecology* 69(4): 1166-1175.
- Spalinger, D.E., Robbins, C.T. & Hanley, T.A. 1986. The assessment of handling time in ruminants: the effect of plant chemical and physical structure on the rate of breakdown of plant particles in the rumen of mule deer and elk. *Canadian Journal of Zoology* 64: 312-321.
- Strandgaard, S. 1982. Factors affecting the moose population in Sweden during the 20th century with special attention to silviculture. Swedish University of Agricultural Sciences. Institutionen för viltekologi. Report 8: 31.
- Strauss, S.H. & Ledig, F.T. 1985. Seedling architecture and life history evolution in pines. *American Naturalist* 125: 702-715.

- Sunnerheim-Sjöberg, K. 1991. Chemical studies of secondary metabolites in *Betula* and *Pinus*. Thesis. University of Agricultural Sciences. Department of Chemistry.
- Sweanor, P.Y. & Sandegren, F. 1986. Winter behaviour of moose in central Sweden. *Canadian Journal of Zoology* 64: 163-167.
- Sweanor, P.Y. & Sandegren, F. 1988. Migratory behaviour of related moose. *Holarctic ecology* 11:190-193.
- Sweanor, P.Y. & Sandegren, F. 1989. Winter-range philopatry of seasonally migratory moose. *Journal of Applied Ecology* 26: 25-33.
- Tahvanainen, J., Helle, E., Julkunen-Tiitto, R. & Lavola, A. 1985. Phenolic compounds of willow bark as deterrents against feeding by mountain hare. *Oecologia (Berl.)* 65: 319-323.
- Telfer, E.S. 1969. Twig weight-diameter relationships for browse species. *Journal of Wildlife Management* 33(4): 917-921.
- Telfer, E.S. 1970. Winter habitat selection by moose and white-tailed deer. *Journal of Wildlife Management* 34(3): 553-559.
- Thompson, I.D. & Euler, D.L. 1987. Moose habitat in Ontario: A decade of change in perception. *Swedish Wildlife Research, Supplement 1*: 181-193.
- Thompson, I.D. & Vukelich, M.F. 1981. Use of logged habitats in winter by moose with calves in northeastern Ontario. *Canadian Journal of Zoology* 59: 2103-2114.
- Thompson, I.D. 1988. Moose damage to pre-commercially thinned balsam fir stands in Newfoundland. *Alces* 24: 56-61.
- Thompson, I.D., Curran, W.J., Hancock, J.A. & Butler, C.E. 1992. Influence of moose browsing on successional growth on black spruce sites in Newfoundland. *Forest Ecology and Management* 47: 29-37.
- Thompson, I.D., McQueen, R.E., Reichardt, P.B., Trenholm, D.G. & Curran, W.J. 1989. Factors influencing choice of balsam fir twigs from thinned and unthinned stands by moose. *Oecologia* 81:506-509.
- Tomppo, E. 1991. Satellite Image-Based National Forest Inventory of Finland. In: Proceedings of the symposium on Global and Environmental Monitoring, Techniques and Impacts, SEptember 17-21, 1990, Victoria, British Columbia, Canada. *International Archives of Photogrammetry and Remote Sensing*, Vol. 28, Part 7-1: 419-424.
- Tomppo, E. 1993. Multi-Source National Forest Inventory of Finland. Proceedings of Ilvessalo Symposium on National Forest Inventories, Finland 17-21 August, 1992. IUFRO S4.02. The Finnish Forest Research Institute, Research Papers 444: 52-60.
- Trockenbrodt, M. & Liese, W. 1991. Investigations on wound reaction in the bark of *Populus tremula* L. and *Platanus-x-acerifolia*. Ait. Willd. *Angewandte Botanik*, 65, 3-4: 279-287.
- Upadhyau, H. 1981. A monograph of *Ceratocystis* and *Ceratocystiopsis*. University Georgia Press. Athens. 176 s.
- Uusvaara, O. 1974. Wood quality in plantation-grown Scots pine. *Communicationes Instituti Forestalis Fenniae* 80: 1-105.

- Uusvaara, O. 1981. Viljelymänniköistä saadun sahatavaran laatu ja arvo. Summary: The quality and value of sawn goods obtained from plantation-grown Scots pine. Metsäntutkimuslaitoksen tiedonantoja 27: 1-107.
- Van Soest, P.J. 1963. Use of detergents in the analysis of fibrous feeds. II. A rapid method for the determination of fiber and lignin. *Journal of the Association of Official Analytical Chemistry* 46: 829-835.
- Van Soest, P.J. & Wine, R.H. 1967. Use of detergents in the analysis of fibrous feeds. IV. Determination of plant cell-wall constituents. *Journal of the Association of Official Analytical Chemistry* 50(1): 50-55.
- Vivås, H.J. & Saether, B-E. 1987. Interactions between a generalist herbivore, the moose *Alces alces*, and its food resources: an experimental study of winter foraging behaviour in relation to browse availability. *Journal of Animal Ecology* 56: 509-520.
- Vuokila, Y. 1976. Pystypuun kairaus vikojen aiheuttajana. Summary: Boring of standing trees as a source of defects. *Folia Forestalia* 282. 11 s.
- Welsh, D.A., Morrison, K.P., Oswald, K. & Thomas, E.R. 1980. Winter utilization of habitat by moose in relation to forest harvesting. *Proceedings of North American Moose Conference Workshop* 16: 398-428.
- Westoby, M. 1974. An analysis of diet selection by large generalist herbivores. *The American Naturalist* 108: 290-304.
- Åström, M., Lundberg, P. & Danell, K. 1990. Partial prey consumption by browsers: trees as patches. *Journal of Animal Ecology* 59: 287-300.

Moose (*Alces alces* L.) browsing in young Scots pine stands in relation to the characteristics of their winter habitats

Risto Heikkilä & Sauli Härkönen

TIIVISTELMÄ: HIRVEN RAVINNONKÄYTTÖ MÄNTYTAIMIKOISSA JA SEN RIIPPUVUUS YMPÄRISTÖTEKIJÖISTÄ

Heikkilä, R. & Härkönen, S. 1993. Moose (*Alces alces* L.) browsing in young Scots pine stands in relation to the characteristics of their winter habitats. Tiivistelmä: Hirven ravinnonkäyttö mäntytaimikoissa ja sen riippuvuus ympäristötekijöistä. *Silva Fennica* 27(2): 127–143.

Moose browsing was studied in young Scots pine stands mixed with deciduous trees in high-density winter ranges. The proportional use of twig biomass decreased as the availability increased. The total as well as proportional biomass consumption were higher on the moist than on the dryish type of forest. The per tree consumption of pine was higher on the moist type, where the availability of pine was lower. Deciduous trees were more consumed on the moist type, where their availability was relatively high. The consumption of pine saplings increased as the availability of birch increased. Pine stem breakages were most numerous when birch occurred as overgrowth above pine and at high birch densities. The availability of other deciduous tree species did not correlate with browsing intensity on Scots pine. Moose browsing had seriously inhibited the development of Scots pines in 6 % of the stands, over 60 % of available biomass having been removed. Rowan and aspen were commonly overbrowsed and their height growth was inhibited, which occurred rarely by birch. There was no difference in the proportion of young stands in forest areas with high and low moose density. A high proportion of peatland forests was found to indicate relatively good feeding habitats in the high-density areas.

Hirven ravinnonkäyttöä tutkittiin kymmenvuotiaissa mäntytaimikoissa Uudenmaan metsäalueilla, joilla hirvitiheys oli keskimääräistä suurempi. Hirven oksabiomassasta kuluttama osuus oli sitä pienempi mitä enemmän biomassaa oli saatavilla. Kulutettu biomassa oli suurempi tuoreen kuin kuivahkon metsätyypin taimikoissa. Mäntyä syötiin etenkin tainta kohti suhteellisen paljon tuoreella metsätyypillä, missä sen taimitiheys oli pieni. Lehtipuita syötiin enemmän tuoreella metsätyypillä, missä niitä oli myös enemmän saatavilla. Männyntaimia syötiin sitä enemmän, mitä suurempi oli koivun taimitiheys. Latvatuhot olivat keskimääräistä suurempia, kun koivu oli etukasvuista ja suurimmilla koivutiheyksillä. Muiden lehtipuiden esiintymisellä ei ollut vastaavaa vaikutusta. Hirvituhot olivat ankarimmat n. 6 %:ssa taimikoista, joissa yli 60 % saatavilla olevasta biomassasta oli syöty. Pihlaja ja haapa olivat yleisesti kuluneet toipumiskyvyttömiksi, kun taas koivu oli toipunut suhteellisen hyvin. Taimikkovaiheen metsiköiden osuus metsäalueilla ei vaikuttanut hirvitiheyteen. Turvemaiden osuus sensijaan oli suuri korkean hirvitiheyden alueilla todennäköisesti osoittaen niiden hyvää soveltuvuutta elinympäristönä.

Keywords: *Alces alces*, *Pinus sylvestris*, browsing, mixed forests, feeding behaviour, carrying capacity, landscape ecology.
FDC 151 + 451

Accepted October 6, 1993

1 Introduction

Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) is commonly used by moose as winter food (Morow 1976, Cederlund et al. 1980). It is also the main tree species employed in regenerating forests in most parts of Finland. Extensive browsing on Scots pine by moose leads to damage in young stands. The damage depends on the moose density, which is considered to be an important factor in both forestry and moose management (Helle et al. 1987, Lavlund 1987, Löyttyniemi and Lääperi 1988, Nygrén and Pesonen 1993).

The increase in the area of young, planted and naturally regenerated stands resulting from intensive forest management has important effect on the distribution of moose populations (Lykke 1964, Markgren 1974, Ahlén 1975, Strandgaard 1982). Forests with a range of different aged stands include both young successional stages and mature stands that provide good habitats for successful moose management (Kelsall and Telfer 1974, Peek et al. 1976). Moose populations are mainly concentrated in the winter in areas with a good supply of browse (Telfer 1970, Brassard et al. 1974, Pierce and Peek 1984).

The moose can utilize winter ranges of varying plant composition. An abundance of deciduous tree species, partly mixed with a few preferred coniferous trees, characterizes the forage in the most heavily utilized winter habitats in North America (Eastman and Ritcey 1987, Joyal 1987, Thompson and Euler 1987). Habitat choice depends on areal conditions. The variation in climatic conditions affects the choice of tree species composition and the density of mature stands (Peek et al. 1976, Thompson and Vukelich 1981).

High availability of browsable stems (Crête 1977) and suitable range of some palatable tree species (Goulet 1985) are reported to be typical of frequently used young stands. However, moose winter densities do not necessarily correlate with forage factors (Crête and Jordan 1982).

The effect of forage quality has consequences that are important for both habitat selection and consumption rate (Risenhoover 1989). Increasing quality of the feeding habitat leads to increasing selectivity and searching activity for

new patches of food (Saether et al. 1989). Winter feeding by moose is related to the quantity and quality of food items (Vivås and Saether 1987, Lundberg et al. 1990, Andersen and Saether 1990).

Dryish sites with a high proportion of young pine stands usually characterize the winter ranges of moose (Morow 1976, Kuznetsov 1987). Scots pine and willow habitats are widely used by moose in northernmost Scandinavia (Pulliainen et al. 1968). Selecting marshland with willow species or Scots pine dominated areas is greatly dependent on the snow conditions (Gebczynska and Raczynski 1984).

The population density of moose in winter ranges may greatly exceed the average density calculated on larger areas. The yearly change between summer and winter ranges is one of the reasons for high browsing pressure on some forest areas (Sweanor and Sandegren 1986, Lääperi 1990). Habitat quality and moose density are considered to be basic factors when determining the biological and economical carrying capacity (Bergström and Hjeljord 1987).

The intensive utilization of pine in young planted Scots pine stands may prevent stand development in areas repeatedly used by moose in winter (Löyttyniemi and Piisilä 1983, Löyttyniemi and Lääperi 1988). In this sense suggestions have been made about adjusting moose population densities to better correspond to the food resources in young stands.

The aim of this study is to determine factors that may affect moose browsing on Scots pine in young stands of high-density winter ranges, and to evaluate the effect of browsing on stand development in relation to food availability and carrying capacity. Moose damage and feeding habitat selection are studied in relation to the tree species composition in young pine stands and the characteristics of the surrounding forests. The characteristics of forests typical of areas with different moose winter densities are analysed in order to obtain information of winter habitats.

2 Material and methods

Field sampling. The field data were collected in 1991 in southern Finland in the area of Uusimaa-Häme Forestry Board District (60°00'–61°00' N, 23°30'–26°30' E). The study areas were moose winter ranges that had had a considerably higher than average moose density (over 1 moose/km² forested area) during the previous five years (Uusimaa Game Management District and Uusimaa-Häme Forestry Board District). The average density in the study area during 1987–1991 was 0.57 moose/km² forest land. A total of 36 randomly selected young Scots pine stands were inspected. The stands had been established ten years earlier by planting.

A systematical line-plot method was used in measuring moose feeding in the plantations (cf. Lääperi and Löyttyneimi 1988). The size of the plots was 40 m² and the distance between the lines and plots 20–30 m depending on the size of the stand. The number of inspected plots was 347 (1,388 ha). All saplings over 50 cm high were counted in the study. The twigs eaten by moose over the whole plot area were counted. The diameter of the bites on pines was measured on one half of the plot area and on deciduous trees over one quarter. The results were calculated separately for each plantation.

The forest site type was determined on the basis of the ground vegetation (Cajander 1909). There were two types in the data: the *Vaccinium vitis-idaea* type (VT) (17 stands) and the *Vaccinium myrtillus* type (MT) (19 stands). The former is a dryish and the latter a moist forest

site type and both are commonly planted with Scots pine. The total number of faecal pellet groups was counted.

Biomass estimations. The biomass available for moose on saplings of different size was measured on unbrowsed trees at height intervals of 0.5 m from 0.5 m to 2.5 m. These heights were chosen in accordance with the average heights of the young stands studied. The twig diameter/weight method (Telfer 1969) was used in the biomass consumption calculations.

In order to estimate the biomass available for moose, the maximum bite diameter was first determined for all the tree species. This was done with respect to the all bites found in the area, excluding the thickest ones if the trees were obviously only occasionally browsed. The diameters used when taking small branches for the estimations were: Scots pine 9 mm, birch (*Betula pendula* Roth. and *B. pubescens* Ehrh.) 8 mm, aspen (*Populus tremula* L.), rowan (*Sorbus aucuparia* L.) and willows (*Salix* spp.) 8 mm, grey alder (*Alnus incana* L.) and juniper (*Juniperus communis* L.) 5 mm. Norway spruce (*Picea abies* L.), which was rare and not used by moose in the area, was not included in the study. Very rarely occurring species such as *Frangula alnus* Miller were also excluded.

Biomass available for moose. The following regression equations were calculated for the available biomass of each tree species in the young stands (y = dry weight kg, x = height m):

		Biomass (g) per tree (mean ± S.E.)
<i>Pinus sylvestris</i>	$\log y = -6.0356 + 3.7475 \log x$ ($r = 0.967$, $p = 0.002$, $n = 6$)	416 ± 10
<i>Betula pendula</i>	$\log y = -5.1443 + 3.0298 \log x$ ($r = 0.990$, $p = 0.001$, $n = 5$)	53 ± 1
<i>Betula pubescens</i>	$\log y = -4.0712 + 2.5232 \log x$ ($r = 0.967$, $p < 0.001$, $n = 7$)	39 ± 1
<i>Sorbus aucuparia</i>	$\log y = -3.8123 + 2.3277 \log x$ ($r = 0.973$, $p = 0.005$, $n = 5$)	14 ± 1
<i>Populus tremula</i>	$\log y = -4.1418 + 2.5528 \log x$ ($r = 0.963$, $p = 0.009$, $n = 5$)	22 ± 1
<i>Salix</i> spp.	$\log y = -5.4000 + 3.1853 \log x$ ($r = 0.976$, $p = 0.024$, $n = 4$)	22 ± 1
<i>Juniperus communis</i>	$\log y = -8.8993 + 5.3660 \log x$ ($r = 0.956$, $p = 0.044$, $n = 4$)	122 ± 10
<i>Alnus incana</i>	$\log y = -3.1612 + 1.8704 \log x$ ($r = 0.998$, $p < 0.001$, $n = 6$)	14 ± 1

Table 1. The classifications used in describing forested areas from satellite images. Scrub land = low productive (0.1–1.0 m³/yr), waste land = low productive (< 0.1 m³/yr).

	Area	Areal	Tree volume		
	ha	proportion %	m ³ /ha	m ³	%
Forest land	x		x		
Scrub land	x		x		
Waste land	x		x		
Open regenerated area		x	x		
Seed tree stand		x	x		
Small seedling stand		x	x		
Advanced seedling stand < 4 m		x	x		
Advanced seedling stand > 4 m		x	x		
Young thinning stand		x	x		
Old thinning stand		x	x		
Matured stand		x	x		
Shelterwood stand		x	x		
Age classes of stands (20 years intervals)			x		
Scots pine			x	x	x
Norway spruce			x	x	x
Birch			x	x	x
Deciduous trees			x	x	x

Characteristics of the winter range forests. The forest areas having been occupied by a varying number of moose were studied by using the data based on forest maps. The landscape in the whole area is a mosaic of forest and agricultural land. It was not possible to determine moose densities reliably in small parts of forest areas. The size of studied forest areas varied between 1500–3500 ha. They were divided into three classes according to the moose population in the winter: 1. no or very few observations, 2. 0.5–1.0 moose/km², 3. 1.0–2.0 moose/km². The densities were based on winter countings for the five previous years made on the ground simultaneously for each forest area in March (Uusimaa Game Management District, unpublished). The yearly density estimations had been used in moose management in the area for a long period.

A sample of 33 forest areas was taken randomly from each moose density class. A 2 × 2 km square was chosen in each area and marked on the map. Because disturbances such as main roads and settlements greatly affect the distribution of moose populations (Repo and Löyttyniemi 1985, Heikkilä and Raulo 1987), the squares were marked in such a way as to maintain maximum distance from possible disturbance sources.

Ground sample plots of the National Forest Inventory, satellite images from 1986 and 1988, digital map data and boundaries of the squares were applied in the processing. The data were processed by the National Forest Inventory project. The methodology has been described by Tomppo (1991, 1993).

It was not possible to distinguish the proportion of different tree species in the youngest stands. Species other than Scots pine evidently occurred in only small proportions, because this species is clearly the most popular one used in forest regeneration (Central Forestry Board Tapio 1975–1981).

The variables used to describe the characteristics of forested areas included both areal proportions and tree volumes in different kinds of stand (Table 1).

Statistical analyses. The Student t-test was used when comparing mean values, with arcsin transformation for proportions. Linear regression analyses were used in studying the relationships between browsing and stand characteristics. Analysis of variance and the pairwise t-test with Bonferroni significance level were used when analysing the characteristics of forest areas. BMDP programs were used.

3 Results

3.1 Biomass consumption by moose

Browsing of different tree species. The total biomass utilized by moose averaged 101 kg/ha (± 19 S.E.), which was 12.8 % of the total available biomass. Scots pine had been used more than other species (Table 2). The moose had browsed silver birch more than pubescent birch. The proportion used was also higher for the former species ($15.9\% \pm 4.6$ S.E. vs. $7.7\% \pm 2.4$ S.E., $t = 2.03$, $p < 0.05$). The proportional use of Scots pine (9.8 %) did not differ significantly from that of birches.

The total twig biomass had been reduced considerably in two (6 %) of the stands, over 60 % of available biomass having been consumed. In these stands the biomass consumption on Scots pines was over 60 % (Fig. 1). In other cases the consumption of pine and birch remained mostly below 20 % of the available biomass.

The deciduous tree species preferred by moose (aspen, rowan and willows) were intensively utilized. In 39 % of the stands these species had been overbrowsed. Their height growth was inhibited due to the continuous browsing on the yearly growth. They had often turned into low bushy trees incapable of recovery. Rowan was overbrowsed in 54 % and aspen in 35 % of the stands where they occurred. The corresponding proportion for willows was 13 %, and willows proved to be better able to compensate for browsing than rowan and aspen. Juniper was, on the

average, relatively lightly utilized compared to the other species.

The consumed biomass of pine was positively correlated with birch consumption ($r = 0.67$, $p < 0.001$, $n = 36$), whereas no correlation was found between other deciduous trees and pine. Also the used proportion of pine biomass increased as the consumption of birch increased ($r = 0.77$, $p < 0.001$, $n = 36$). However, the use of pine was not found to increase significantly along with the increase of birch consumption in 24 stands, where birch density was lower than 3000 trees/ha.

Neither the consumed biomass nor the proportional use of pine did correlate significantly with the consumption of rowan, aspen, willows and juniper. However, the number of browsed Scots pines was significantly greater in 13 stands where over 80 % of the biomass of these species had been removed, compared to less consumed stands ($848/\text{ha} \pm 158$ S.E. vs. $458/\text{ha} \pm 82$ S.E., $t = 2.43$, $p < 0.05$). The difference in pine biomass removed was however not significant (86 kg/ha ± 27 S.E. vs. 52 kg/ha ± 21 S.E., $t = 1.36$, $p = 0.18$). The average height of birch and the amount of birch biomass used were similar in both cases.

Consumption in relation to browse availability and stand characteristics. The average total biomass available for moose was greater on the VT type than on the MT type (Table 2). This was due to the significantly greater biomass of Scots pine in the former type. The availability of deciduous tree species was consistently higher on

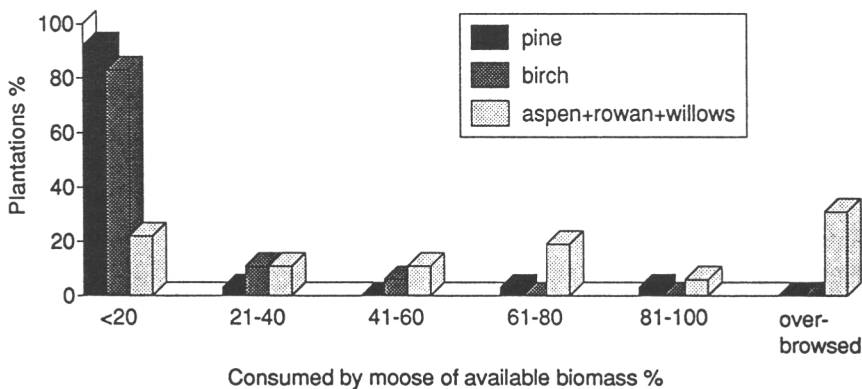


Fig. 1. Twig biomass consumed by moose out of the total biomass available in different tree species in young Scots pine stands of high-density moose areas (1–2 moose/km²).

Table 2. The average height, stand density, available and consumed biomass (\pm S.E.) in forest types of experimental young stands. VT = *Vaccinium vitis-idaea* type, MT = *Vaccinium myrtillus* type. Level of significance: o = < 0.10, * = < 0.05, ** = < 0.01. Different letters = significant difference between tree species ($p < 0.001$) (t-test). N = 36.

Tree species	Height m		Trees/ha		Available biomass kg/ha		Consumed biomass kg/ha		Total average consumption kg/ha
	VT	MT	VT	MT	VT	MT	VT	MT	
<i>Pinus sylvestris</i>	175 \pm 12	171 \pm 8	3117 \pm 376	1579 \pm 147 **	1203.5 \pm 176.2	694.2 \pm 162.2 *	41.7 \pm 13.9	84.1 \pm 28.5	64.1 \pm 16.6 a
<i>Betula pendula</i>	165 \pm 14	201 \pm 17	1030 \pm 280	1261 \pm 359	47.2 \pm 12.3	80.0 \pm 24.8	7.6 \pm 2.8	6.9 \pm 2.7	7.3 \pm 1.9 b
<i>Betula pubescens</i>	171 \pm 13	168 \pm 10	1267 \pm 265	1567 \pm 305	52.7 \pm 11.4	66.1 \pm 14.7	1.8 \pm 0.6	5.2 \pm 2.5	3.6 \pm 1.4 bc
<i>Sorbus aucuparia</i>	104 \pm 7	110 \pm 09	708 \pm 132	1734 \pm 366 *	7.4 \pm 2.0	29.4 \pm 14.1 o	8.5 \pm 3.6	23.2 \pm 7.3 o	16.3 \pm 4.4 abd
<i>Populus tremula</i>	118 \pm 11	127 \pm 15	398 \pm 92	667 \pm 184	4.8 \pm 1.4	12.6 \pm 4.7	3.9 \pm 1.5	5.3 \pm 1.9	4.7 \pm 1.3 be
<i>Salix</i> spp.	98 \pm 7	121 \pm 10	142 \pm 42	397 \pm 104 *	1.4 \pm 0.7	11.0 \pm 3.5 *	0.1 \pm 0.05	7.7 \pm 3.8 *	4.1 \pm 2.1 be
<i>Alnus incana</i>	169 \pm 18	203 \pm 22	83 \pm 21	258 \pm 113	0.5 \pm 0.2	1.7 \pm 0.8	0.3 \pm 0.2	0.5 \pm 0.3 o	0.4 \pm 0.2 ce
<i>Juniperus communis</i>	108 \pm 6	118 \pm 10	80 \pm 16	90 \pm 34	8.4 \pm 2.9	5.4 \pm 2.0	0.8 \pm 0.4	0.8 \pm 0.7	0.8 \pm 0.4 cd
Deciduous trees	149 \pm 10	152 \pm 9	3495 \pm 489	5509 \pm 619 *	122.2 \pm 18.5	206.0 \pm 42.5 o	23.0 \pm 5.8	49.5 \pm 11.3 *	37.0 \pm 6.8
In total	156 \pm 6	160 \pm 8	6612 \pm 514	7088 \pm 609	1325.7 \pm 177.9	900.3 \pm 156.8 *	64.7 \pm 14.2	133.6 \pm 31.9 *	101.0 \pm 18.8

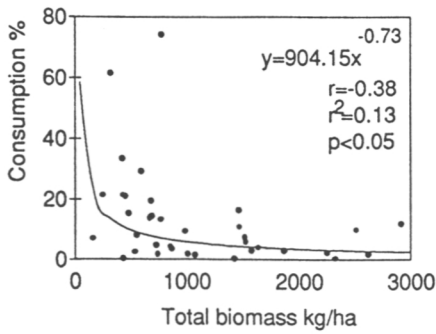


Fig. 2. Proportion of total biomass consumed by moose in young Scots pine stands.

the MT type. The availability of rowan and willows was significantly greater on the MT type. The biomass availability of the overbrowsed, preferred tree species was underestimated in some cases, because they produced new shoots but were not able to increase height. There were no significant differences in the average height of the tree species between forest types.

The moose had utilized a smaller proportion of the biomass, the greater the total available biomass (Fig. 2). The consumed biomass was greater on the MT type than on the VT type (Fig. 3). A relatively high proportion of the available Scots pine biomass was removed on the MT type. The consumed pine biomass per tree was greater on the MT type than on the VT type ($53 \text{ g} \pm 19 \text{ S.E.}$ vs. $16 \text{ g} \pm 6 \text{ S.E.}$, $t = 2.10$, $p < 0.05$, $df = 34$). The total pine biomass removed per stand was also relatively great on the MT type. No significant difference was respectively found between per-tree availability ($392 \text{ g} \pm 61 \text{ S.E.}$ vs. $446 \text{ g} \pm 76 \text{ S.E.}$); thus other factors such as stand density and tree species composition were more important in relation to the differences found in utilization of pine saplings. Deciduous trees were more used in the MT type, accordingly with their availability.

The number of Scots pine saplings browsed by moose was the higher, the greater the availability of the two most commonly occurring tree species, silver birch and pine (Table 3). The biomass of these two tree species was intercorrelated with the total biomass availability. The availability of silver birch alone explained 21 % of the variation ($r = 0.45$, $F = 8.82$, $p < 0.001$), which explained browsing better than in combination with pubescent birch. The two birch species were also intercorrelated. Neither the densi-

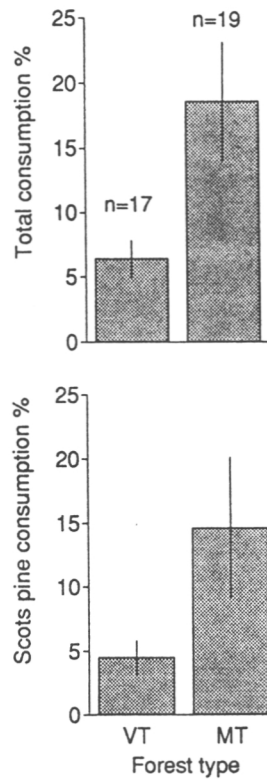


Fig. 3. Proportion of total twig biomass (\pm S.E.) consumed by moose in young Scots pine stands on dryish (VT = *Vaccinium vitis-idea* type) and moist (MT = *Vaccinium myrtillus* type) forest sites ($t = 2.52$, $p < 0.05$). Biomass consumed of Scots pines ($t = 1.79$, $p = 0.08$), respectively.

ty nor the biomass availability of deciduous species other than birch explained the browsing of pine.

The biomass removed by moose from the Scots pines increased as the proportion of spruce-dominated stands in the surrounding forests increased (Table 3). Spruce-dominated stands alone explained 11 % of the variation ($r = 0.33$, $F = 4.14$, $p < 0.05$). In addition, the consumption of pine increased with increasing available pine biomass. Also the biomass removed from deciduous browse species increased as their availability increased ($r = 0.49$, $r^2 = 0.24$, $p < 0.01$).

The average size of the studied young stands was relatively small ($1.7 \text{ ha} \pm 0.3 \text{ S.E.}$), and there was no relationship between the consumption by moose and stand size.

Faecal pellet groups. The number of moose pellet groups/ha was significantly correlated with

Table 3. The effect of stand characteristics on moose browsing on young Scots pines (multiple regression analyses). Availability = biomass kg/ha. Stands % = proportion of the stands in the surrounding forests. Variables: X_1 = Silver birch availability, X_2 = Scots pine availability, X_3 = spruce stands %, X_4 = young stands %.

Number of browsed pines/ha			
	Regression coefficient	T-value	P-value
Silver birch availability	0.48	3.35	0.00
Pine availability	0.34	2.40	0.02
R = 0.57, R ² = 0.32, F = 7.90, P = 0.002			
Regression equation: $Y = 209.8735 + 0.0027556 X_1 + 0.00022655 X_2$			
Pine consumption kg/ha			
	Regression coefficient	T-value	P-value
Spruce dominated mature stands %	0.38	2.47	0.02
Pine availability	0.35	2.26	0.03
R = 0.48, R ² = 0.23, F = 4.88, P = 0.014			
Regression equation: $Y = -48183.45703 + 1166.3877 X_3 + 0.04642 X_2$			
Number of pine stem breakages/ha			
	Regression coefficient	T-value	P-value
Silver birch availability	0.78	7.35	0.00
Young stands %	-0.26	-2.44	0.02
R = 0.80, R ² = 0.63, F = 28.65, P = 0.000			
Regression equation: $Y = 16.33656 + 0.0021483 X_1 - 3.66528 X_4$			
Pine stem breakages %			
	Regression coefficient	T-value	P-value
Silver birch availability	0.64	5.39	0.00
Spruce dominated mature stands %	0.27	2.27	0.03
R = 0.75, R ² = 0.56, F = 21.20, P = 0.000			
Regression equation: $Y = -5.03352 + 0.000084234 X_1 + 0.09360 X_3$			

the consumed biomass of deciduous saplings ($r = 0.56$, $r^2 = 0.31$, $p < 0.001$), but not with the amount of consumed Scots pine. The abundance of pellet groups increased as the summed proportion of young successional stages (open areas, seed/shelter tree stands, young stands) in the vicinity of the plantations increased ($r = 0.50$, $r^2 = 0.25$, $p < 0.01$). Neither the availability of Scots pine and deciduous saplings in the plantations nor the proportion of spruce-dominated forests in the surroundings were correlated with the pellet group density.

3.2 Stem breakages

The proportion of stems broken by moose on Scots pines was significantly higher in the MT type ($9.5 \% \pm 3.4$ S.E.) than in the VT type stands ($1.9 \% \pm 0.6$ S.E.) ($t = 2.10$, $p < 0.05$). In the MT type stands stem breakage was relatively abundant, $160/\text{ha} \pm 71$ S.E. vs. $63/\text{ha} \pm 25$ S.E. in the VT type ($p = 0.21$).

The number of Scots pine stems broken by moose increased as the available biomass of silver birch increased (Table 3). The availability of silver birch alone explained 57 % of the variation ($r = 0.75$, $F = 44.85$, $p < 0.001$). Stem breakages were negatively correlated to the proportion of young stands in the surroundings. The proportion of broken stems was dependent on the availability of silver birch, which alone explained 49 % of the variation ($r = 0.49$, $F = 33.22$, $p < 0.001$), and on the proportion of spruce-

dominated stands in the surroundings.

The number of pine stem breakages was significantly greater when the density of birch exceeded 5000 trees/ha than at lower densities (Fig. 4). Three of the stands with high birch density were in MT type and one in VT type. Stem breakages were also more abundant when the average height of birch exceeded 210 cm (average height relationship birch/pine 1.6, average height of pines $164 \text{ cm} \pm 14$ S.E.) than in stands with shorter birches (average height relationship birch/pine 0.9, average height of pines $176 \text{ cm} \pm 8$ S.E.) (Fig. 5). The occurrence of deciduous trees other than birch did not correlate with breakages.

Stem breakages were slightly more abundant on silver birch than on Scots pine ($230/\text{ha} \pm 63$ S.E. vs. $114/\text{ha} \pm 39$ S.E., $t = 1.59$, $p < 0.10$). The proportion of broken stems was significantly higher on silver birch ($20.4 \% \pm 3.9$ S.E. vs. $5.9 \% \pm 1.9$ S.E., $t = 3.34$, $p < 0.01$).

The breakage point in Scots pine was, on the average, located below the top shoot, indicating a relatively high browsing pressure. In the eight stands where the density of pine was below 1400 trees/ha the number of stem breakages averaged $123/\text{ha} \pm 62$ S.E., and in the stands with a higher density $112/\text{ha} \pm 48$ S.E. respectively. Thus the proportion of stem breakages was significantly higher in the former stands ($10.8 \% \pm 4.8$ S.E.) than in the latter ($4.5 \% \pm 2.0$ S.E.) ($t = 2.06$, $p < 0.05$), indicating a relatively high susceptibility to damage in a sparse stand.

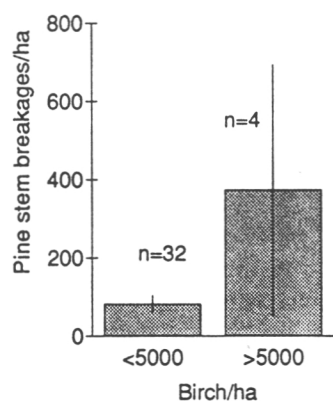


Fig. 4. Number of pine stem breakages (\pm S.E.) caused by moose at different densities of birch ($t = 2.46$, $p < 0.05$, $df = 34$).

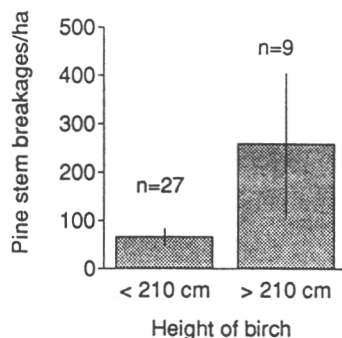


Fig. 5. Number of pine stem breakages (\pm S.E.) caused by moose at different heights of birch ($t = 2.21$, $p < 0.05$, $df = 34$).

3.3 Characteristics of the forest stand classes

The forest areas with a high moose density were characterized by relatively high proportions of low-productive scrub or wasteland and peatlands (Fig. 6). Peatlands classified as either productive

forest land or low productive land were significantly more common in high-density than in low-density moose areas.

The proportion of young stands, which are the most important food sources, out of the total area did not differ significantly between the

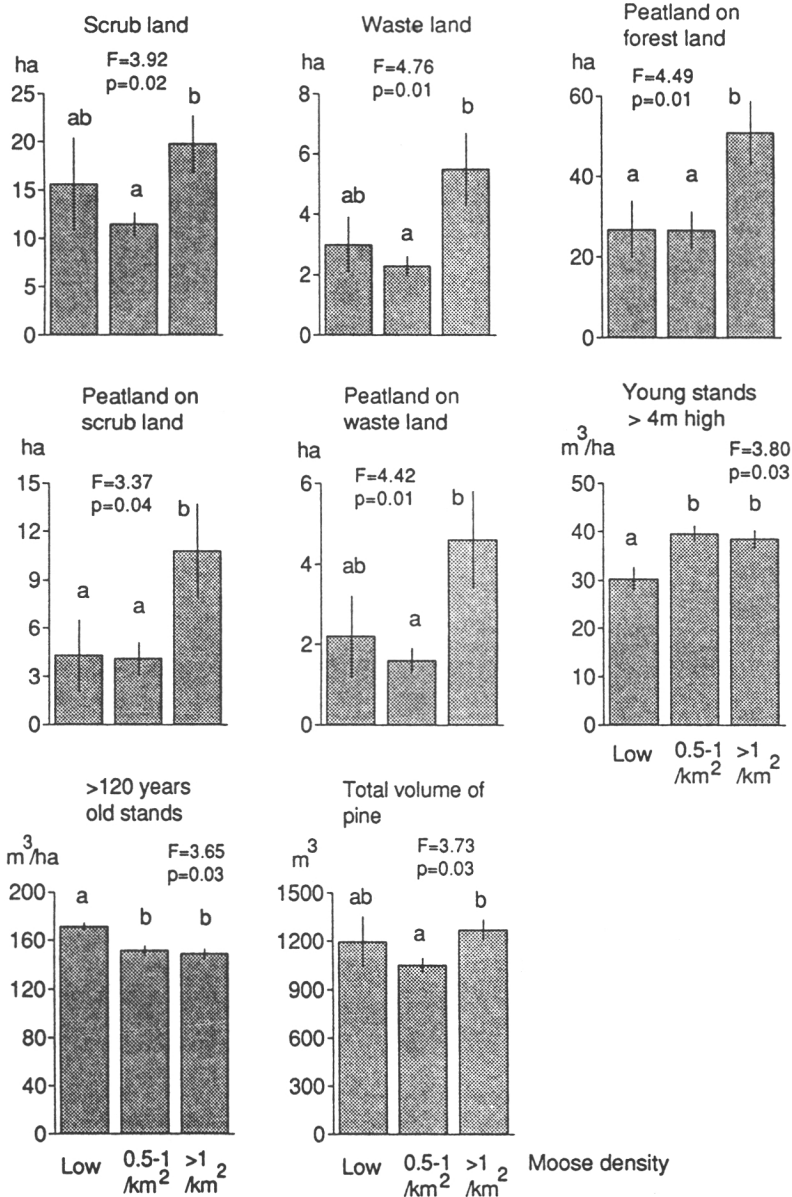


Fig. 6. Characteristics of forests growing in areas with different moose densities. Mean values \pm S.E. (ANOVA, $df = 2, 96$, the pairwise t-test and Bonferroni significance level of 5 %).

moose density classes. The proportion of young stands (< 4 m in height) was 17–19 % of the total forest area, indicating no major effect at the different moose densities.

Only certain stand characteristics showed significant differences between the moose density classes. The tree volume (m³/ha) was greater in

over 4 m-high young stands in high-density moose areas than in the low-density areas (Fig. 6). The total volume of pine was higher in high-density than in low-density moose areas. The oldest stands had smaller tree volumes in moose areas than in non-moose areas.

4 Discussion

Feeding habitat selection. The reasons why cervids choose patches in forests for feeding have mainly been studied with respect to food availability and cover aspects. Compared to the white-tailed deer, for instance, moose is more adapted to use open areas (Telfer 1970, Kearney and Gilbert 1976) and relatively large openings are used in winter (Euler 1981). Differences between subspecies of moose in the use of habitats have also been suggested, related to adaptation in the use of seral successional stages (Peek 1974). The presence of older stands is also an important component of winter habitats (Hamilton et al. 1980, Welsh et al. 1980). A major advantage can obviously be obtained in forests with different age classes and good availability of young stands of small size (Peek et al. 1976), which was typical of our study area. This is also because the winter feeding of female moose with calves is mainly concentrated on the edges of logged habitats, the older stands being important during late winter when there is excessive snow cover (Thompson and Vukelich 1981). On average, the edge effect has not been found in Fennoscandia, either in relatively small (Heikkilä 1990) or large (Andrén and Angelstam 1993) Scots pine stands.

In the present study a high frequency of mature spruce forests increased the use of pine (cf. Repo and Löytyniemi 1985). Besides young trees, a supply of dwarf shrub forage may also determine the use of older forest stands during autumn and early winter (Hjeljord et al. 1990). The decisions made by moose in habitat choice might be related to seasonal change in the use of foraging patches.

The number of faecal pellet groups increased along with an increase of young seral stages in the surrounding forests reflecting the importance of concentrated forage availability. The occurrence of pellet groups was evidently more relat-

ed to yearlong than only winter habitats (Lavsund 1975). Pine stem breakages in the present study were negatively correlated to the proportion of young stands in the surroundings, probably indicating no need by moose to concentrate in relatively mild winters accordingly with food available in saplings. The snow conditions were not found to have conclusively restricted movement (Coady 1974, Sweanor and Sandegren 1986). The maximum snow cover in the study area was less than 60 cm during the previous five years (Monthly report ...).

In the present study deciduous saplings were the more used the greater the availability. The use of pine biomass, both per hectare and proportionally, increased as the use of birch increased, probably indicating the importance of deciduous browse in feeding habitat selection (Miguelle and Jordan 1979). However, the availability of birch explained significantly the browsed number of pines but not the biomass consumption. The fact that a relatively small part of the variation is explained by site characteristics is obviously due to the large biomass of pine and its importance as winter food. The monoculture stands of pine may also be heavily used (e.g. Heikkilä and Mikkonen 1992).

Welsh et al. (1980) report that jackpine (*Pinus banksiana*) is not used, if a mixture of deciduous trees is only scarce. According to Créte (1989), the availability of deciduous saplings is the major factor affecting habitat selection compared to the availability of commonly used balsam fir. The nutritive value of birch in terms of digestibility is however relatively low (Hjeljord et al. 1982, Salonen 1982). Our results support partly the concept of the importance of a mixed diet in feeding habitat selection.

As a selector type browser, the moose is suggested to gain benefit from high diversity of plant species, the seasonal adaptation of digest-

ing browse being well developed (Hofmann and Nygrén 1992). The importance of food quality in the use of feeding habitats of moose is emphasized by Risenhoover (1989). Saether et al. (1989) report that a higher selectivity and mobility in searching for food patches is characteristic of moose using ranges of good quality. The increase in the number of browsable stems has been reported to greatly increase the use of habitats (Crête 1977), which is advantageous for selective feeding (Vivås and Saether 1987) as well as in maximizing energy intake in winter (Schwartz et al. 1988).

In the present study rowan and aspen especially had frequently been overbrowsed (cf. Saether 1990) and their availability in part of the stands had subsequently been greatly reduced. In such stands the pines had been browsed more frequently and the biomass utilized was relatively great compared to that in other stands. The preferred deciduous trees may have played an important role in habitat selection during initial stand development, thus probably affecting the subsequent use of the stands. A good quality browse is obviously important in the autumn (Andersson 1971), when the moose feed selectively (Renecker and Hudson 1989).

Because of overbrowsing, the availability of preferred tree species was underestimated to some extent, owing to their ability to produce new shoots after browsing. The birch has been reported to compensate after stem breakage by increasing the height growth (Heikkilä et al. 1993). These effects were not possible to take into account, but they were concluded to have no significant effect on the comparisons.

Characteristics of the forest areas. The forest areas provided similar amounts of young stands irrespective of the moose density. The characteristics of core winter range areas could not be identified because distinct moose groups were not followed. Thus moose densities may be associated e.g. with the distribution of young stands at the local level. According to Ballenberghe and Peek (1971), the winter range consists of a series of intensively used areas. The winter ranges are often located relatively far from lakes and characterized by a mosaic of mature and young mixed stands (Proulx and Joyal 1981). Gentle slopes are frequently occupied (Poliquin et al. 1977, Proulx 1983). The positive effect of higher than average topography (Heikkilä 1990) may reflect the importance of good visibility (Repo and Löytyniemi 1985). In the present study, the proportion of youngest stand classes in the surround-

ings, which indicate good visibility did not correlate with browsing but with the number of pellet groups.

In general, the determination of high-density winter yards according to the area of early seral stages seems to be difficult in forest areas subjected to small-scale, intensive management. Crête and Jordan (1982) reported that moose densities are not correlated with forage availability, obviously due to a high biological carrying capacity in their study area. In areas where the plant composition structure of used habitats is stable during the winter (Joyal and Bourque 1986), the history of forest management in a specific locality may better explain the moose areas (cf. Welsh et al. 1980). In our study the relatively high volume (m^3/ha) of over 4 m high young stands in high-density moose areas may reflect their suitability during previous years.

Peatlands were significantly more common in high-density compared to low-density moose areas in the present study. Moose browsing frequently occurs in peatland forests, where the available food is relatively abundant (Peltonen 1986). Young peatland forests are obviously advantageous for moose owing to the mobilization of soil nitrogen for the plants after drainage (cf. Bryant et al. 1983). Low-productive land may also contain forage in terms of low-growing and bushy vegetation.

The differences in the stand volumes were relatively small between moose density classes. Relationships between habitats and moose could only be evaluated on relatively large areal base. In high-density moose areas the tree volume of old forests was lower than that in low-density areas. This may reflect their avoidance of habitats with a dense cover where there is scarce undergrowth. The relatively great volume of pine in high-density areas is in accordance with the results concerning the importance of Scots pine as winter food.

The moose often use the same wintering areas each year (LeResche 1974), despite a considerable decrease in food supply (Andersen 1991). The fidelity of moose in returning to previously used areas may greatly determine the use of habitats (Cederlund and Okarma 1988, Cederlund and Sand 1992), although a part of the moose population evidently does not follow distinct rules in moving. Both males and females occupy similar sites in winter (Miller and Litvaitis 1992). The size of moose groups in wintering areas is more dependent on population dynamics than on foraging factors (Sweaner and

Sandegren 1986). Measures, which promote the concentration of moose populations, such as concentration of clearcuttings, should be avoided in the forest management of the wintering areas.

Damage caused by browsing on Scots pine in relation to stand characteristics. According to the present results moose browsing is relatively intensive on moist forest type (cf. Heikurainen 1982, Heikkilä 1990), while Lääperi and Löytyniemi (1988) found an inverse relationship between moose damage and soil fertility. Especially the proportional use of pine was great on the moist type, where stand density was low. The pines of the two forest types were of similar size. Thus the high pine consumption per tree on the moist type was mainly due to the low stand density. In the case of saplings growing on poor soils the effect of damage will be relatively great owing to the low growth rate of the trees (Danell, Niemelä et al. 1991). This effect could not be analysed in the present study, because the most dry sites were not included. In spite of the low growth rate, naturally regenerated Scots pine stands are often able to withstand browsing owing to the high stand density (Heikkilä and Mikkonen 1992).

Positive correlations have been found in previous studies between the density of aspen and rowan and browsing on pine (Löytyniemi and Piisilä 1983, Lääperi and Löytyniemi 1988, Heikkilä 1990), but not with birch. Bergerud and Manuel (1969) did not find any correlation between stem damage on balsam fir and the presence of paper birch (*Betula papyrifera*). Danell et al. (1991) reported that there is no difference in the degree of browsing on Scots pine between food patches containing only pine and those with a mixture of pine and aspen. The use of pine in relatively young seedling stands has been found to be primarily dependent on the availability of birch as well as on rowan (Heikkilä unpublished). In our study the presence of rowan and aspen had no marked effect on browsing during the period when pines are most susceptible to damage.

In the present study, the amount of main stem breakage increased with the availability of birch. The occurrence of other deciduous tree species did not correlate with such damage. The effect was significant at relatively high densities of birch, as well as when birch occurred as overgrowth above pine. The occurrence of birch saplings at relatively low densities has been reported to reduce the effect of stem damage (Heikkilä 1991). In the present study the consumed bio-

mass of pine did not correlate with birch consumption at lower birch densities than 3000 trees/ha, which also supports the idea of the effect of relatively high birch stand densities only.

The palatability of Scots pine suppressed by birch overgrowth is better than that of freely growing pines (Heikkilä et al. unpublished). In our study the average differences were not as extreme, but a similar effect may have occurred in some of the saplings. It may also be easier for moose to repeatedly browse the leader shoot of pines located close to relatively high birch forage. Silver birch is faster growing and used more by moose than pubescent birch (Danell et al. 1985, Danell and Ericson 1986), and is thus able to compete with pine. Silvicultural cleaning had been done in the study area only occasionally and at a relatively early stage.

Effects of browsing in relation to carrying capacity. Moose management in Finland is based on economical rather than on biological carrying capacity (Nygrén and Pesonen 1993). This is closely connected with the reduction in wood quality caused by main stem breakage of valuable tree species. Main stem breakage has been found on approximately every second browsed sapling (Löytyniemi and Piisilä 1983, Heikkilä 1991).

The proportion of total available biomass consumed by moose was the smaller the greater the availability. This inverse relationship between food resources and stem damage has earlier been reported in young conifer stands (Thompson 1988, Heikkilä and Mikkonen 1992, Andrén and Angelstam 1993). The functional response by moose in relation to food availability suggests an increase of total food intake and decelerating proportional use as food availability increases (Andersen and Saether 1990, Lundberg and Danell 1990, Åström et al. 1990).

The proportion of Scots pine out of the total biomass was on average 85 %. Thus the abundance of this tree species is the most important factor in relation to the browsing effect of moose. On the average the moose had removed only a relatively small proportion of the total available twig biomass. The loss in the available biomass of Scots pine was over 60 % in 6 % of the stands. In these stands the effect of browsing had inhibited stand development due to the considerable loss in yearly growth. In addition, stem breakages considerably lowered the quality of pines in about 15–20 % of the stands. The fact that the compensatory growth of Scots pines after continuous shoot damage is relatively good (Eden-

ius et al. 1992, Heikkilä and Löyttyniemi 1992) explains the absence of dead saplings.

Our study showed a considerable loss in the biomass of the most palatable deciduous species during the initial development of young Scots pine stands. These species are rapidly overused owing to their good digestibility, relatively small available biomass and small number of twigs (Bergström and Danell 1987a, Saether 1990, Heikkilä 1991). In turn, the recovery capacity of birch is relatively good (Bergström and Danell 1987b, Heikkilä et al. 1993). The effects of continuous browsing may lead to short- and long-term structural changes in the forest ecosystem (Bédard et al. 1978, Risenhoover and Maass 1987, McInnes et al. 1992, Thompson et al. 1992). Owing to the competitive relationships found between the tree species in our study, the Scots pine stands growing on moist sites tend to change to birch-conifer mixed forest. On dry sites also an increase of spruce dominance is possible (cf. Kuznetsov 1987).

According to Brandner et al. (1990), the main effect of moose browsing on *Abies balsamea*, the main conifer species used by moose in northern America, was a reduction in tree height. This was significant at relatively high moose densities (> 2.5 individuals/km²) compared to those in our areas. At corresponding moose densities the carrying capacity, expressed in terms of annual forage production, was not exceeded in eastern Quebec (Créte 1989). The available biomass was relatively great in our areas, both for coniferous and deciduous browse. In this sense, overbrowsing by moose can be considered a problem in only part of the young stands in our high density moose areas.

Results for the areal forest stand composition indicate no great variation between the moose

ranges in terms of the availability of young successional stages. The proportion of young stands under 4 m in height can be considered to be the most important food source (Parker and Morton 1978). According to the areal proportions, 18 ha of such stands were available per moose at a density of one moose/km², which was the lower limit for high-density areas. Thus a great variation is suggested between forest areas in the amount of young stands per moose.

Lavsund (1987) reports that one moose/km² means 10 % severe damage on Scots pine and two moose 25 %, respectively. This is near that was found in our study area. The resistance of forested areas to moose damage is reported to be relatively good when there are more than 30 ha of pine stands younger than 20 years old/moose (Morow 1976), which is more than in our area. The amount of damage increases rapidly at densities higher than 0.2 moose/km² (Kuznetsov 1987, Abaturov and Smirnov 1992). Direct comparisons between estimations are difficult, e.g. because the stand densities used in forest management vary considerably and moose densities may be determined on a different areal basis. Because forest areas with the highest densities are primarily susceptible to damage, the distribution of the moose population in forested areas should be monitored for management purposes.

Acknowledgements: The authors thank Professor Erkki Tomppo and Matti Katila (Finnish Forest Research Institute) for their help in applying the results of the National Forest Inventory and Tuire Nygrén (Finnish Game and Fisheries Research Institute) and Reijo Orava (Game Management District of Uusimaa) for their help in collecting the material of the distribution of moose density.

References

- Abaturov, B.D. & Smirnov, K.A. 1992. Formation of stands on clearings in forests with different moose population density. *Bulletin Moskovskava Obshestva Ispitatelij Prirodi Otdelenie Biologii* 97(3): 3–12.
- Ahlén, I. 1975. Winter habitats of moose and deer in relation to land use in Scandinavia. *Viltrevy* 9(3): 1–192.
- Andersen, R. 1991. Habitat deterioration and the migratory behaviour of moose (*Alces alces* L.) in Norway. *Journal of Applied Ecology* 28: 102–108.
- & Saether, B-E. 1990. Functional response during winter of a herbivore, the moose, in relation to age and size. *Ecology* 73(2): 542–550.
- Andersson, E. 1971. Havaintoja hirven talvisesta ravinnonkäytöstä ja vuorokausirytmistä. Summary: Observations on the winter food and diurnal rhythm of the moose (*Alces alces*). *Suomen Riista* 23: 105–118.
- Andrén, H. & Angelstam, P. 1993. Moose browsing on Scots pine in relation to stand size and distance

- to forest edge. *Journal of Applied Ecology* 30: 133–142.
- Ballenberg, V. van & Peek, J.M. 1971. Radiotelemetry studies of moose in northeastern Minnesota. *Journal of Wildlife Management* 35(1): 63–71.
- Bédard, J., Crête, M. & Audy, E. 1978. Short-term influence of moose upon woody plants of an early seral wintering site in Gaspé Peninsula, Quebec. *Canadian Journal of Forest Research* 8: 407–415.
- Bergerud, A.T. & Manuel, F. 1968. Moose damage to balsam fir-white birch forests in central Newfoundland. *Journal of Wildlife Management* 32(4): 729–746.
- Bergström, R. & Danell, K. 1987a. Moose winter feeding in relation to morphology and chemistry of six tree species. *Alces* 22: 91–112.
- & Danell, K. 1987b. Effects of simulated winter browsing by moose on morphology and biomass of two birch species. *Journal of Ecology* 75: 533–544.
- & Hjeljord, O. 1987. Moose and vegetation interactions in Northwestern Europe and Poland. *Swedish Wildlife Research, Supplement 1*: 213–228.
- Brandner, T.A., Peterson, R.O. & Risenhoover, K.L. 1990. Balsam fir on Isle Royale: effects of moose herbivory and population density. *Ecology* 71(1): 155–164.
- Brassard, J.M., Audy, E., Crête, M. & Grenier, P. 1974. Distribution and winter habitat of moose in Québec. *Le Naturaliste Canadien* 101: 67–80.
- Bryant, J.P., Chapin, F.S. III & Klein, D.R. 1983. Carbon/nutrient balance of boreal plants in relation to vertebrate herbivory. *Oikos* 40: 357–368.
- Cajander, A.K. 1909. Über Waldtypen. *Acta Forestalia Fennica* 1. 175 p.
- Cederlund, G. & Okarma, H. 1988. Home range and habitat use of adult female moose. *Journal of Wildlife Management* 52: 336–343.
- & Sand, H.K.G. 1992. Dispersal of subadult moose (*Alces alces*) in a nonmigratory population. *Canadian Journal of Zoology* 70: 1309–1314.
- , Ljungqvist, H., Markgren, G. & Stålfelt, F. 1980. Foods of moose and roe-deer at Grimsö in Central Sweden – results of rumen content analyses. *Swedish Wildlife Research Viltrevy* 11(4): 169–247.
- Coady, J.W. 1974. Influence of snow on behaviour of moose. *Le Naturaliste Canadien* 101: 417–436.
- Crête, M. 1977. Importance de la coupe forestière sur l'habitat hivernal de l'original dans le sud-ouest du Québec. *Canadian Journal of Forest Research* 7: 241–257.
- 1989. Approximation of K carrying capacity for moose in eastern Quebec. *Canadian Journal of Zoology* 67: 373–380.
- & Jordan, P.A. 1982. Population consequences of winter forage resources for moose, *Alces alces*, in Southwestern Québec. *The Canadian Field-Naturalist* 96(4): 467–475.
- Danell, K. & Ericson, L. 1986. Foraging by moose on two species of birch when these occur in different proportions. *Holarctic Ecology* 9: 79–84.
- , Huss-Danell, K. & Bergström, R. 1985. Interactions between browsing moose and two species of birch in Sweden. *Ecology* 66(6): 1867–1878.
- , Edenius, L. & Lundberg, P. 1991. Herbivory and tree stand composition: moose patch use in winter. *Ecology* 72(4): 1350–1357.
- , Niemelä, P., Varvikko, T. & Vuorisalo, T. 1991. Moose browsing on Scots pine along a gradient of plant productivity. *Ecology* 72(5): 1624–1633.
- Eastman, D.S. & Ritcey, R. 1987. Moose habitat relationships and management in British Columbia. *Swedish Wildlife Research, Supplement 1*: 101–117.
- Edenius, L., Danell, K. & Bergström, R. 1992. Impact of herbivory and competition on compensatory growth in woody plants: winter browsing by moose on Scots pine. *Oikos* 66: 286–292.
- Euler, D. 1981. A moose habitat strategy for Ontario. *Alces* 17: 180–192.
- Gebczynska, Z. & Raczynski, J. 1984. Habitat preference and population structure of moose in the Biebrza river valley. *Acta Zoologica Fennica* 172: 93–94.
- Goulet, L.A. 1985. Winter habitat selection by moose in northern British Columbia. *Alces* 21: 103–125.
- Hamilton, G.D., Drysdale, P.D. & Euler, D.L. 1980. Moose winter browsing patterns on clear-cuttings in northern Ontario. *Canadian Journal of Zoology* 58: 1412–1416.
- Heikkilä, R. 1990. The effect of plantation characteristics on moose browsing in Scots pine. *Silva Fennica* 24(4): 341–351.
- 1991. Moose browsing in Scots pine plantation mixed with deciduous tree species. *Acta Forestalia Fennica* 224. 13 p.
- & Löyttyniemi, K. 1992. Growth response of young Scots pines to artificial shoot breaking simulating moose damage. *Silva Fennica* 26(1): 19–26.
- & Mikkonen, T. 1992. Effects of density of young Scots pine (*Pinus sylvestris*) stand on moose (*Alces alces*) browsing. *Acta Forestalia Fennica* 231. 14 p.
- & Raulo, J. 1987. Hirvituhot vuosina 1976–77 istutetuissa rauduskoivun taimikoissa. Summary: Moose damage in plantations of *Betula pendula* established in 1976–77. *Metsäntutkimuslaitoksen tiedonantoja* 261. 16 p.
- , Lilja, A. & Härkönen, S. 1993. Rauduskoivuntaimien toipuminen latvan katkeamisen jälkeen. Summary: Recovery of young *Betula pendula* trees after stem breakage. *Folia Forestalia* 809. 10 p.
- Heikurainen, L. 1982. Ojitusalueiden taimistojen kehityksestä vuosina 1964–68 toimeenpannun suomensäkilpailun koalojen valossa. Summary: Development of seedling stands on drained peatlands. *Silva Fennica* 16: 287–321.
- Helle, T., Pajuja, H. & Nygrén, K. 1987. Forest damages caused by moose and their economic value in Finland. *Scandinavian Forest Economics* 29: 7–26.
- Hjeljord, O., Sundstoel, E. & Haagenrud, H. 1982. The nutritional value of browse to moose. *Journal of Wildlife Management* 46(2): 333–343.
- , Hövik, N. & Pedersen, H.B. 1990. Choice of feeding sites by moose during summer, the influ-

- ence of forest structure and plant phenology. *Holarctic Ecology* 13: 281–292.
- Hofmann, R.R. & Nygrén, K. 1992. Morphophysiological specialization and adaptation of the moose digestive system. *Alces*, Supplement 1: 91–100.
- Joyal, R. 1987. Moose habitat investigations in Quebec and management implications. *Swedish Wildlife Research*, Supplement 1: 139–152.
- & Bourgue, C. 1986. Variations, selon la progression de l'hiver, dans le choix de l'habitat et du régime alimentaire chez trois groupes d'originaux (*Alces alces*) en milieu agro-forestier. *Canadian Journal of Zoology* 64: 1475–1481.
- Kearney, S.R. & Gilbert, F.F. 1976. Habitat use by white-tailed deer and moose on sympatric range. *Journal of Wildlife Management* 40: 645–657.
- Kelsall, J.P. & Telfer, E.S. 1974. Biogeography of moose with particular reference to western North America. *Le Naturaliste Canadien* 101: 117–130.
- Kuznetsov, G.V. 1987. Habitats, movements and interactions of moose with forest vegetation in USSR. *Swedish Wildlife Research*, Supplement 1: 201–211.
- Lavsund, S. 1975. Undersökningar av spillningshögar. *Institute of Forest Zoology, Royal College of Forestry, Research Notes* 23. 52 p.
- 1987. Moose relationships to forestry in Finland, Norway and Sweden. *Swedish Wildlife Research*, Supplement 1: 229–244.
- LeResche, R.E. 1974. Moose migrations in North America. *Le Naturaliste Canadien* 101: 393–415.
- Lundberg, P. & Danell, K. 1990. Functional response of browsers: tree exploitation by moose. *Oikos* 58: 378–384.
- , Åström, M. & Danell, K. 1990. An experimental test of frequency-dependent food selection: winter browsing by moose. *Holarctic Ecology* 13: 177–182.
- Lykke, J. 1964. Elg og skog. Elgskadeundersøkelser i Verdal. Summary: Studies of moose damage in a conifer forest area in Norway. *Meddelelser fra Statens Viltundersøkelser* 2 ser. 17. 57 p.
- Lääperi, A. 1990. Hoidettujen talvilaitumien vaikutus hirvituhoihin mäntytaimikoissa. Summary: Effect of winter feeding on moose damage to young pine stands. *Acta Forestalia Fennica* 212. 46 p.
- & Löytyniemi, K. 1988. Hirvituhot vuosina 1973–82 perustetuissa männyn viljelytaimikoissa Uudenmaan-Hämeen metsälautakunnan alueella. Summary: Moose (*Alces alces*) damage in pine plantations established during 1973–1982 in the Uusimaa-Häme Forestry Board District. *Folia Forestalia* 719. 13 p.
- Löytyniemi, K. & Lääperi, A. 1988. Hirvi ja metsätalous. Summary: Moose in Finnish forestry. University of Helsinki, Department of Agricultural and Forest Zoology, Report 13. 56 p.
- & Piisilä, N. 1983. Hirvivahingot männyn viljelytaimikoissa Uudenmaan-Hämeen metsälautakunnan alueella. Summary: Moose (*Alces alces*) damage in young pine plantations in the Forestry Board District Uusimaa-Häme. *Folia Forestalia* 553. 23 p.
- Markgren, G. 1974. The moose in Fennoscandia. *Le Naturaliste Canadien* 101: 185–194.
- McInnes, P.F., Naiman, R.J., Pastor, J. & Cohen, Y. 1992. Effects of moose browsing on vegetation and litter of the boreal forest, Isle Royale, Michigan, USA. *Ecology* 73(6): 2059–2075.
- Miquelle, D.G. & Jordan, P.A. 1979. The importance of diversity in the diet of moose. *Alces* 15: 54–79.
- Miller, B.K. & Litvaitis, J.A. 1992. Habitat segregation by moose in a boreal forest ecotone. *Acta Theriologica* 37(1–2): 41–50.
- Monthly report of The Finnish Meteorological Institute 1986–90.
- Morow, K. 1976. Food habits of moose from Augustow Forest. *Acta Theriologica* 21(5): 101–116.
- Nygrén, T. & Pesonen, M. 1993. The moose population (*Alces alces* L.) and methods of moose management in Finland, 1975–89. *Finnish Game Research* 48: 46–53.
- Parker, G.R. & Morton, L.D. 1978. The estimation of winter forage and its use by moose on clearcuts in northcentral Newfoundland. *Journal of Range Management* 31(4): 300–304.
- Peek, J.M. 1974. On the nature of winter habitats of Shiras moose. *Le Naturaliste Canadien* 101: 131–141.
- , Ulrich, D.L. & Mackie, R.J. 1976. Moose habitat selection and relationships to management in north-eastern Minnesota. *Wildlife Monographs* 48: 1–65.
- Peltonen, A. 1986. Metsien uudistaminen turvemailla kuuden eteläisimmän metsälautakunnan alueella. Vuosien 1978–79 inventointitulokset. Summary: Forest regeneration on peatlands in the six southernmost forestry board districts of Finland. Results from inventories in 1978–1979. *Folia Forestalia* 679. 26 p.
- Pierce, J.D. & Peek, J.M. 1984. Moose habitat use and selection patterns in north-central Idaho. *Journal of Wildlife Management* 48(4): 1335–1343.
- Poliquin, A., Scherrer, B. & Joyal, R. 1977. Characteristics of winter browsing areas of moose in western Quebec as determined by multivariate analysis. *Proceedings of North American Moose Conference and Workshop* 13: 128–143.
- Proulx, G. 1983. Characteristics of moose (*Alces alces*) winter yards on different exposures in southern Quebec. *Canadian Journal of Zoology* 61: 112–118.
- & Joyal, R. 1981. Forestry maps as an information source for description of moose winter yards. *Canadian Journal of Zoology* 59: 75–80.
- Pulliainen, E., Loisa, K. & Pohjalainen, T. 1968. Hirven talvisesta ravinnosta Itä-Lapissa. Summary: Winter food of the moose (*Alces alces* L.) in eastern Lapland. *Silva Fennica* 2(4): 235–247.
- Renecker, L.A. & Hudson, R.J. 1989. Seasonal activity budgets of moose in aspen-dominated boreal forests. *Journal of Wildlife Management* 53(2): 296–302.
- Repo, S. & Löytyniemi, K. 1985. Lähiympäristön vaikutus männyn viljelytaimikon hirvituhoalttiuteen. Summary: The effect of immediate environment on moose (*Alces alces*) damage in young

- scots pine plantations. *Folia Forestalia* 626. 14 p.
- Risenhoover, K.L. 1989. Composition and quality of moose winter diets in interior Alaska. *Journal of Wildlife Management* 53(3): 568–577.
- & Maass, S.A. 1987. The influence of moose on the composition and structure of Isle Royale forests. *Canadian Journal of Forest Research* 17: 357–364.
- Salonen, J. 1982. Hirven talviravinnon ravintoarvo. Summary: Nutritional value of moose winter browsing plants. *Suomen Riista* 29: 40–45.
- Schwartz, C.C., Hubbert, M.E. & Franzmann, A.W. 1988. Energy requirements of adult moose for winter maintenance. *Journal of Wildlife Management* 52(1): 26–33.
- Strandgaard, S. 1982. Factors affecting the moose population in Sweden during the 20th century with special attention to silviculture. Swedish University of Agricultural Science, Dept. of Wildlife Ecology, Report 8. 31 p.
- Sweanor, P.Y. & Sandegren, F. 1986. Winter behaviour of moose in central Sweden. *Canadian Journal of Zoology* 64: 163–167.
- Saether, B-E. 1990. The impact of different growth pattern on the utilization of tree species by a generalist herbivore, the moose *Alces alces*: Implications of optimal foraging theory. *Behavioural Mechanisms of Food Selection*. NATO ASI Series, Vol. G 20: 323–340.
- , Engen, S. & Andersen, E. 1989. Resource utilization of moose *Alces alces* during winter. *Finnish Game Research* 46: 79–86.
- Telfer, E.S. 1969. Twig weight-diameter relationships for browse species. *Journal of Wildlife Management*. 33(4): 917–921.
- 1970. Winter habitat selection by moose and white-tailed deer. *Journal of Wildlife Management* 34(3): 553–559.
- Thompson, I.D. 1988. Moose damage to pre-commercially thinned balsam fir stands in Newfoundland. *Alces* 24: 56–61.
- & Euler, D.L. 1987. Moose habitat in Ontario: A decade of change in perception. *Swedish Wildlife Research, Supplement 1*: 181–193.
- & Vukelich, M.F. 1981. Use of logged habitats in winter by moose with calves in northeastern Ontario. *Canadian Journal of Zoology* 59: 2103–2114.
- , Curran, W.J, Hancock, J.A. & Butler, C.E. 1992. Influence of moose browsing on successional growth on black spruce sites in Newfoundland. *Forest Ecology and Management* 47: 29–37.
- Tomppo, E. 1991. Satellite image-based national forest inventory of Finland. In: *Proceedings of the symposium on Global and Environmental Monitoring, Techniques and Impacts, September 17–21, 1990, Victoria, British Columbia, Canada*. *International Archives of Photogrammetry and Remote Sensing* 28(7-1): 419–424.
- 1993. Multi-source national forest inventory of Finland. *proceedings of Ilvessalo Symposium on National Forest Inventories, Finland 17–21 August, 1992*. IUFRO S4.02. The Finnish Forest Research Institute, Research Papers 444: 52–60.
- Vivås, H.J. & Saether, B-E. 1987. Interactions between a generalist herbivore, the moose *Alces alces*, and its food resources: an experimental study of winter foraging behaviour in relation to browse availability. *Journal of Animal Ecology* 56: 509–520.
- Welsh, D.A., Morrison, K.P., Oswald, K. & Thomas, E.R. 1980. Winter utilization of habitat by moose in relation to forest harvesting. *Proceedings of North American Moose Conference Workshop* 16: 398–428.

Total of 95 references

Risto Heikkilä

RAVINNON MÄÄRÄN JA PUULAJIKOOSTUMUKSEN VAIKUTUS
HIRVEN RAVINNONKÄYTTÖÖN JA TAIMITUHOIHIN
MÄNTYTAIMIKOISSA

Effects of food quantity and tree species composition
on moose (*Alces alces*) browsing in Scots pine plantations

Approved on 4.11.1993

SISÄLLYS

1 JOHDANTO	3
2 AINEISTO JA MENETELMÄT	4
3 TULOKSET	6
3.1 Puulajikohtaiset oksasyönnit	6
3.2 Taimikon tiheyden, puulajisuhteiden ja lähiympäristön vaikutus syönnin määrään ..	6
3.3 Metsätyyppin, uudistamistavan ja perkauksen vaikutus syönnin määrään	8
3.4 Taimikoiden tuhoasteen arviointi	11
5 TULOSTEN TARKASTELU JA PÄÄTELMÄT	12
KIRJALLISUUS – REFERENCES	14
SUMMARY	17

Heikkilä, R. 1993. Ravinnon määrän ja puulajikoostumuksen vaikutus hirven ravinnonkäyttöön ja taimituhoihin mäntytaimikoissa. Summary: Effects of food quantity and tree species composition on moose (*Alces alces*) browsing in Scots pine plantations. *Folia Forestalia* 815. 18 p.

Tutkimuksessa selvitettiin männyntaimikoiden ominaisuuksien vaikutusta hirven talviseen ravinnonkäyttöön ja taimituhoihin. Tutkimuksen kohteeksi otettiin Uudenmaan-Hämeen metsälautakunnan alueella kaksi aluetta, joista toisella hirvitiheys metsäpinta-alaa kohti oli keskimääräinen, 5,8 hirveä/1000 ha, ja toisella huomattavasti korkeampi, noin 15 hirveä/1000 ha. Vuosina 1988–89 tarkastettiin kaikkiaan 118 taimikkoa.

Hirvitiheyden ollessa keskimääräinen hirvet olivat syöneet eniten pihlajan ja männyn oksia. Näiden puulajien tiheydet olivat myös suurimmat. Vioitettujen taimien kokonaismäärä nousi lievästi taimien kokonaistiheyden noustessa. Taimikoiden tiheys- ja puulajisuhteet eivät vaikuttaneet selvästi männyn käyttöön, mikä ilmeisesti johtui saatavilla olevan ravinnon suhteellisen suuresta määrästä. Mustikkatyypin taimikoissa oli eri puulajien oksia syöty kaikkiaan enemmän kuin puolukkatyypin taimikoissa.

Talvehtimisalueella, jossa hirvitiheys oli keskimääräistä huomattavasti korkeampi, männyn ja hieskoivun oksia oli syöty eniten. Männyntaimia oli syöty sitä enemmän mitä tiheämpiä taimikot olivat ja mitä enemmän niissä oli saatavilla koivua ja pihlajaa. Rauduskoivua oli syöty sekä taimitiheyteen nähden että vioitettua tainta kohti suhteellisen runsaasti. Hirven suosimien pihlajan, haavan ja pajujen tiheydet olivat keskimäärin alhaisia eikä niiden voito päätellä vaikuttaneen talvehtimisalueen valintaan.

Männyntaimien latvatuhoja esiintyi tiheän **hervikan** alueella paljon etenkin, kun koivun tiheys nousi yli 6500 tainta/ha. Koivu/mänty-pituussuhteen kasvaessa tuhojen määrä männyissä nousi merkittävästi. Kun taimikoiden aukkoisuus männyn suhteen lisääntyi, latvatuhojen osuus kasvoi. Varsinkin harvoissa ja aukkoisissa taimikoissa tuhot laskivat terveiden taimien määrän alle suositeltavien taimitiheyksien. Lehtipuuvesakko oli monesti jo uusiutunut aikaisessa vaiheessa tehdyn perkauksen jälkeen eikä sillä ollut merkittävä vaikutusta tuhoihin.

Taimikoita ympäröivien nuorten sekä kuusivaltaisten metsiköiden osuuden lisääntyessä männyn syöntiaste kasvoi. Tällaisten metsiköiden merkitystä talvisessa ravinnonkäytössä voi selittää alikasvoston ja varvuston esiintyminen. Tuhoriskin ennakkointiin on tulosten mukaan mahdollisuuksia lähinnä hirvien talvitihentymäalueilla.

Keywords: moose browsing, *Pinus sylvestris*, *Alces alces*, feeding behaviour, forest plantations, main stem damage. FDC 151 + 451

Author's address: The Finnish Forest Research Institute, Department of Forest Ecology, PL 18, FIN-01301 Vantaa, Finland.

ISBN 951-40-1331-X
ISSN 0015-5543

Tampere 1993. Tammer-Paino Oy

1 Johdanto

Levinneisyysalueensa eri osissa hirvi käyttää ravinnoksi useita puuvartisia kasveja. Pohjois-Amerikan pohjoisosissa pajuilla (*Salix* spp.) on suuri merkitys ravinnossa (Berg & Phillips 1974, Eastman & Ritcey 1987, Risenhoover 1989), kun taas Pohjois-Fennoskandiassa metsänrajapuuna yleisesti esiintyvää mäntyä (*Pinus sylvestris*) syödään runsaasti (Pulliainen ym. 1968). Pajut, pihlaja (*Sorbus* spp.) ja haapa (*Populus* spp.) ovat kaikkialla käytettyjä ja suosittuja verrattuna useimpiin muihin saatavilla oleviin puulajeihin (Peek 1974, Bergström & Hjeljord 1987, Kuznetsov 1987).

Euroopassa mänty ja koivut (*Betula pendula* ja *B. pubescens*) muodostavat usein ravinnon pääosan hyvän saatavuutensa vuoksi (Morow 1976, Cederlund ym. 1980). Paitsi mäntyä hirvet käyttävät myös muita havupuita. Kuusen (*Picea* spp.) versoja syödään alueilla, joilla muun ravinnon saatavuus on vähäistä (Lykke 1964, Smirnov 1986). Pohjois-Amerikassa hirvi syö eräitä havupuita, kuten *Abies*-, *Taxus*- ja *Larix*-sukuihin kuuluvia lajeja (Peek 1974b, Pierce 1984), kun taas mäntylajeja vain harvoin.

Havumetsävyöhykkeen keski- ja eteläosissa hirvet hakeutuvat sellaisille paikoille, joilla lehtipuita on runsaasti saatavilla (Crête 1981, Goulet 1985, Thompson & Euler 1987). Havu- ja lehtimetsien vaihdellessa sekametsiköt tarjoavat runsaan ja monipuolisen ravintokasvivalikoiman ja ovat ravinnonkäytön suhteen edullisia (Brasard ym. 1974, Bobek ym. 1980, Crête & Jordan 1982a). Lehtipuuvallaiset metsiköt ovat uudistumiskykyisiä ja suhteellisen muuttumattomia elinympäristöjä verrattuna boreaaliin havumetsiin (Peek 1974a). Talvisina ruokailukohteina ovat mäntytaimikot suosittuja (Gebczynska & Raczynski 1984).

Laidunalueiden valintaan vaikuttavat hirvien liikkuvuutta säätelevät kannan sisäiset tekijät, laitumien tila ja häirintä (Kuznetsov 1987). Metsäalueet, joilla ravinnon saatavuus on hyvä kautta vuoden, ovat suosittuja (Pierce & Peek 1984). Talvilaitumien voimakkaastakin kulumisesta huolimatta niitä saatetaan käyttää jatkuvasti (Andersen 1991). Talvehtimisalueilla hirvitiheydet ovat usein keskimääräistä huomattavastikin suurempia laumaantumisesta johtuen.

Ravinnon kokonaiskulutus on suurimmillaan niissä taimikkoikäluokissa, joissa saatavilla olevaa oksaravintoa on eniten (Parker & Morton 1978). Alle 20-vuotiaiden metsiköiden suhteellisen suurta osuutta pidetäänkin hirville edullisena (Peek ym. 1976) ja tarjolla olevien ravintovarojen lisääntyessä hirvituhojen riski pienenee (Dinesman 1957, Padaiga 1986, Örd & Tönisson 1986). Taimitiheyden lisääntyessä hirven mahdollisuus valikoivaan ravinnonkäyttöön suurenee ja taimikohtainen kulutus vähenee (Vivås & Saether 1987).

Metsänhoidolliset toimenpiteet vaikuttavat hirven ravinnon määrään ja laatuun. Kulutus lisää lehtipuita etenkin toimenpiteen jälkeisinä kahtena vuotena (McCracken 1980). Taimikon harvennus voi aiheuttaa laadullisia muutoksia, jotka vaikuttavat syöntikohteen valintaan (Thompson 1988). Kemiallinen vesakon torjunta vähentää yleensä hirven saatavilla olevaa ravintoa pitkäksi ajaksi verrattuna mekaaniseen käsittelyyn (Hjeljord & Grønvold 1988). Männyntaimikoiden perkaus edistää taimien kasvua ja vähentää hirvituhojen mahdollisuutta (Löyttyniemi & Lääperi 1988). Maaperän ravinteisuuden parantaminen lannoittamalla lisää taimien kelpaavuutta (Laine & Mannerkoski 1980, Löyttyniemi 1981).

Telferin (1970) mukaan hirvi on hyvin sopeutunut aukeisiin alueisiin verrattuna esimerkiksi valkohäntäpeuraan. Taimikon pinta-alan kasvassa intensiivisen ravinnonkäytön etäisyys taimikon reunasta vaihtelee suuresti (Hamilton ym. 1980). Ravinnonkäytön suhteen sopivana taimikon kokona pidetään suhteellisen suurta, useiden kymmenien hehtaarien aluetta (Peek ym. 1976, Parker & Morton 1978, Euler 1981) mutta joskus myös huomattavasti pienempiä pinta-aloja (Le Resche ym. 1974, Matchett 1985).

Nyt käsillä olevan tutkimuksen tarkoituksena on selvittää ravintovarojen määrän ja puulajikoostumuksen sekä talvisen hirvitiheyden vaikutusta hirven ravinnonkäyttöön ja taimituhoihin männyntaimikoissa. Samalla tarkastellaan metsänhoidollisten tekijöiden ja taimikoiden lähiympäristön vaikutusta syöntikohteen valintaan.

2 Aineisto ja menetelmät

Tutkimuksen kohteeksi valittiin mäntytaimikoita kahdelta alueelta, jotka edustivat erilaisia hirvitiheyksiä. Alueen 1 taimikot valittiin satunnaisotantana Uudenmaan-Hämeen metsälautakunnan alueella viidessä kunnassa (Askola, Pukkila, Pornainen, Vihti, Loppi)(60°15'–60°50' N, 24°–26° E). Ne olivat kymmenen vuotta aikaisemmin istutettuja (49 kpl) ja 13 vuoden ikäisiä

luontaisesti uudistettuja taimikoita (35 kpl). Taimikoiden keskimääräinen pinta-ala oli 1,1 ha (± 0.1 S.E.). Asutuksen tai pääteiden välittömässä läheisyydessä olevia taimikoita ei otettu tutkimukseen, koska niissä häiriötekijät saattavat vaikuttaa hirvien käyttäytymiseen. Hirven talvinen tiheys alueella oli viiden vuoden (1984–1988) keskiarvona maapinta-alaa kohti 3,2 hirveä/1000

Taulukko 1. Puulajien keskimääräiset tiheydet (erilainen kirjain = ero merkitsevä, $p < 0.05$) sekä keskipituudet (\pm S.E.) luokiteltuna taimikonhoidon mukaan. Riskitaso: * = 5 %, o = 10 % (t-testi).

Table 1. The average density of the tree species (different letter = significant difference, $p < 0.05$) and the average height (\pm S.E.) classified according to cleaning. Risk level: * = 5 %, o = 10 % (t-test).

	Taimet/ha Saplings/ha	Osuus kokonais- tiheydestä % Proportion of total density %	Pituus cm – Height cm		
			Ei perattu Not cleaned	Perattu Cleaned	Keskimäärin On average
Alue 1 – Area 1					
Mänty <i>Pine</i>	2452 \pm 222 a	29 \pm 2	168 \pm 9	185 \pm 14 (NS)	174 \pm 7
Rauduskoivu <i>Silver birch</i>	1429 \pm 197 b	14 \pm 1	257 \pm 12	195 \pm 22 (*)	231 \pm 11
Hieskoivu <i>Pubescent birch</i>	1726 \pm 250 b	17 \pm 2	203 \pm 12	162 \pm 15 (*)	186 \pm 9
Pihlaja <i>Rowan</i>	3192 \pm 307 a	33 \pm 2	132 \pm 7	108 \pm 7 (*)	123 \pm 5
Haapa <i>Aspen</i>	478 \pm 161 c	4 \pm 1	194 \pm 25	134 \pm 19 (o)	169 \pm 16
Pajut <i>Willows</i>	241 \pm 42 c	3 \pm 1	146 \pm 13	113 \pm 12 (o)	133 \pm 9
Keskimäärin <i>On average</i>	9520 \pm 507				
Alue 2 – Area 2					
Mänty <i>Pine</i>	3442 \pm 458 a	36 \pm 4	119 \pm 8	122 \pm 11 (NS)	120 \pm 8
Rauduskoivu <i>Silver birch</i>	1060 \pm 235 b	10 \pm 2	135 \pm 12	100 \pm 6 (*)	119 \pm 8
Hieskoivu <i>Pubescent birch</i>	4350 \pm 683 a	38 \pm 4	119 \pm 10	92 \pm 7 (*)	107 \pm 7
Pihlaja <i>Rowan</i>	538 \pm 93 b	7 \pm 1	74 \pm 4	64 \pm 3 (o)	69 \pm 2
Haapa <i>Aspen</i>	539 \pm 105 bc	6 \pm 1	83 \pm 6	67 \pm 4 (*)	76 \pm 4
Pajut <i>Willows</i>	260 \pm 83 c	3 \pm 1	80 \pm 7	66 \pm 4 (o)	73 \pm 4
Keskimäärin <i>On average</i>	10191 \pm 915				

ha ja metsäpinta-alaa kohti 5,8 hirveä/1000 ha (Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos, julkaisemat).

Toiseksi tutkimuskohteeksi otettiin n. 15000 ha:n suuruinen metsäalue Lopella (alue 2). Metsäalue tunnetaan hirvien talvitihentymäalueena (Etelä-Hämeen riistanhoitopiiri, Lopen metsänhoitoyhdistys). Hirvilaskentojen mukaan hirvien määrä maapinta-alaa kohti oli noin 10 hirveä/1000 ha ja metsämaata kohti noin 15 hirveä/1000 ha (Lopen riistanhoitoyhdistys). Taimikointa tutkittiin 34 kpl ja ne olivat kaksi vuotta nuorempia kuin alueella 1. Taimikoiden keskimääräinen pinta-ala oli 2.0 ha (± 0.3 S.E.).

Alueella 1 taimikot inventoitiin kesä-elokuussa vuonna 1988 ja alueella 2 vuonna 1989 käyttäen linjoittaista ympyräkoelamenetelmää. Linja- ja koealaväli oli taimikon koosta riippuen 20–40 m ja ympyräkoalojen koko 50 m². Koealat sijoitettiin jokaisessa taimikossa systemaattisesti

siten, että ensimmäinen linjaväli oli puolet linjavälistä ja ensimmäinen koeala sijaitsi puolen linjavälin päässä taimikon reunasta. Koealoja oli alueella 1 412 kpl (2,06 ha) ja alueella 2 306 kpl (1,53 ha). Taimet, joiden pituus oli yli 50 cm otettiin huomioon mittauksissa. Taimista mitattiin pituus ja laskettiin hirvien syömät oksat. Latvataitoksista mitattiin niiden läpimitta. Yli 1 cm:n paksuiset latvataitokset luokiteltiin puiden kehityksen suhteen vakaviksi (vrt. Heikkilä & Löytyniemi 1992). Uudet, edellisen talvikauden syönökset laskettiin erikseen. Ne puulajit, joita esiintyi hyvin vähän, jätettiin tarkastelun ulkopuolelle. Hirven papanakasat laskettiin ja verrattiin niiden esiintymistiheyttä taimikoiden ominaisuuksiin ja oksasyönteihin.

Taimikoiden aukkoisuus määriteltiin niiden koealojen osuutena, joilla männyn tiheys oli vähemmän kuin 1200 tainta/ha. Taimikoiden kehityskelpoisuuden raja-arvona käytettiin 1600 ter-

Taulukko 2. Puulajien tiheydet luokiteltuna metsänhoidollisten tekijöiden mukaan (alue 1). Riskitaso * = 5 %, o = 10 % (t-testi).

Table 2. Densities of the tree species classified according to silviculture (area 1). Risk level * = 5 %, o = 10 % (t-test).

Puulaji <i>Tree species</i>	Metsätyyppi <i>Forest type</i>		Uudistamistapa <i>Regeneration method</i>		Taimikonhoito <i>Silvicultural cleaning</i>	
	MT <i>Moist</i> N = 37	VT <i>Dry</i> N = 47	Luontainen <i>Natural</i> N = 35	Istutus <i>Planting</i> N = 49	Ei perattu <i>Not cleaned</i> N = 53	Perattu <i>Cleaned</i> N = 31
	Taimimäärä/ha – Number of saplings/ha					
Mänty <i>Pine</i>	1879 ± 242	2903 (*) ± 337	3122 ± 413	1974 (*) ± 222	2461 ± 298	2557 (NS) ± 375
Rauduskoivu <i>Silver birch</i>	1167 ± 165	1635 (NS) ± 326	1964 ± 400	1047 (*) ± 163	1643 ± 309	1070 (NS) ± 201
Hieskoivu <i>Pubescent birch</i>	2158 ± 475	1387 (NS) ± 240	1804 ± 497	2718 (NS) ± 247	1941 ± 383	1334 (NS) ± 221
Pihlaja <i>Rowan</i>	3975 ± 567	2574 (*) ± 297	3236 ± 522	3159 (NS) ± 377	3204 ± 436	3110 (NS) ± 472
Haapa <i>Aspen</i>	655 ± 207	339 (NS) ± 126	721 ± 253	304 (o) ± 77	576 ± 181	281 (NS) ± 105
Pajut <i>Willows</i>	210 ± 63	266 (NS) ± 57	171 ± 65	292 (NS) ± 55	283 ± 60	194 (NS) ± 62
Lehtipuiden tiheys <i>Density of deciduous trees</i>	8165 ± 847	6202 (*) ± 514	7897 ± 849	6474 (NS) ± 548	7647 ± 659	5989 (o) ± 666
Kokonaistiheys <i>Total density</i>	10045 ± 882	9106 (NS) ± 585	11019 ± 819	8449 (*) ± 605	10109 ± 701	8547 (NS) ± 695

vettä tainta/ha, joka on huomattavasti alle perustamisvaiheen tiheyssuosituksen, n. 2000 tainta/ha (Keskumetsälautakunta Tapio 1989). Hirvituhon lopullista vaikutusta taimikoiden kehityskelpoisuuteen ei vielä niiden nuoresta iästä johtuen voitu määrittellä.

Taimikoiden tärkeimmät ominaisuudet käyvät ilmi taulukoista 1 ja 2. Alueella 1 metsätyypit olivat suhteellisen tasaisesti jakautuneet, kun taas alueella 2 mustikkatyyppin taimikoita oli noin kolmasosa. Luontaisesti uudistuneita taimikoita oli alueella 2 vain kolme, joten uudistamistapaa voitiin vertailla vain alueella 1. Taimikon perkaus oli yleisesti tehty verrattain aikaisessa vaiheessa, joten eröt lehtipuiden taimitiheyksissä eivät olleet tilastollisesti merkitseviä perkaamattomiin taimikoihin verrattuna. Lehtipuut olivat kuitenkin

perkaamattomissa taimikoissa jonkiverran lyhyempiä.

Taimikoita ympäröivien metsikkökuvioiden ominaisuudet arvioitiin silmävaraisesti. Kehitysluokka arvioitiin seuraavasti: aukea, taimikko, nuori kasvatusmetsikkö, varttunut kasvatusmetsikkö, uudistuskypsä metsikkö. Kehitysluokat luokiteltiin lisäksi valtapuulajin mukaan. Kuvioiden osuudet arvioitiin prosentteina koko tutkittavana olevan taimikon ympäristön piiristä. Tutkitut taimikot luokiteltiin topografian perusteella tasaisiksi, mäkimaiksi ja rinneiksi.

Tilastollisessa analysoinnissa käytettiin BMDP-ohjelmiston lineaarista regressioanalyysiä, Studentin t-testiä ja Kruskal-Wallisn varianssianalyysiä arcsini-muunnoksin osuuksien testauksissa sekä Spearmanin korrelaatioanalyysiä.

3 Tulokset

3.1 Puulajikohtaiset oksasyönnit

Alueella 1 hirven mäntysyönnejä oli 71 %:ssa taimikoita, kun taas alueella 2 kaikissa taimikoissa. Männyn, rauduskoivun ja hieskoivun taimista alle 20 % oli joutunut syönin kohteeksi alueella 1; alueella 2 näiden puulajien vioitettujen taimien määrä oli yli kaksinkertainen (kuva 1). Myös pihlajista, haavoista ja pajuista vioitettu osuus oli alueella 2 suhteellisen suuri.

Hehtaaria kohti laskettuna pihlajia oli vioitettu eniten alueella 1. Alueella 2 oli yleisimmin vioitettu hieskoivua, jonka tiheys oli männyn ohella suurin. Vioitettuja mäntyjä oli vähemmän kuin hieskoivuja; näiden puulajien tiheydet eivät kuitenkaan eronneet merkitsevästi. Erot muiden puulajien välillä olivat vähäisempiä.

Yleisimpien puulajien oksia, pihlajan alueella 1 sekä männyn ja hieskoivun alueella 2, oli syöty eniten. Ero hieskoivun ja rauduskoivun välillä ei kuitenkaan ollut merkitsevä, vaikka hieskoivuja olikin yleisemmin vioitettu alueella 2. Rauduskoivun oksia olikin syöty tainta kohti alueella 1 merkitsevästi enemmän kuin hieskoivun. Männyn oksia oli syöty kummallakin alueella tainta kohti verrattain paljon.

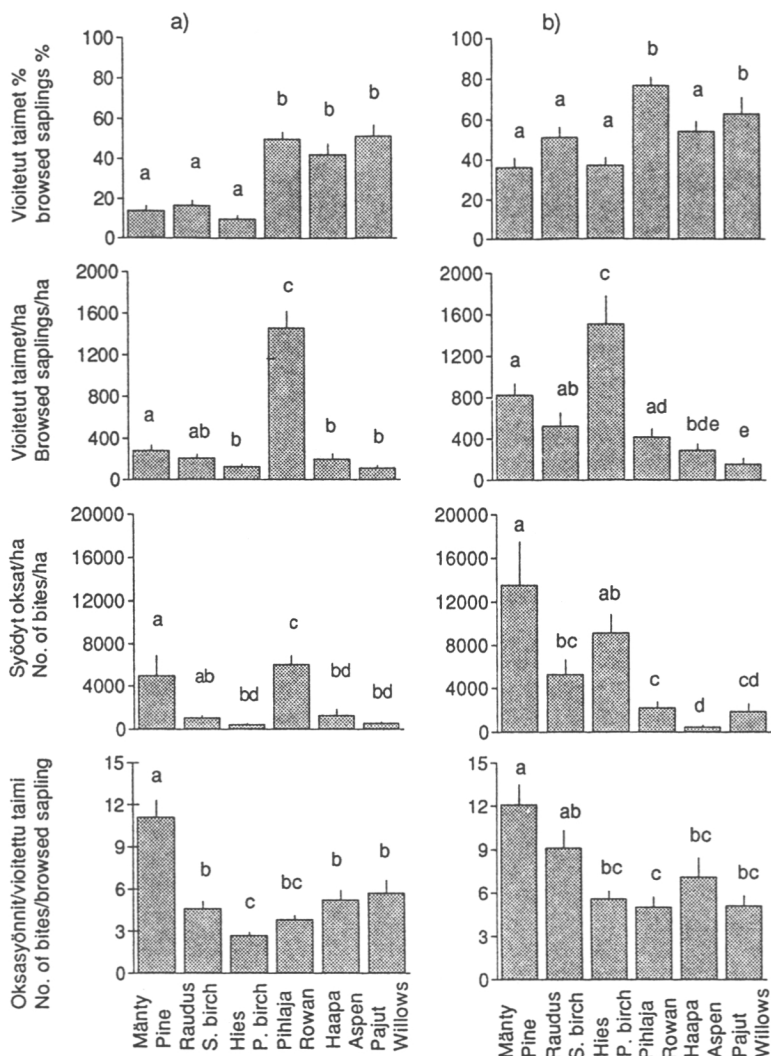
Lehtipuiden osuus syötyjen oksien koko määrästä oli 65 % alueella 1 ja 72 % alueella 2.

3.2 Taimikon tiheyden, puulajisuhteiden ja lähiympäristön vaikutus syönin määrään

Alueella 1 hirven vioittamien taimien kokonaismäärä lisääntyi lievästi taimikon kokonaistiheyden noustessa ($r = 0,25$, $r^2 = 0,07$, $F = 5,3$, $p < 0,05$, $df = 82$). Lehtipuiden tiheyden noustessa vioitettujen lehtipuiden määrä nousi ($r = 0,38$, $r^2 = 0,15$, $F = 13,55$, $p < 0,05$, $df = 82$). Tiheän hirvikannan alueella ravinnon lisäyksen vaikutus tuli selvästi esiin männyn oksasyöntien määrässä, joka oli sitä suurempi, mitä suurempi oli kaikkien puulajien taimien kokonaismäärä (kuva 2). Latvataitoksia oli männyissä sitä enemmän, mitä suurempi oli lehtipuiden määrä/ha (kuva 3).

Männyn latvataitosten suhteellinen osuus alueella 1 oli sitä suurempi, mitä aukkoisempi taimikko männyn osalta oli (kuva 4). Alueella 2 latvataitokset/taimi vähenivät männyn tiheyden noustessa ($r = -0,46$, $r^2 = 0,21$, $F = 9,04$, $p < 0,01$).

Alueella 1 vioitettujen mäntyjen ja oksasyöntien määrä/ha ei riippunut taimikoiden puulajieikä pituussuhteista. Vain aukkoisuuden, joka selitti oksasyöntien esiintymistä paremmin kuin männyn tiheys, lisääntyessä oksasyönnit männyntainta kohti lisääntyivät (taulukko 3). Latvataitokset tainta kohti lisääntyivät myös haavan taimitiheyden noustessa.



Kuva 1. Hirven voittamat taimet ja puulajikohtaiset oksasyönnit alueella 1 (a) ja alueella 2 (b). Kruskal-Wallis $Z = 2,94$, $p < 0,05$. Samalla kirjaimella merkityt pylväät eivät poikkea merkitsevästi toisistaan alueen sisällä.

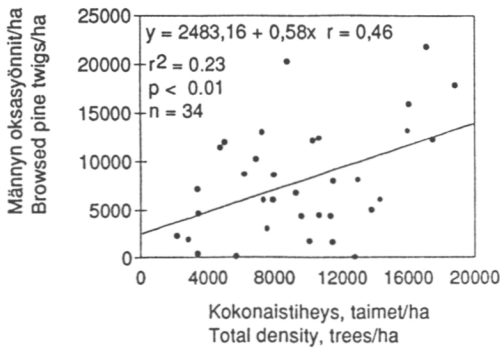
Fig. 1. The number of saplings browsed by moose and bites on different tree species in area 1 (a) and in area 2 (b). There is no significant difference between the values with the same letters in each area.

Alueella 2 hirven voittamien mäntyjen ja oksasyöntien määrä hehtaaria kohti riippui koivun ja pihlajan tiheydestä, joiden kasvaessa myös syöntikohteeksi joutuneiden mäntyjen määrä lisääntyi. Männyn tiheys sensijaan ei vaikuttanut merkitsevästi. Männyn latvataitokset lisääntyivät koivu/mänty pituussuhteen ja koivun taimitiheyden kasvaessa.

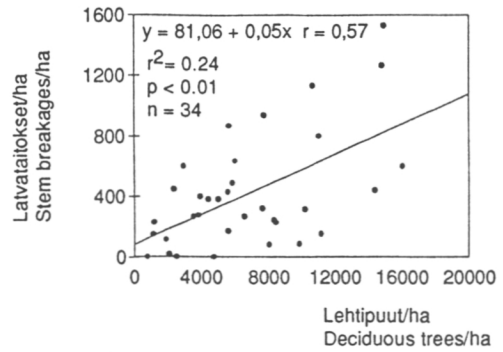
Oksasyönnit männyntainta kohti lisääntyivät

alueella 2, kun koivu/mänty pituussuhde kasvoi. Myös pihlajan ja koivun taimitiheyden noustessa taimikohtaiset oksasyönnit lisääntyivät. Männyn tiheyden noustessa oksasyönnit tainta kohti vähenivät.

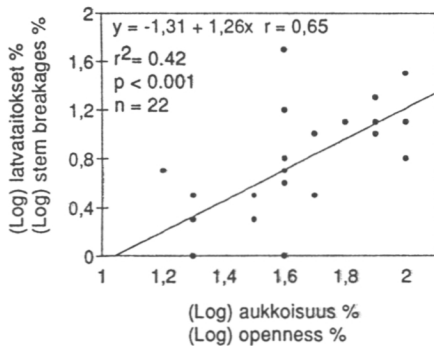
Alueella 2 todettiin männyn latvataitoksia oleen merkitsevästi enemmän silloin, kun koivun tiheys oli yli 6500 tainta/ha, verrattuna alempiin tiheyksiin (kuva 5). Syötyjä männyn oksia oli



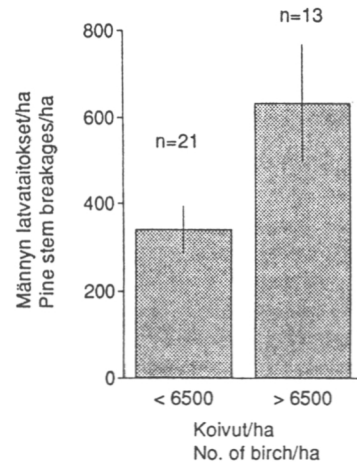
Kuva 2. Männy oksasyöntien riippuvuus taimikoiden kokonaistiheydestä (alue 2).
Fig. 2. The relationship between the total density of plantations and the number of bites (area 2).



Kuva 3. Männy latvataitosten riippuvuus lehtipuiden tiheydestä (alue 2).
Fig. 3. The relationship between the density of deciduous trees and the number of pine stem breakages/ha (area 2).



Kuva 4. Männy latvataitosten riippuvuus männyntaimikon aukkoisuudesta (alue 1).
Fig. 4. The relationship between the openness in young pine stands and the proportion of pine stem breakages (area 1).



Kuva 5. Koivun taimitiheyden vaikutus männy latvataitosten määrään (\pm S.E.) ($t = 2,31$, $p < 0,05$, $df = 32$) (alue 2).
Fig. 5. The effect of the birch sapling density on pine stem breakages (area 2).

vastaavasti 26638/ha (± 11068 S.E.) ja 7648/ha (± 1128 S.E.) ($t = 2,21$, $p < 0,05$, $df = 32$).

Taimikoita ympäröivien metsäkuvioiden ominaisuudet vaikuttivat alueella 2 siten, että kunkin kuusen osuus valtuustossa lisääntyi, lisääntyi myös latvatuhojen osuus männyntaimissa (Spearman 0,45, $p < 0,01$, $df = 32$). Taimikoiden pintala ei vaikuttanut merkittävästi oksasyöntien määrään ($r = -0,28$, $F = 2,94$, $p = 0,19$). Hirven papanakasojen määrä lisääntyi, kun oksasyöntien kokonaismäärä taimikoissa kasvoi ($r = 0,59$, $r^2 = 0,35$, $F = 18,33$, $p < 0,01$), mutta ei korreloinut

ympäröivien metsäkuvioiden suhteen.

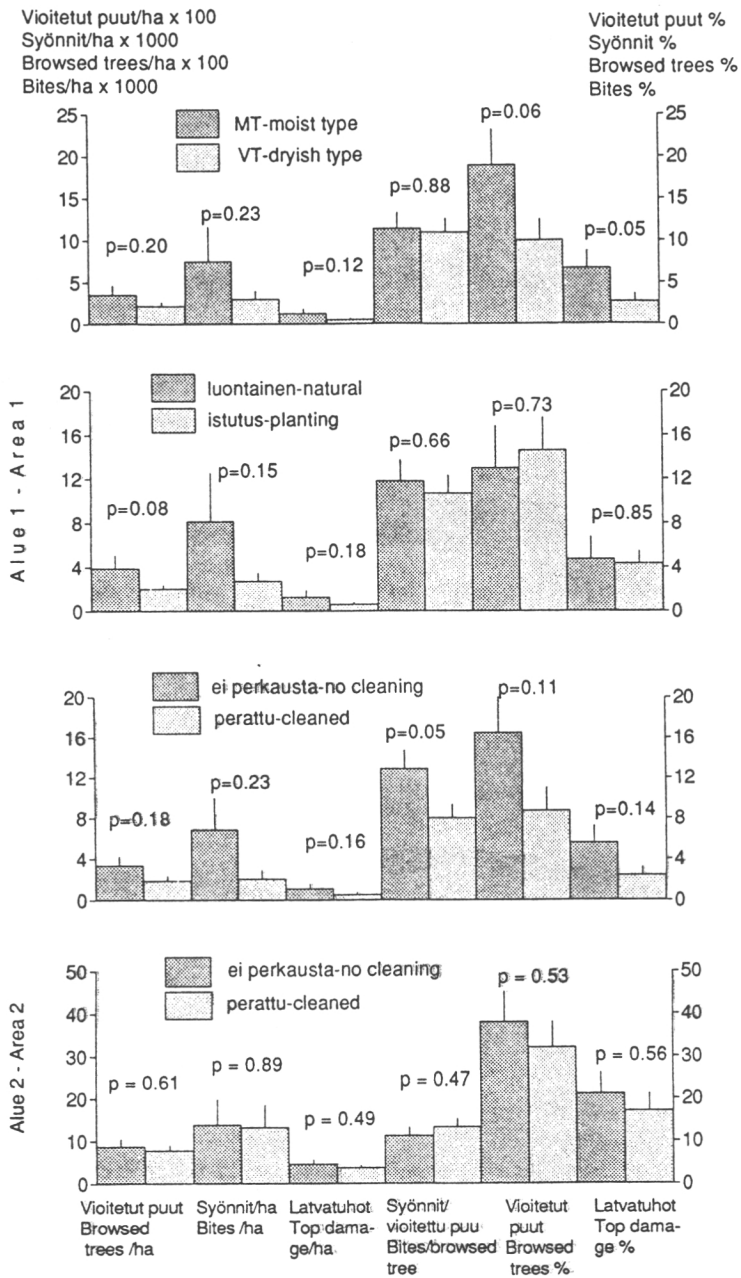
Taimikoiden topografialla ei ollut merkittävä vaikutusta männy tuhoasteeseen kummallakaan alueella.

3.3 Metsätyyppien, uudistamistavan ja perkauksen vaikutus syönnin määrään

Alueella 1 männy hehtaaria kohti lasketut viotukset eivät olleet MT:llä merkittävästi runsaampia kuin VT:llä (kuva 6). Sensijaan alueella 2

Taulukko 3. Hirven oksasyönteihin määnyissä vaikuttavat taimikkotekijät (regressioanalyysi).
 Table 3. Factors affecting the feeding intensity by moose on pine twigs (regression analysis).

Alue 1 – Area 1				Männyn oksasyönnit/taimi No. of browsed pine twigs/tree			
Männyn oksasyönnit/taimi No. of browsed pine twigs/tree				Regressiokerroin Regression coeff.	T-arvo T-value	P-arvo P-value	
	Regressiokerroin Regression coeff.	T-arvo T-value	P-arvo P-value	Koivun pituus/männyn pituus Height of birch/height of pine	0,51	5,39	0,00
(Log)Aukkoisuus (Log)Openness	0,52	3,71	0,00	Pihlajat/ha – No. of rowan/ha	0,48	4,77	0,00
				Männnyt/ha – No. of pine/ha	-0,33	-3,38	0,00
				Koivut/ha – No. of birch/ha	0,28	2,82	0,01
R = 0,52, R ² = 0,27, F = 13,76, P = 0,001 Regressioyhtälö – Regression equation: Y = -2,84981 + 1,75865 X ₁				R = 0,86, R ² = 0,74, F = 20,45, P = 0,0000 Regressioyhtälö – Regression equation: Y = -0,27162 + 1,29090 X ₅ + 0,00238 X ₄ - 0,00033 X ₆ + 0,00015 X ₃			
Männyn latvataitokset/taimi No. of pine stem breakages/tree				Männyn latvataitokset/ha No. of pine stem breakages/ha			
	Regressiokerroin Regression coeff.	T-arvo T-value	P-arvo P-value		Regressiokerroin Regression coeff.	T-arvo T-value	P-arvo P-value
(Log)Aukkoisuus (Log)Openness	0,75	5,82	0,02	Koivun pituus/männyn pituus Height of birch/height of pine	0,52	4,45	0,00
Haavat/ha – No. of aspen/ha	0,34	2,61	0,00	Koivut/ha – No. of birch/ha	0,51	4,28	0,00
				Pihlajat/ha – No. of rowan/ha	0,32	2,68	0,01
R = 0,78, R ² = 0,61, F = 18,50, P = 0,0000 Regressioyhtälö – Regression equation: Y = -3,94839 + 1,6135 X ₁ + 0,0001884 X ₂				R = 0,77, R ² = 0,59, F = 14,58, P = 0,0000 Regressioyhtälö – Regression equation: Y = -255,99127 + 160,60097 X ₅ + 0,03404 X ₃ + 0,19554 X ₄			
Alue 2 – Area 2				Männyn latvataitokset/taimi No. of pine stem breakages/tree			
Vioitetut männyt/ha No. of browsed pines/ha				Männyn latvataitokset/taimi No. of pine stem breakages/tree			
	Regressiokerroin Regression coeff.	T-arvo T-value	P-arvo P-value		Regressiokerroin Regression coeff.	T-arvo T-value	P-arvo P-value
Koivut/ha – No. of birch/ha	0,54	3,88	0,00	Koivun pituus/männyn pituus Height of birch/height of pine	0,74	9,56	0,00
Pihlajat/ha – No. of rowan/ha	0,45	3,19	0,00	Männnyt/ha – No. of pine/ha	-0,37	-4,63	0,00
				Pihlajat/ha – No. of rowan/ha	0,24	2,90	0,01
				Koivut/ha – No. of birch/ha	0,17	2,13	0,04
R = 0,64, R ² = 0,41, F = 10,77, P = 0,0003 Regressioyhtälö – Regression equation: Y = 239,98552 + 0,05212 X ₃ + 0,3926 X ₄				R = 0,91, R ² = 0,83, F = 34,80, P = 0,0000 Regressioyhtälö – Regression equation: Y = -0,09918 + 0,13607 X ₅ - 0,00003 X ₆ + 0,00009 X ₄ + 0,00001 X ₃			
Männyn oksasyönnit/ha No. of browsed pine twigs/ha				Muuttujat – Variables:			
	Regressiokerroin Regression coeff.	T-arvo T-value	P-arvo P-value	X ₁ = Aukkoisuus – Openness			
Koivut/ha – No. of birch/ha	0,61	4,71	0,00	X ₂ = Haavat/ha – No. of aspen/ha			
Pihlajat/ha – No. of rowan/ha	0,49	3,80	0,00	X ₃ = Koivut/ha – No. of birch/ha			
				X ₄ = Pihlajat/ha – No. of rowan/ha			
				X ₅ = Koivun pituus/männyn pituus – Height of birch/height of pine			
				X ₆ = Männnyt/ha – No. of pine/ha			
R = 0,71, R ² = 0,50, F = 15,64, P = 0,0000 Regressioyhtälö – Regression equation: Y = 1579,72998 + 0,7123 X ₃ + 5,2795 X ₄							



Kuva 6. Metsätyyppin, uudistamistavan ja taimikonhoidon vaikutus männyntaimien syönniin (\pm S.E., t-testi).
 Fig. 6. The effect of silvicultural factors on the browsing of Scots pine.

männynoksia oli syöty enemmän mustikka- kuin puolukkatyyppien taimikoissa ($23844/\text{ha} \pm \text{S.E.}$ ja $7649 \pm 1157 \text{ S.E.}$, $t = 2,08$, $p < 0,05$, $df = 32$). Kun männyntaimien tiheys oli mustikkatyyppillä pienempi, syöntejä oli yhtä tainta kohti enemmän kuin puolukkatyyppillä ($10,4 \pm 3,7 \text{ S.E.}$ ja $2,6 \pm 0,4 \text{ S.E.}$, $t = 3,34$, $p < 0,01$). Alueella 1 voitettujen ja latvatuhoisten mäntyjen osuus oli lievästi suurempi MT:llä kuin VT:llä (kuva 6).

Alueella 1 kaikkien puulajien syötyjen oksien kokonaismäärä oli MT:llä ($20467 \pm 5405 \text{ S.E.}$) suurempi kuin VT:llä ($9552 \pm 1978 \text{ S.E.}$) ($t = 2,07$, $p < 0,05$, $df = 82$). Kokonaistaimimäärissä metsätyyppien välillä ei ollut olennaista eroa ja syöntejä oli myös tainta kohti laskettuna enemmän tuoreella kuin kuivahkolla kankaalla ($2,2 \pm 0,5 \text{ S.E.}$ ja $1,2 \pm 0,2 \text{ S.E.}$, $t = 2,06$, $p < 0,05$). Lehtipuiden oksasyöntejä oli hehtaaria kohti MT:llä enemmän kuin VT:llä ($12926 \pm 2468 \text{ S.E.}$ ja $6558 \pm 1327 \text{ S.E.}$, $t = 2,40$, $p < 0,05$, $df = 82$). Lehtipuiden tiheys oli VT:llä pienempi ja lehtipuusyöntejä/taimi oli MT:llä $1,8 \pm 0,3 \text{ S.E.}$ ja VT:llä $1,2 \pm 0,2 \text{ S.E.}$ ($t = 1,82$, $p = 0,07$).

Vioitettujen taimien ja syötyjen oksien määrässä/ha ei ollut tilastollisesti merkitsevää eroa luontaisesti uudistettujen ja istutettujen taimikoiden välillä.

Alueella 1 syöntejä oli voitettua mäntyä kohti enemmän perkaamattomissa kuin peratuissa taimikoissa (kuva 6). Syöntien määrä ja osuus oli kuitenkin johdonmukaisesti suurempi perkaamattomissa taimikoissa, joskaan erot eivät olleet tilastollisesti merkitseviä. Uusia, edellisen talven oksasyöntejä oli männnyissä perkaamattomilla aloilla voitettua tainta kohti $2,6 \pm 1,1 \text{ S.E.}$ ja peratuilla $1,1 \pm 0,4 \text{ S.E.}$ ($t = 1,32$, $p = 0,20$). Alueella 2 perkauksella ei ollut vaikutusta männyntaimien syönnin määrään (kuva 6). Uusia, edellisen talven oksasyöntejä oli männnyissä voitettua tainta kohti perkaamattomissa taimikoissa $3,8 \pm 0,7 \text{ S.E.}$ ja peratuissa $3,9 \pm 0,7 \text{ S.E.}$ ($t = 0,13$, $p = 0,90$). Männyn tiheydessä ei ollut eroa eri käsittelyjen välillä.

Perattujenkin taimikoiden jonkin verran perkaamattomia lyhyemmät lehtipuut olivat yleisesti joutuneet syöntikohteiksi eikä alueella 1 uusien oksasyöntien määrässä/ha ollut merkitsevää eroa ($2070 \pm 654 \text{ S.E.}$ ja $1616 \pm 316 \text{ S.E.}$). Taimien saatavilla olevissa määrissä ei myös-

kään ollut merkitsevää eroa. Alueella 2 lehtipuiden uusia oksasyöntejä/ha oli vastaavasti $6682 \pm 1196 \text{ S.E.}$ ja $7332 \pm 1507 \text{ S.E.}$ ($t = 0,35$, $p = 0,72$).

Haavantaimien uusia oksasyöntejä oli perkaamattomissa taimikoissa alueella 1 enemmän kuin peratuissa ($105 \pm 37 \text{ S.E.}$ ja $22 \pm 13 \text{ S.E.}$) ($t = 2,09$, $p < 0,05$). Rauduskoivun uusia syöntejä oli alueella 2 perkaamattomissa taimikoissa suhteellisen runsaasti ($1299 \pm 472 \text{ S.E.}$) verrattuna perattuihin ($454 \pm 197 \text{ S.E.}$). Ero ei kuitenkaan ollut tilastollisesti merkitsevä ($t = 1,65$, $p = 0,11$).

3.4 Taimikoiden tuhoasteen arviointi

Alueella 1 latvatuhoja esiintyi männnyissä 49 %:ssa taimikoita ja alueella 2 89 %:ssa. Lämpimältä yli 1 cm latvataitoksia tavattiin vastaavasti 17 %:ssa ja 64 %:ssa taimikoista. Keskimäärin $104 (\pm 49 \text{ S.E.})$ tainta/ha oli katkaistu yli 1 cm läpimittaan alueella 1 vastaavan määrän ollessa $87 (\pm 17 \text{ S.E.})$ tainta/ha alueella 2.

Alueella 1 latvatuho oli vähentänyt terveltaisten taimien määrän alle 1600 tainta/ha neljässä prosentissa taimikoita ja alueella 2 vastaavasti 14 %:ssa. Lähtötiheys oli kaikissa näissä taimikoissa alueella 1 alle 2000 tainta/ha ja alueella 2 suurimmassa osassa (11 % kaikista taimikoista). Alueella 1 näissä taimikoissa oli vakavimpia, yli 1 cm latvataitoksia kuudessa taimikossa (7 % kokonaismäärästä), joissa oli männyntaimia 1600/ha tai vähemmän jo ennen tuhoa. Alueella 2 vakavimpia latvataitoksia oli kahdessa taimikossa (6 % kokonaismäärästä) ja niissäkin oli männyntaimia 1600/ha tai vähemmän jo ennen tuhoa.

Alueella 1 taimikoita, joissa latvatuholta säästyneitä männyntaimia oli alle 2000 tainta/ha tuhon jälkeen, oli 24 %. Vastaava osuus alueella 2 oli 50 %. Männyn taimitiheys oli jo ennen tuhoakin alle 2000 tainta kaikissa näissä taimikoissa alueella 1 ja kolmasosassa taimikoita alueella 2. Taimikoita, joissa latvatuholta säästyneiden taimien määrä oli ennen tuhoa ja sen jälkeen yli 2000 tainta/ha, oli 25 % kaikista taimikoista alueella 1. Alueella 2 vastaava osuus oli 39 %, ilmeisesti johtuen taimikoiden keskimäärin suuremmasta tiheydestä alueeseen 1 verrattuna.

5 Tulosten tarkastelu ja päätelmät

Puulajikohtaiset oksasyönnit. Suhteellisesti eniten hirvet olivat syöneet pihlajaa, haapaa ja pajua. Nämä hirven suosimat puulajit (Hjeljord ym. 1982, Salonen 1982, Bergström & Danell 1987) ovat sulavuudeltaan edullista ravintoa ja niistä syödään suhteellisen paksujakin oksia. Kun niissä on lisäksi vähän oksia verrattuna mäntyyn ja koivuun (Saether 1990), ne kuluvat nopeasti toipumiskyvyttömiksi (Heikkilä 1991).

Eri puulajien käytössä korostuu saatavilla olevan ravinnon merkitys (vrt. Åström ym. 1990). Hirvet syövät mäntyä runsaasti ilmeisesti sen vuoksi, että tarjolla olevien oksien määrä on korkea. Määrälliset tekijät ovatkin tärkeitä energian saannin maksimoinnissa varsinkin talvella (Schwartz ym. 1988). Lundberg ym. (1990) mukaan määrän merkitys suhteessa laatuun voi talvisessa ravinnonkäytössä ilmetä siten, että hirvet syövät enemmän hieskoivua kuin pihlajaa, vaikka pihlajan sulavuus on parempi.

Vaikka vioitettuja hieskoivuja oli suhteellisen paljon, oli oksia syöty vähän rauduskoivuun ja mäntyyn verrattuna. Oksasyönnejä/vioitettu taimi oli myös merkitsevästi vähemmän. Myös aiemmista tutkimuksista voidaan päätellä, että hirvi syö valintatilanteesta raudusta enemmän kuin hiestä (Danell ym. 1985, Danell & Ericson 1986, Danell & Bergström 1989, Heikkilä 1991).

Ravinnonkäyttö ja elinympäristön valinta. Ravinnoksi soveltuviin kasvilajien osuus hirven ravinnossa riippuu suuresti saatavillaolosta (Belovsky 1981). Ravinnonkäyttö vaihtelee huomattavasti elinympäristöstä riippuen, joskin on arvioitu paljon ravintoa sisältävien, energiakäytön suhteen edullisten kohteiden olevan eniten käytettyjä (Risenhoover 1989). Crêten (1989) mukaan lehtipuut muodostavat avaintekijän hirven ravinnossa ja elinympäristön valinnassa. Myös Brassard ym. (1974) ja Goulet (1985) toteavat lehtipuuvaltaisuuden ja monipuolisuuden olevan ominaista edullisille biotoopeille. Miguelle & Jordan (1979) raportoivat tarhakokeen perusteella hirven syövän mahdollisimman monipuolista ravintoa, sillä hyvänkin yksipuolisen ravinnon asemesta valitaan monipuolinen ravinto.

Käsillä olevassa tutkimuksessa selvitettiin pääasiassa tärkeimmän talviravintokasvin, männyn syöntiastetta selittäviä habitaattitekijöitä. Alueella 1, jolla hirvitiheys oli suhteellisen alhainen, ei voitu osoittaa kovinkaan selvää yhteyttä taimi-

koiden käytön ja niiden ominaisuuksien välillä. Tulokset johtuneet siitä, että saatavilla olevan ravinnon määrä oli keskimäärin verrattain korkea suhteessa hirvitiheyteen, seikka jonka myös Crête & Jordan (1982b) ovat todenneet. Ravinnonkäyttöä koskevat tulokset viittasivat kuitenkin johdonmukaisesti siihen, että sekä taimikoiden että ympäröivän metsäalueen ravintovarojen runsaus lisää elinympäristön käyttöä. Sitä osoittaa myös se, että syöntiä esiintyi mustikkatyypin taimikoissa enemmän kuin puolukkatyyppin taimikoissa. Taimikoiden hoitamatta jättämisellä oli samansuuntainen vaikutus.

Tiheän hirvikannan alueella (alue 2) männyn ja hieskoivun tiheydet olivat suhteellisen suuret ja rauduskoivun ja pihlajan pienet verrattuna alueeseen 1. Suositun puulajin kuten pihlajan ei siten voida päätellä houkutelleen hirviä valitsemaan talvehtimisalueen. Crête & Jordan (1982b) eivät todenneet puulajisuhteiden vaikuttavan ruokailupaikan valinnassa. Sen sijaan Goulet'n (1985) mukaan hirvet käyttävät taimikoita etenkin tietyn puulajikoostumuksen mukaan, kun eri puulajeja on runsaasti saatavilla. Joyal & Bourque (1986) eivät todenneet eroja elinympäristön valinnassa talven kuluessa. Käsillä olevan tutkimuksen perusteella taimien syönti talvehtimisalueella lisääntyy lehtipuiden määrän kasvaessa, mikä tukee myös monipuolisuusteoriaa. Haavan ja pajun vähäinen merkitys syöntikohteiden valinnassa oli luonnollista niiden vähälukuisuuden vuoksi.

Kun nuorten metsiköiden osuus taimikoita ympäröivillä metsäkuvioilla lisääntyi (alue 1), taimikoiden syöntiaste nousi. Talvehtimisalueella (alue 2) kuusivaltaisten metsäkuvioiden runsaus lisäsi latvatuhojen osuutta. Syksyllä hirvet alkavat enenevässä määrin oleskella varttuneissa metsissä. Kuusikot ovat tällöin edullisia mustikkakasvustojensa vuoksi (Dzieciolowski 1974, Hjeljord ym. 1990). Tämä voi vaikuttaa myös talvisten olinpaikkojen valintaan. Pohjoisamerikkalaisten tutkimusten mukaan hirvet oleskelevat syksyllä ja alkutalvella taimikoissa. Loppu-talvella, jolloin lunta on runsaasti, ovat tärkeitä sellaiset metsät, joissa taimialikasvoksia on saatavilla (Welsh ym. 1980, Thompson & Vukelich 1981, Pierce & Peek 1984)

Rolley & Lloyd (1980) ovat todenneet hirvien oleskelevan usein haapametsiköissä, joiden pi-

tuus on alle 10 m. PEEK ym. (1976) mainitsevat hirven hakeutuvan haapaa ja koivua kasvaviin taimikoihin etenkin alkutalvella. Se, että hirvet ruokailevat lehtipuuta kasvavissa sekataimikoissa useammin kuin puhtaissa männyntaimikoissa saattaakin johtua siitä, että hirvet jo syksyllä totuttavat käyttämään niitä. Myöhemmin hirvet siirtyvät käyttämään yhä enemmän mäntyä, joka on niiden pääravinto talvella.

Kummallakin tutkimusalueella saatujen tulosten mukaan männyntaimikoiden käyttöä voidaan selittää myös lähiympäristön ravintovaroilla, jotka ovat tärkeitä joko syksyn tai talven ravinnossa.

Taimikoiden topografialla ei tässä tutkimuksessa ollut vaikutusta syöntiasteeseen. Maastotekijät voivatkin vaihdella suuresti eri hirvialueilla. Mäkisyyden ja rinteisyyden tai yleensä hyvän näkyvyyden on aikaisemmin todettu lisäävän taimikoiden käyttöä (Poliguin ym. 1977, Repo & Löyttyniemi 1985, Heikkilä 1990).

Ravinnonkäyttö ja metsänhoidolliset tekijät. Hakkuiden seurauksena syntyvät taimikot ravintovaroineen ovat tärkeimpiä tekijöitä hyvien hirvihabitaattien muodostumiselle (Kelsall & Telfer 1974, Ahlén 1975, Crête 1977, Welsh ym. 1980, Matchett 1985). Alueella 2 hirvien talvehetimitusalue oli ilmeisesti syntynyt laajojen turvemaiden ojituksen ja metsittymisen myötä (Lopen metsänhoitoyhdistys)(vrt. Peltonen 1986). Metsänuudistamistoiminnan seurauksena syntyneiden nuorten taimikoiden voimakas käyttö johtui todennäköisesti myös siitä, että oksaravintoa oli muissa läheisissä metsiköissä vähän. Varttuneissa taimikoissa saatavilla oleva runsas ravinto voi puolestaan vähentää nuorempien taimikoiden käyttöä (Parker & Morton 1989).

Taimikoiden ja nuorten metsien käsittely voi lisätä tai vähentää hirven käytettävissä olevaa ravintoa. Taimikon perkaus vähentää mekaanisesti tehtynä aluksi lehtipuustoa ja kolmen vuoden kuluttua saatavilla on noin puolet käsittelemättömän alan biomassasta (Hjeljord & Grønvd 1988). Taimikon harvennuksessa vähennetään kasvatettavan puulajin tiheyttä, jolloin harvemmassa kasvavia taimia syödään voimakkaasti (Thompson 1988, Heikkilä & Mikkonen 1992). Myöhään tehtyjen harvennusten jälkeen lehtipuuesakko elpyy ja lisää siten käytettävissä olevan ravinnon määrää aiheuttamatta uutta käsitteilytarvetta (Newton ym. 1989).

Käsillä olevassa tutkimuksessa taimikon perkauksella ei ollut selvästi männyn oksasyöntejiä vähentävää vaikutusta etenkin alueella 2. Tämä johtui ilmeisesti siitä, että perkaukset oli tehty

aikaisessa vaiheessa. Alueella 1 mäntyä oli kuitenkin johdonmukaisesti syöty vähemmän peratuissa kuin perkaamattomissa taimikoissa, joissa saatavilla olevia lehtipuita oli vähemmän ja ne olivat lyhyempiä kuin perkaamattomissa taimikoissa. Peratuissa männyntaimikoissa on todettu vähemmän hirvituhoja kuin perkaamattomissa (Heikkilä 1990).

Hyvillä talvilaitumilla hirvet käyttävät suhteellisen suuren osan ajasta syömiseen (Saether & Andersen 1990). Tällöin on kulutetun määrän osuus käytettävissä olevasta ravinnosta kuitenkin suhteellisesti pienempi kuin huonoilla laituilla (Saether ym. 1989) ja hirvien hyväkuntoisuus mahdollistaa myös liikkumisen ja monipuolisen ravinnon etsimisen. Käsillä olevassa tutkimuksessa alue 1 oli ravintovaroiltaan monipuolisempi kuin alue 2. Esimerkiksi hyvin sulavaa pihlajaa esiintyi alueella 1 yleisesti. Siten alhaisen hirvitiheyden ohella myös laidunten parempi kunto mahdollisesti vähensi syöntien riippuvuutta taimikoiden sisäisistä tekijöistä.

Männyntaimien tuhoihin vaikuttavat tekijät. Hirvituhojen on todettu riippuvan etenkin hirvitiheydestä suhteessa ravintovaroihin (Helle ym. 1987). Toisaalta on arvioitu taimituhojen yhtä hirvää kohti olevan jokseenkin vakio (Löyttyniemi & Piisilä 1983, Lavlund 1987). Alueella 2 latvatuhojen määrä oli taimikoissa noin kolmekertainen alueeseen 1 verrattuna, mikä vastaa eroa hirvitiheyksissä.

Hirven yhdestä taimesta syömien oksien osuuden on todettu olevan sitä pienempi, mitä suurempi on saatavilla oleva oksabiomassa (Parker & Morton 1978, Vivås & Saether 1987, Lundberg & Danell 1990, Lundberg & Åström 1990). Taimikohtaisen kulutuksen on männyllä todettu pienenevän taimitiheyden noustessa (Heikkilä & Mikkonen 1992). Männyn latvataitoksilla on sitä suurempi taloudellinen merkitys mitä harvempi ja aukkoisempi taimikko on. Varsinkin kasvatettavan puulajin tiheydellä on siten olennainen vaikutus taimikon kestävyteen latvatuhojen suhteen.

Viljavalla kasvupaikalla kasvaneiden männyntaimien, joiden biomassassa on suhteellisen suuri, on todettu kestävästi hirven syöntiä paremmin kuin vähäravinteisella paikalla kasvaneiden taimien (Danell ym. 1991). Käsillä olevassa tutkimuksessa vastaavien erojen ei voitu osoittaa vaikuttaneen tuhonkestävyyteen, mahdollisesti koska karuimpia kasvupaikkoja ei sisällynyt vertailuun.

Koivun tiheyden vaikutus männyn latvatuhoon tuli selvimmän esiin verrattain suurilla tiheyksil-

lä (> 6500/ha). Tällöin männyn ja koivun kokonaistiheys oli usein yli 10000 tainta/ha. Aiempien tutkimusten mukaan lehtipuuvusaikon kokonaismäärän lisääntyminen ei vaikuta männyntaimien tuhoihin (Löyttyniemi & Piisilä 1983, Lääperi & Löyttyniemi 1988).

Tulosten mukaan koivu-mänty pituussuhteen kasvaessa männyn taimikohtainen latvatuhoriski suurenee. Hyvin saatavilla oleva koivu voi lisätä taimikon kelpaavuutta syöntikohteena. Etukasvuinen, voimakkaasti kilpaileva lehtipuusto vaikeuttaa männyntaimien kehitystä ja saattaa altistaa taimet syönnille. Koivulla on kuitenkin todettu olevan lieventävä vaikutus mäntyjen latvatuhoon silloin, kun koivu ei ole selvästi etukasvuinen ja tiheydet ovat suhteellisen alhaisia (Heikkilä 1991).

Verrattain vähälukuinen haapa lisäsi lievästi männyn latvatuhoastetta alueella 1. Haapaa kasvavissa männyntaimikoissa on aikaisemmissa tutkimuksissa todettu keskimääräistä enemmän tuhoja männynissä (Lääperi & Löyttyniemi 1988, Heikkilä 1990). Löyttyniemi & Piisilä (1983) korostavat, että tuhon kohteeksi joutuneissa männyntaimikoissa esiintyy tavallista runsaammin pihlajaa. Danell, Edenius ym. (1991) ovat talvisessa ruokintakokeessa todenneet, että haapaa kasvavissa taimikoissa kokonaiskulutus on suurempi kuin puhtaissa männyntaimikoissa, mutta männyn kulutus pysyy samana. Siten mäntytai-

mikon vajaatiheys voitaisiin ilman lisääntyvää tuhoriskiä korvata lehtipuulla. Bergerud & Manuel (1968) eivät todeneet hirven suosiman koivun (*Betula papyrifera*) esiintymisen taimikoissa vaikuttaneen balsamikuusen tuhoihin. Andersen & Saether (1992) raportoivat hirven käyttävän sitä enemmän parhaiten sulavia oksia, mitä runsaampi on ravinnon tarjonta yleensä.

Taimikon pinta-ala oli keskimäärin verrattain pieni eikä sillä ollut vaikutusta männyn oksasyöntien määrään. Lääperi & Löyttyniemi (1988) ovat todenneet mäntytuhojen aluksi jonkinverran lisääntyvän pinta-alan kasvaessa.

Käsillä olevan tutkimuksen mukaan ei männyntaimien tuhoja voida pääasiassa selittää hirven suosimien puulajien esiintymisellä taimikossa.

Lehtipuut lisäävät ilmeisesti tuhoriskiä männynissä silloin, kun valoa vaativan männyn kasvedellytykset selvästi huononevat. Tulokset eivät kuitenkaan puolla täydellistä lehtipuuden poistamista, varsinkaan kun myös puhtaat männyntaimikot voivat joutua voimakkaan hirvituhon kohteeksi (esim. Heikkilä & Mikkonen 1992). Perkaamalla taimikot nykyistä myöhäisemmässä vaiheessa voitaneen tuhoriskiä vähentää ja saattaa uusiutuva vesakko hirven käyttöön vasta kun männyn ovat ohittaneet latvatuhonille alttiin vaiheen.

Kirjallisuus – References

- Ahlén, I. 1975. Winter habitats of moose and deer in relation to land use in Scandinavia. *Viltrevy* 9(3): 192 s.
- Andersen, R. 1991. Habitat deterioration and the migratory behaviour of moose (*Alces alces* L.) in Norway. *Journal of Applied Ecology* 28: 102–108.
- & Saether, B-E. 1990. Functional response during winter of a herbivore, the moose, in relation to age and size. *Ecology* 73(2): 542–550.
- Belovsky, G.E. 1981. Food plant selection by a generalist herbivore: the moose. *Ecology* 62: 1020–1030.
- Berg, W.E. & Phillips, R.L. 1974. Habitat use by moose in northwestern Minnesota with reference to other heavily willowed areas. *Le Naturaliste Canadien* 101: 101–116.
- Bergerud, A.T. & Manuel, F. 1968. Moose damage to balsam fir-white birch forests in central Newfoundland. *Journal of Wildlife Management* 32(4): 729–746.
- Bergström, R. & Danell, K. 1987. Moose winter feeding in relation to morphology and chemistry of six tree species. *Alces* 22: 91–112.
- & Hjeljord, O. 1987. Moose and vegetation interactions in Northwestern Europe and Poland. *Swedish Wildlife Research, Supplement 1*: 213–228.
- Bobek, B., Borowski, S. & Dzieciolowski, R. 1975. Browse supply in various forest ecosystems. *Polish ecological studies* 1(2): 17–32.
- Brassard, J.M., Audy, E., Crête, M. & Grenier, P. 1974. Distribution and winter habitat of moose in Québec. *Le Naturaliste Canadien* 101: 67–80.
- Cederlund, G., Ljungqvist, H., Markgren, G. & Stålfelt, F. 1980. Foods of moose and roe-deer at Grimsö in Central Sweden – results of rumen content analyses. *Swedish Wildlife Research Viltrevy* 11(4): 169–247.
- Crête, M. 1977. Importance de la coupe forestière sur l'habitat hivernal de l'orignal dans le sud-ouest du Québec. *Canadian Journal of Forest Research* 7: 241–257.
- 1989. Approximation of K carrying capacity for moose in eastern Quebec. *Canadian Journal of Zoology* 67: 373–380.
- & Jordan, P.A. 1981. Régime alimentaire des orignaux du sud-ouest Québécois pour les mois d'avril à

- octobre. *The Canadian Field-Naturalist* 95(1): 50–56.
- & Jordan, P.A. 1982a. Production and quality of forage available to moose in southwestern Quebec. *Canadian Journal of Forest Research* 12: 151–159.
- & Jordan, P.A. 1982b. Population consequences of winter forage resources for moose, *Alces alces*, in Southwestern Québec. *The Canadian Field-Naturalist* 96(4): 467–475.
- Danell, K. & Bergström, R. 1989. Winter browsing by moose on two birch species: impact of food resources. *Oikos* 54: 11–18.
- & Ericson, L. 1986. Foraging by moose on two species of birch when these occur in different proportions. *Holarctic Ecology* 9: 79–84.
- , Huss-Danell, K. & Bergström, R. 1985. Interactions between browsing moose and two species of birch in Sweden. *Ecology* 66(6): 1867–1878.
- , Edenius, L. & Lundberg, P. 1991. Herbivory and tree stand composition: moose patch use in winter. *Ecology* 72(4): 1350–1357.
- , Niemelä, P., Varvikko, T. & Vuorisalo, T. 1991. Moose browsing on Scots pine along a gradient of plant productivity. *Ecology* 72(5): 1624–1633.
- Dinesman, L.G. 1957. Materialy k lechohozjaistvennomu znatseniju losja v Evropeiskoi tsasti SSSP. Summary: Data on the importance of the elk to forestry in the European part of the USSR. *Bulletin Moskovskogo Obscestva Isp. Prirody, Otd. Biologii* 62: 5–12.
- Dzięciolowski, R. 1974. Selection of browse twigs by moose. *Acta Theriologica* 19: 273–281.
- Eastman, D.S. & Ritcey, R. 1987. Moose habitat relationships and management in British Columbia. *Swedish Wildlife Research, Supplement 1*: 101–117.
- Euler, D. 1981. A moose habitat strategy for Ontario. *Alces* 17: 180–192.
- Gebczynska, Z. & Raczynski, J. 1984. Habitat preference and population structure of moose in the Biebrza river valley. *Acta Zoologica Fennica* 172: 93–94.
- Goulet, L.A. 1985. Winter habitat selection by moose in northern British Columbia. *Alces* 21: 103–125.
- Hamilton, G.D. & Drysdale, P.D. 1980. Moose winter browsing patterns on clear-cuttings in northern Ontario. *Canadian Journal of Zoology* 58: 1412–1416.
- Heikkilä, R. 1990. The effect of plantation characteristics on moose browsing on Scots pine. *Silva Fennica* 24(4): 341–351.
- 1991. Moose browsing in Scots pine plantation mixed with deciduous tree species. *Acta Forestalia Fennica* 224. 13 s.
- & Löyttyniemi, K. 1992. Growth response of young Scots pines to artificial shoot breaking simulating moose damage. *Silva Fennica* 26(1): 19–26.
- & Mikkonen, T. 1992. Effects of density of young Scots pine (*Pinus sylvestris*) stand on moose (*Alces alces*) browsing. Tiivistelmä: Männynntaimikon tiheyden vaikutus hirven ravinnonkäyttöön. *Acta Forestalia Fennica* 231. 14 s.
- Helle, T., Pajujoja, H. & Nygrén, K. 1987. Forest damages caused by moose and their economic value in Finland. *Scandinavian Forest Economics* 29: 7–26.
- Hjeljord, O. & Grønvold, S. 1988. Glyphosate application in forest – ecological aspects. *Scand. J. For. Res.* 3: 115–121.
- , Sundstøl, E. & Haagenrud, H. 1982. The nutritional value of browse to moose. *Journal of Wildlife Management* 46(2): 333–343.
- , Hövik, N. & Pedersen, H.B. 1990. Choice of feeding sites by moose during summer, the influence of forest structure and plant phenology. *Holarctic Ecology* 13: 281–292.
- Joyal, R. & Bourgue, C. 1986. Variations, selon la progression de l'hiver, dans le choix de l'habitat et du régime alimentaire chez trois groupes d'originaux (*Alces alces*) en milieu agro-forestier. *Canadian Journal of Zoology* 64: 1475–1481.
- Keskusmetsälautakunta Tapio 1989. Metsänhoitosuositukset. 55 s.
- Kelsall, J.P. & Telfer, E.S. 1974. Biogeography of moose with particular reference to western North America. *Le Naturaliste Canadien* 101: 117–130.
- Kuznetsov, G.V. 1987. Habitats, movements and interactions of moose with forest vegetation in USSR. *Swedish Wildlife Research, Supplement 1*: 201–211.
- Laine, J. & Mannerkoski, H. 1980. Lannoituksen vaikutus mäntytaimikoiden kasvuun ja hirvihuohiin karuilla ojitetuilla soilla. Summary: Effect of fertilization on tree growth and elk damage in young Scots pine stands planted on drained, nutrient-poor open bogs. *Acta Forestalia Fennica* 166. 45 s.
- Lavsund, S. 1987. Moose relationships to forestry in Finland, Norway and Sweden. *Swedish Wildlife Research, Supplement 1*: 229–244.
- LeResche, R.E. 1974. Moose migrations in North America. *Le Naturaliste Canadien* 101: 393–415.
- Lundberg, P. & Danell, K. 1990. Functional response of browsers: tree exploitation by moose. *Oikos* 58: 378–384.
- & Åström, M. 1990. Functional response of optimally foraging herbivores. *Journal of Theoretical Biology* 144: 367–377.
- , Åström, M. & Danell, K. 1990. An experimental test of frequency-dependent food selection: winter browsing by moose. *Holarctic Ecology* 13: 177–182.
- Lykke, J. 1964. Elg og skog. Elgskadeundersøkelser i Verdal. *Medd. Statens Viltundersøkelser* 2 ser. 17. 57 s.
- Lääperi, A. & Löyttyniemi, K. 1988. Hirvituhot vuosina 1973–1982 perustetuissa männyn viljelytaimikoissa Uudenmaan-Hämeen metsälautakunnan alueella. Summary: Moose (*Alces alces*) damage in pine plantations established during 1973–1982 in the Uusimaa-Häme Forestry Board District. *Folia Forestalia* 719. 13 s.
- Löyttyniemi, K. 1981. Typpilannoituksen ja neulasten ravinnepitoisuuden vaikutus hirven mäntyraivannon valintaan. Summary: Nitrogen fertilization and nutrient contents in Scots pine in relation to the browsing preference by moose (*Alces alces*). *Folia Forestalia*. 487. 14 s.
- & Lääperi, A. 1988. Hirvi ja metsätalous. Summary: Moose in Finnish forestry. University of Helsinki, Department of Agricultural and Forest Zoology, Reports 13. 56 s.
- & Piisilä, N. 1983. Hirvivahingot männyn viljelytaimikoissa Uudenmaan-Hämeen piirimetsälautakunnan alueella. Summary: Moose (*Alces alces*) damage in young pine plantations in the Forestry Board District

- Uusimaa-Häme. *Folia Forestalia* 553. 23 s.
- MacCracken, J.G. & Viereck, L.A. 1990. Browse regrowth and use by moose after fire in interior Alaska. *Northwest Science* 64(1): 11–18.
- Matchett, M.R. 1985. Moose habitat relationships in the Yaak river drainage, northwestern Montana. University of Montana. 229 s.
- Miquelle, D.G. & Jordan, P.A. 1979. The importance of diversity in the diet of moose. *Alces* 15: 54–79.
- Monthly report of The Finnish Meteorological Institute 1986–90.
- Morow, K. 1976. Food habits of moose from Augustow Forest. *Acta Theriologica* 21(5): 101–116.
- Newton, M., Cole, E.C., Lautenslager, R.A., White, D.E. & McCormack, Jr., M.L. 1989. Browse availability after conifer release in Maine's spruce-fir forests. *Journal of Wildlife Management* 53(3): 643–649.
- Padaiga, V. 1986. Kompleksnie meroprijatija po ohrane lesnyi nasazhdenii ot povrezhdenii losjami. Summary: Measures to counteract elk-damage to stands. *Metsanduslikud uurimused XXI*: 26–38.
- Parker, G.R. & Morton, L.D. 1978. The estimation of winter forage and its use by moose on clearcuts in northcentral Newfoundland. *Journal of Range Management* 31(4): 300–304.
- Peek, J.M. 1974a. On the nature of winter habitats of Shiras moose. *Le Naturaliste Canadien* 101: 131–141.
- 1974b. A review of moose food habits studies in North America. *Le Naturaliste Canadien* 101: 195–215.
- , Ulrich, D.L. & Mackie, R.J. 1976. Moose habitat selection and relationships to management in north-eastern Minnesota. *Wildlife Monographs* 48. 65 s.
- Peltonen, A. 1986. Metsien uudistaminen turvemaidilla kuuden eteläisimmän metsälautakunnan alueella. Vuosien 1978–79 inventointitulokset. Summary: Forest regeneration on peatlands in the six southernmost forestry board districts of Finland. Results from inventories in 1978–79. *Folia Forestalia* 679. 26 s.
- Pierce, J.D. 1984. Shiras moose forage selection in relation to browse availability in north-central Idaho. *Canadian Journal of Zoology* 62: 2404–2409.
- & Peek, J.M. 1984. Moose habitat use and selection patterns in north-central Idaho. *Journal of Wildlife Management* 48(4): 1335–1343.
- Poliquin, A., Scherrer, B. & Joyal, R. 1977. Characteristics of winter browsing areas of moose in western Quebec as determined by multivariate analysis. *Proceedings of North American Moose Conference and Workshop* 13: 128–143.
- Pulliaainen, E., Loisa, K. & Pohjalainen, T. 1968. Hirvien talvisesta ravinnosta Itä-Lapissa. Summary: Winter food of the moose (*Alces alces* L.) in eastern Lapland. *Silva Fennica* 2(4): 235–247.
- Repo, S. & Löyttyniemi, K. 1985. Lähiympäristön vaikutus männyn viljelytaimikon hirvivahinkoalttiuteen. Summary: The effect of immediate environment on moose (*Alces alces*) damage in young Scots pine plantations. *Folia Forestalia* 626. 14 s.
- Risenhoover, K.L. 1989. Composition and quality of moose winter diets in interior Alaska. *Journal of Wildlife Management* 53(3): 568–577.
- Rolley, R.E. & Lloyd, K.B. 1980. Moose population dynamics and winter habitat use at Rochester, Alberta, 1965–1979. *The Canadian Field-Naturalist* 94(1): 9–18.
- Salonen, J. 1982. Hirven talviravinnon ravintoarvo. Summary: Nutritional value of moose winter browsing plants. *Suomen Riista* 29: 40–45.
- Smirnov, K.A. 1986. Icpolzovanie losem (*Alces alces*) kormovyih resursov v juzhnoi taige pri vysokoi plothnosti populatsii. Summary: Utilization of food resources by the European moose (*Alces alces*) in the southern taiga under the conditions of high population density. *Zoologitsheskii Zhurnal* LXV(3): 436–443.
- Saether, B-E. 1990. The impact of different growth pattern on the utilization of tree species by a generalist herbivore, the moose *Alces alces*: Implications of optimal foraging theory. *Behavioural Mechanisms of Food Selection*. NATO ASI Series, Vol. G 20: 323–340.
- & Andersen, R. 1990. Resource limitation in a generalist herbivore, the moose *Alces alces*: ecological constraints on behavioural decisions. *Canadian Journal of Zoology* 68: 993–999.
- , Engen, S. & Andersen, E. 1989. Resource utilization of moose *Alces alces* during winter. *Finnish Game Res.* 46: 79–86.
- Telfer, E.S. 1970. Winter habitat selection by moose and white-tailed deer. *Journal of Wildlife Management* 34(3): 553–559.
- & Cairns, A. 1978. Stem breakage by moose. *Journal of Wildlife Management* 42(3): 639–643.
- Thompson, I.D. 1988. Moose damage to pre-commercially thinned balsam fir stands in Newfoundland. *Alces* 24: 56–61.
- & Euler, D.L. 1987. Moose habitat in Ontario: A decade of change in perception. *Swedish Wildlife Research, Supplement 1*: 181–193.
- & Vukelich, M.F. 1981. Use of logged habitats in winter by moose with calves in northeastern Ontario. *Can. J. Zool.* 59: 2103–2114.
- Vivås, H.J. & Saether, B-E. 1987. Interactions between a generalist herbivore, the moose *Alces alces*, and its food resources: an experimental study of winter foraging behaviour in relation to browse availability. *Journal of Animal Ecology* 56: 509–520.
- Welsh, D.A., Morrison, K.P., Oswald, K. & Thomas, E.R. 1980. Winter utilization of habitat by moose in relation to forest harvesting. *Proceedings of North American Moose Conference Workshop* 16: 398–428.
- Åström, M., Lundberg, P. & Danell, K. 1990. Partial prey consumption by browsers: trees as patches. *Journal of Animal Ecology* 59: 287–300.
- Örd, A. & Tõnisson, J. 1986. Povrezhdenie losem sosnovyi molodnjakov v Estonskij SSR i vozmozhnosti imenshenija povrezhdenija. Summary: Elk-damage to young pine stands in the Estonian SSR. Possibilities of decreasing this damage. *Metsanduslikud uurimused XXI*: 7–25.

Total of 84 references

Summary

Effects of food quantity and tree species composition on moose (*Alces alces*) browsing in Scots pine plantations

Considerable variation exists in the types and amount of food resources available to moose browsing their winter ranges. Characteristics of both young stands and the surrounding forests are important in governing moose feeding preferences. These factors are also subjected to silvicultural management. The aim of the present study was to investigate the effects of food quantity and tree species composition on moose browsing in young Scots pine (*Pinus sylvestris*) stands.

The study was conducted in 1988–1989 in southern Finland (60°15'–60°50' N, 24°–26° E), in an area administered by the Uusimaa-Häme District Forestry Board. In 1988 and 1989, 84 (study area 1) and 34 (study area 2) Scots pine stands were respectively examined. The former relatively large forested area is spread over five municipalities, while the latter area represents a local winter range inhabited by relatively high densities of moose. The average winter density for the five previous years was 3.2 moose/1000 ha (total land area) in study area 1 equivalent to 5.8 moose/1000 ha forested land. In study area 2 the respective densities were ca. 10 and 15 moose/1000 ha.

Stand were inspected using the line-plot method at distances of 20–40 m between lines and sample plots (50 m²), depending on the size of the stand. Dominant saplings with heights over 50 cm were considered available to browsing moose. The height of the available saplings, numbers of browsed twigs and diameters of main stem breakages were determined. Breakages over one cm thick were considered to seriously affect the future development of saplings. Rarely occurring tree species were excluded from the study. The openness of the pine stands was determined from the proportion of the sample plots with densities lower than 1200 saplings/ha. The average size of the plantations was 1.1 ha (± 0.1 S.E.) and 2.0 ha (± 0.3 S.E.) in study areas 1 and 2, respectively.

The forests surrounding the experimental stands were classified into five developmental classes: open area, young, young thinned, matured and renewable stands. Their proportions of the circle of the experimental stand were estimated as percent. The stand topography was classified as level, inclined or hilly.

Statistical analyses were made using the linear regression analysis, Student's t-test, the Kruskal-Wallis variance analysis and Spearman correlation analysis (BMDP-programs).

The tree species composition is presented in Tables 1 and 2. In the MT (*Myrtillus*)-type stands the proportion of deciduous trees in relation to the total tree density (78 %) was greater than that in the less fertile VT (*Vaccinium*)-type stands (66 %). Silvicultural cleaning, which had been carried out relatively early, did not significantly affect the density of deciduous trees available to browsing moose. However, compared to the cleaned stands, the height of deciduous trees was greater in the non-managed stands.

Browsing preferences as related to different tree species are presented in Fig. 1. The greatest number of browsed twigs were found on the most abundant tree species, which were rowan (*Sorbus aucuparia*) in study area 1 and pubescent birch (*Betula pubescens*) and Scots pine in study area 2.

In the study area 1 (1988), the number of browsed saplings increased slightly as the total density of saplings increased ($r = 0.25$, $r^2 = 0.07$, $F = 5.3$, $df = 82$). The number of browsed deciduous trees increased with increasing density of the trees ($r = 0.38$, $r^2 = 0.15$, $F = 13.55$, $df = 82$). The number of browsed pines, as well as number of browsed twigs, were not dependent on the stand characteristics identified. The numbers of browsed twigs and stem breakages per pine increased with increasing stand openness (Table 3). Positive correlation between stem breakages/pine and numbers of aspen (*Populus tremula*) ha were also found. The proportion of stem breakages correlated positively with decreasing of pine densities in the stands (Fig. 4). As the proportion of young stands in the surrounding forests increased, the number of browsed pines also showed an increase ($r = 0.35$, $r^2 = 0.12$, $F = 4.50$, $df = 82$).

In the study area 2 (1989), the number of browsed pine twigs increased with increasing total numbers of saplings (Fig. 2). Stem breakages in pine also increased with increasing numbers of deciduous saplings (Fig. 3). In stands where birch densities were over 6500 saplings/ha, pine stem breakage frequencies were significantly greater than in stands supporting lower densities of birch (Fig. 5). Increases in the number of browsed pine saplings was particularly dependent on increases in the number of birch and rowan trees (Table 3). The pines were the more intensively browsed the higher the height relationship between birch and pine. When the proportion of spruce in the surrounding forests increased, the proportion of stem

breakages of pine increased (Spearman 0.45, $p < 0.01$, $df = 33$).

It was not possible to detect clear differences in pine browsing between either moist (MT) and dry (VT) type or cleaned and uncleaned stands (Fig. 6). The trend of results proved however a relatively intensive browsing on MT type and in uncleaned stands. The total number of browsed twigs/ha was significantly greater on MT than VT type. Increases in stand area did not affect the browsing preference.

Stem breakages occurred in 49 % of the stands in the study area 1 and in 89 % of the stands of the study area 2. Breakage of stems over 1 cm in thickness were found in 17 % (on average 104 saplings/ha \pm 49 S.E.) and in 64 % of the stands (on average 87 saplings/ha \pm 17 S.E.) of the former and latter study areas, respectively. In stands with relatively low tree densities, the number of unbroken trees was frequently below the acceptable stand density in the practical forestry.

On the basis of the results of this study the highest proportion of browsed sapling species were rowan, aspen and willows. These preferred species possess relatively small numbers of twigs and thus their chance of recovery from the browsing is greatly reduced. Relatively intensive feeding on Scots pine compared to other tree species could be due to the large twig biomass of this species. Silver birch was relatively intensively utilized compared to pubescent birch.

The results emphasize the importance of food quantity on the winter feeding behaviour of moose. Deciduous tree species in young stands seem to be abundant in the most frequently browsed stands, although the high popu-

lation density winter range of the present study was not characterized by the most preferred tree species.

In future it would be valuable to be able to predict which stands are most susceptible to intense browsing in order to prevent moose damage. Food availability in young stands as well as in other age classes of forests within the winter ranges can obviously be used for this purposes. Besides winter food supply above the snow cover, the occurrence of a dwarf shrub layer, which is used in the autumn, may be of importance, e.g. spruce forests are often rich in understory *Vaccinium myrtillus* vegetation. Renewing forests in the winter ranges of moose should be planned in accordance with the prevailing moose densities.

The risk of moose damage to Scots pine is particularly high in cases where the pine saplings are admixed with high density and overgrowth of deciduous trees, such as birch species in the present study. However, deciduous trees form an additional food resource, which should be taken into account when cleaning young stands. Relatively early removal of deciduous trees, which do not overly compete with pine, may lead again to an increase of the competition with pine during the period when damage is possible.

In the present study, harmful stem breakages were most frequent in young low density Scots pine stands. As the extent of the damage is relatively small on winter ranges with a large available biomass, it is recommended that high densities of economically important tree species are used in order to further diminish the losses incurred through moose browsing.

ACTA FORESTALIA FENNICA 231

EFFECTS OF DENSITY OF YOUNG
SCOTS PINE (*PINUS SYLVESTRIS*) STAND
ON MOOSE (*ALCES ALCES*) BROWSING

Männynntaimikon tiheyden vaikutus hirven ravinnonkäyttöön

Risto Heikkilä & Timo Mikkonen

Approved on 21.9.1992

The Society of Forestry in Finland – The Finnish Forest Research Institute
Helsinki 1992

Heikkilä, R. & Mikkonen, T. 1992. Effects of density of young Scots pine (*Pinus sylvestris*) stand on moose (*Alces alces*) browsing. Tiivistelmä: Männyntaimikon tiheyden vaikutus hirven ravinnonkäyttöön. Acta Forestalia Fennica 231. 14 p.

The study was carried out at Padasjoki, southern Finland, where moose density on the winter range had been over 1.5 individuals/km². Moose browsing intensity, expressed in terms of the number of twigs eaten and biomass used, increased with stand density (biomass). Total biomass consumption (dry weight) per sample plot and per sapling increased with greater total food availability, or per sapling. The number of bites increased, but the percentage biomass removed did not differ when stand density increased. We observed a relatively large bite size on the plots of low stand density. The quantity of food, which on average was of relatively low quality, was obviously important due to the benefit gained through reducing the search time.

The nutritive value of the browse, expressed in terms of chemical compounds indicating low food digestibility, was lower in the dense than in the sparse stand. However, the amount of crude protein and arginine were relatively high in the dense stand. We concluded that shading affected the nutritional status of saplings on high density plots.

Although the biomass removed by moose per sapling was high for low density plots, the remaining biomass was larger than that on the high density plots, owing to the relatively large twig biomass of saplings. The number of saplings per hectare without main stem breakage increased significantly as stand density increased.

Tutkimus tehtiin Padasjoella alueella, jolla hirven talvikannan tiheys oli ollut yli 1,5 yksilöä/km². Hirven syömien oksien lukumäärä ja oksabiomassan kulutus lisääntyi, kun männyntaimikon tiheys kasvoi. Biomassan kulutus mitattuna kuiva-aineen painona ja taimikohtainen kulutus oli sitä suurempi, mitä enemmän ravintoa oli tarjolla kaikkiaan tai tainta kohti laskettuna. Syötyjen oksien osuus saatavilla olevista lisääntyi taimikon tiheyden kasvaessa. Kulutetun biomassan osuudessa ei sensijaan ollut eroa, koska syödyt oksat olivat olleet suurempia harvassa kuin tiheässä taimikossa.

Tiheässä taimikossa oksien ravinteisuus, mitattuna sulavuutta osoittavilla tunnuksilla, oli alhaisempi kuin harvassa taimikossa. Raakaproteiinin ja arginiinin pitoisuudet olivat kuitenkin korkeampia tiheässä kuin harvassa taimikossa, mikä johtui ilmeisesti varjostuksesta. Tiheässä taimikossa ravinnon helppo saatavuus vähentää liikkumiseen kuluvaa aikaa ja saattaa sen tähden lisätä syöntiä.

Vaikka hirven tainta kohti kuluttama biomassa oli suurempi harvassa kuin tiheässä taimikossa, jäljelle jäänyt oksabiomassa oli kuitenkin suurempi harvassa taimikossa. Tämä johtui harvassa kasvaneiden taimien suhteellisen suuresta oksabiomassasta. Hehtaaria kohti laskettuna tiheässä taimikossa oli enemmän latvatuhoilta säästyneitä taimia kuin harvassa taimikossa.

Keywords: moose browsing, feeding behaviour, *Alces alces*, *Pinus sylvestris*, stand density, plant phenology.
FDC 174.7 *Pinus sylvestris* + 451 + 23

Authors' addresses: Risto Heikkilä, Finnish Forest Research Institute, Department of Forest Ecology, Box 18, SF-01301 Vantaa, Finland; Timo Mikkonen, Finnish Forest Research Institute, Muhos Research Station, SF-91500 Muhos, Finland.

ISBN 951-40-1252-6
ISSN 0001-5636

Tampere 1992. Tammer-Paino Oy

Contents

1	INTRODUCTION	4
2	MATERIAL AND METHODS	4
2.1	Field sampling	4
2.2	Estimation of twig biomass	5
2.3	Chemical analyses	5
3	RESULTS	6
3.1	Consumption of twig biomass	6
3.2	Utilization of lateral and side shoots	6
3.3	Chemical analyses	8
3.4	Stem breakages	10
4	DISCUSSION	10
	REFERENCES	12

1 Introduction

Forest management has greatly influenced moose feeding habitat by establishing young stands containing large amounts of suitable browse (Ahlén 1975, Cederlund & Markgren 1987). Scots pine (*Pinus sylvestris*) is highly used by the moose as a winter food because of its high availability (Bergström & Hjeljord 1987). According to Löyttyniemi & Piisilä (1983), Scots pine was the tree species most commonly used by moose in young pine stands in southern Finland. However, for Scots pine the relation of use to availability was about one half that of deciduous tree species. Morow (1976) reported, that 89% of moose winter browse consisted of Scots pine.

The moose is a large generalist herbivore, adapted to using food items that are abundantly available but that have relatively low nutritional value. Consequently, food with a high content of easily digestible material has great value in food intake (Westoby 1974, Belovsky 1981). The nutritional value of browse in terms of quantity as well as quality (chemical content and digestibility) varies between plant species, and with plant phenology and environmental factors (Oldemeyer 1974). There is considerable seasonal variation in the quality of browse available for moose (Oldemeyer et al. 1977, Eastman 1983). The relatively low quality of winter foods emphasizes the importance of diversity for net energy intake. Allocating resources to defensive chemical compounds to reduce the nutritive value for herbivores is the means primarily used by plants adapted to poor growing conditions to affect plant-animal interaction (Coley et al 1985).

An increase in food abundance is suggested to lead to higher selectivity in the feeding behaviour of herbivores (Stenseth 1981). Studies on birch (Vivås & Saether 1987) showed, that an increase in food availability led to increased use of twig biomass and greater selectivity of twigs by moose.

It has been reported that the damage caused by moose to young coniferous trees depends on stand density, and is hence also related to silvicultural thinning (Thompson 1988). Moose often break the main stems of young trees that are of a thickness making them unsuitable for feeding. Stem breakage lowers the economic value of the trees (Heikkilä & Löyttyniemi 1992). The young pine stands that are in poor condition due to e.g. insufficient tree density, are exposed to moose damage (Lääperi & Löyttyniemi 1988, Heikkilä 1990)

From a silvicultural perspective, more information is needed about moose browsing and the characteristics of young pine stands to enable development of management strategies on moose ranges.

The purpose of this study was to obtain information about moose feeding behaviour in young Scots pine stands in relation to tree density. This paper examines the following aspects: 1. The response of moose browsing to quantitative differences in food supply in terms of varying tree density, 2. Moose feeding preferences in relation to the nutritional status of food at low and high tree density, 3. The effect of browsing in the young pine stand with respect to stem damage.

2 Material and methods

2.1 Field sampling

The study area was located at Padasjoki, southern Finland (25°00'–25°30'E, 61°15'–61°30'N). The field work was done in 1989–90. The average moose winter density per forest land area in the municipality was 0.76/km² in 1985–89 and the density on the winter range area was esti-

ated to have exceeded 1.5/km² during several winters (unpublished information from the Game Management Association). We chose a 4 ha stand that had been regenerated naturally, growing on a dry forest site type. The plantation had been thinned in 1984 to stand density classes ranging from 2000 to 10000 trees/ha using ten squares of 0.25 ha (two per class). In addition,

two squares remained unthinned with densities of 12–15000. The density classes used were < 3600, 3601–5600, 5601–7600, 7601–9600 and > 9600 trees/ha. Nine sample plots (50 m² circles) were placed systematically per square at intervals of 12.5 m, for a total of 108 plots.

Moose had used the area unevenly, evidently because of variation in topography and distance of a forest road junction (cf. Repo & Löyttyneimi 1985, Heikkilä 1990). Thus, in order to exclude the effects of other characteristics than tree density, one over-browsed square situated on a hill, as well as one under-used square situated lowest and close to the road junction at the edge of the area, were omitted. Saplings were unevenly distributed on 27 of the sample plots the open, treeless area being more than one quarter of the total area. These plots were omitted in order to avoid the effect of unevenness on food quality and moose feeding behaviour (cf. Rosvall & Friberg 1989, Heikkilä 1990). Most of the latter plots had a relatively high tree density.

Sixty-three sample plots were examined and the number of trees included in the study was 2563. The total number of browsed twigs was counted on each plot for all saplings the height of which was one meter or more. Height (cm) of the saplings was measured. The total number of fecal pellet groups on the plots was counted.

2.2 Estimation of twig biomass

In order to measure twig biomass removed by moose, a subsample of 363 trees was systematically chosen among eight different stand densities. Regression equations calculated for total twig consumption and increasing stand density were compared between the total sample and subsample plots ($y = 1110.9 + 14.6 x$ and $y = 459.6 + 32.1 x$). There was no significant difference between regression coefficients (the analysis of variance, $df = 39$, $F = 1.19$, $p = 0.31$). The diameter of all moose bites were measured separately on lateral tip shoots (the last shoots of main branches) and side shoots of these trees. To avoid the effect of drying of the twig end, the diameter was measured at about 1 cm from the biting point. The number of shoots available per tree for moose was counted over a height range of 50–250 cm.

Biomass consumed was determined using the twig diameter/weight method (Telfer 1969). The dry weight (g) (70 °C for 24 hours) for each bite

diameter class was first calculated using ten randomly chosen twigs from three saplings in each stand density. The number of twigs eaten in each diameter class was then multiplied by the dry weights of the sample twigs. Available twig biomass was calculated by weighing twigs (equal or less than 5 mm) in each density class per one sapling of average height and average number of shoots available.

Stem damage was defined as 'serious' for trees repeatedly broken, or if the breakage was located below the current year leader shoot (cf. Heikkilä & Löyttyneimi 1992). The height (cm) and diameter (mm) of the breakages were measured. All the browsed shoots as well as otherwise broken stems were included when analysing the stem defects.

2.3 Chemical analyses

Chemical analyses were made in order to compare the nutritional status of the trees growing in sparse and dense position. Analyses included compounds related with nutritive value and digestibility. Twig material for chemical analyses was collected from low density (less than 3600 trees/ha) and high density (more than 9600 trees/ha) plots in March. Twenty lateral tip shoots and 40 side shoots were taken from both density classes for analysis from randomly sampled trees (2–3 shoots per tree). The shoots were cut at a height of ca. 1.5 m, corresponding to the typical feeding height of moose.

Crude protein was determined with the Brilliant Blue G method (Bradford 1976). The arginine was determined, because the occurrence of this amino acid, which is an important storage of nitrogen, is related to phenological aspects (Durzan 1970). The arginine concentration was determined accordingly with the method presented by Sakaguchi (1951) and Messineo (1966). The neutral detergent fiber (NDF) and acid detergent fiber (ADF) were determined using the method presented by Van Soest (1963) and Van Soest & Wine (1967).

Acid insoluble lignin (AIL) was determined from the ADF according to Van Soest (1965). The foliar nutrients were determined according to the out lines of Halonen and Tulkki (1981)

The data were statistically analysed using the multiple linear regression analyses, one-way analysis of variance and the Student t-test (BMDP-programs).

3 Results

3.1 Consumption of twig biomass

The average height of the saplings was 282 ± 7 cm, and there was no significant differences in height among the five stand density classes. The number of saplings browsed by moose increased significantly with increasing stand density (Fig. 1 a). On average 87 % (± 1 S.E.) of the trees had been browsed to some extent, showing that moose had frequently visited the plots. The percentage of browsed saplings remained constant irrespective of stand density (Fig. 1 b). The total number of fecal pellet groups averaged 1974/ha (± 90 S.E.) and it increased along with increasing stand density ($n = 63$, $r = 0.37$, $r^2 = 0.13$, $p < 0.01$).

Twig biomass per plot available to moose increased significantly with stand density ($n = 8$, $y = 8598.67 + 0.67 x$, $r^2 = 0.62$, $p < 0.05$). Saplings on the low density plots had more shoots ($n = 8$, $y = 321.46 - 0.02 x$, $r = -0.86$), a larger individual biomass and larger shoots than those on the high density plots (Table 1, Fig. 5). The total number of twigs used by moose increased with stand density, but the number of bites per sapling decreased (Fig. 2 a, b). Moose ingested more dry weight twig biomass when the total available biomass increased. The corresponding decrease in biomass consumption per sapling was relatively steep (Fig. 2 c, d). This is because the moose took larger bites of trees growing in a low-density position (Fig. 3). Consequently, the food intake per sapling increased significantly, as the biomass available per sapling increased (Fig. 4).

The moose browsed a higher proportion of available twigs on plots with greater stand density (Fig. 5 a). The browsed biomass as a percentage of total biomass ($54.8\% \pm 2.2$ S.E.) was not dependent on the amount of biomass available. Consequently, owing to the larger than average biomass per sapling on the sparse plots, the biomass remaining per sapling after browsing was still relatively large (Fig. 5 b).

3.2 Utilization of lateral and side shoots

The average diameter of the bites was 3.8 mm (± 0.025 mm S.E.) for the 363 trees representing

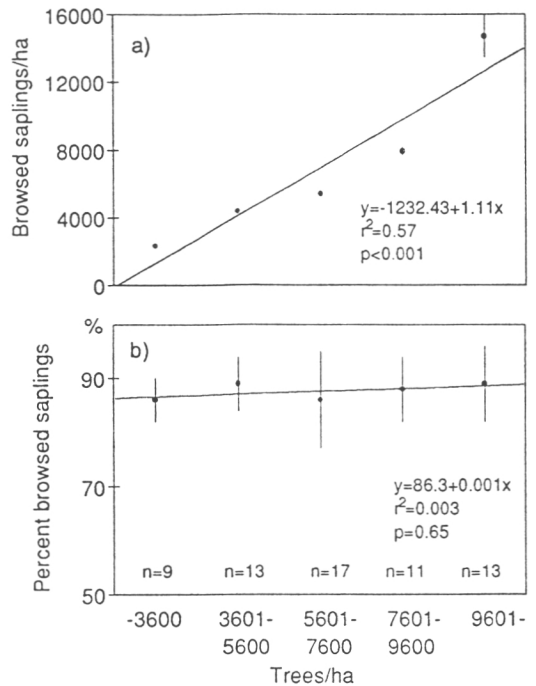


Fig. 1. a) Number of browsed saplings/ha (\pm S.E.) in relation to stand density ($df = 4$, $F = 63.58$, $p < 0.001$), b) percent browsed saplings (\pm S.E.) in relation to stand density ($df = 4$, $F = 0.53$, $p = 0.71$).

Table 1. Size and dry weight of lateral tip shoots collected at 1.5 m height of saplings in sparse (< 3600 trees/ha) and dense (> 9600 trees/ha) stand (t-test).

	Shoot length cm \pm S.E.	Shoot diameter mm \pm S.E.	Shoot axis weight g \pm S.E.
Sparse	21.3 \pm 0.8	5.3 \pm 0.2	0.9 \pm 0.07
Dense	15.0 \pm 0.5	3.7 \pm 0.1	0.4 \pm 0.03
p	< 0.001	< 0.001	< 0.001
n	40	40	40

	Needle length mm \pm S.E.	Needle weight g \pm S.E.	Needle weight /shoot weight
Sparse	40.6 \pm 0.3	2.9 \pm 0.2	3.4 \pm 0.1
Dense	32.7 \pm 0.3	1.4 \pm 0.1	4.1 \pm 0.2
p	< 0.001	< 0.001	< 0.05
n	400	40	40

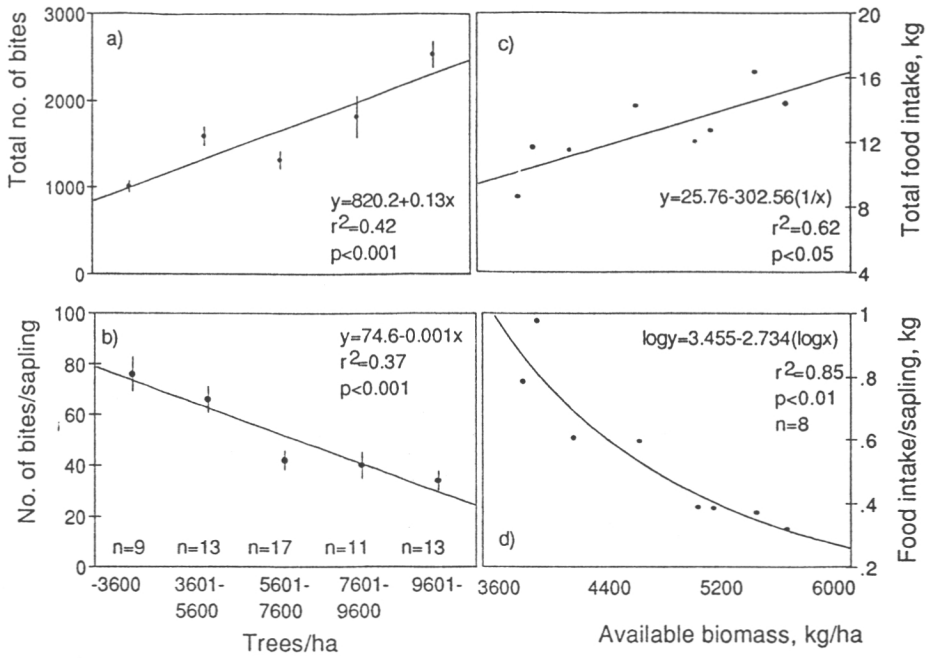


Fig. 2. a) total number of bites (\pm S.E.) in relation to stand density ($df = 4$, $F = 15.69$, $p < 0.001$) b) number of bites/sapling in relation to stand density ($df = 4$, $F = 13.34$, $p < 0.001$), c) food intake as dry weight in relation to total available biomass, measured from a subsample following the regression presented in Fig. 2a, d) food intake as dry weight/sapling in relation to total available biomass.

different stand densities. Bite diameter reduced on denser stands (Fig. 3), where the proportion of bites with a diameter greater than 5 mm was 9.5 %. Thus the moose browsed little on the old parts of the branches.

The diameter of bites on the lateral tip shoots ($5.4 \text{ mm} \pm 0.2 \text{ S.E.}$) was on average greater than the bites on the side shoots ($3.7 \text{ mm} \pm 0.1 \text{ S.E.}$) ($df = 14$, $t = 8.20$, $p < 0.001$). The diameter of bites on the lateral tip shoots averaged $5.9 \text{ mm} \pm 0.2 \text{ S.E.}$ in the low density stand ($< 3600 \text{ trees/ha}$). This did not differ significantly from the base diameter of the lateral tip shoots ($5.3 \text{ mm} \pm 0.2 \text{ S.E.}$, $t = 1.88$, $p = 0.10$). On the contrary, the bite diameter of lateral tips in the dense stand ($4.6 \pm 0.1 \text{ S.E.}$) was significantly thicker than the twig base diameter ($3.7 \pm 0.1 \text{ S.E.}$, $t = 5.06$, $p < 0.001$). Thus the moose utilized more of the older shoots in the dense stand compared to the sparse one.

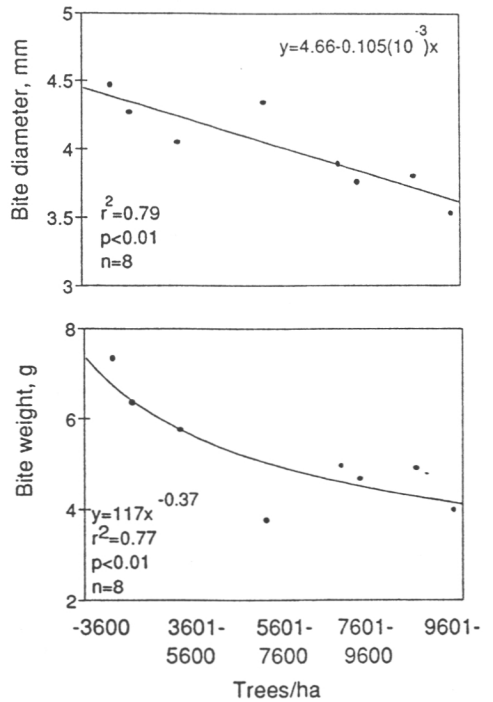


Fig. 3. Diameter and size (dry weight) of moose bites in relation to stand density.

The lateral tip shoots had been browsed more frequently ($43.1\% \pm 1.4$ S.E., $n = 8$) than side shoots ($35.3\% \pm 1.0$ S.E., $n = 8$) ($t = 4.61$, $p < 0.01$). The percentage of shoots used of shoots available was significantly greater for lateral tips (1.2 ± 0.1 S.E.), compared to side shoots (0.9 ± 0.02 S.E.) ($t = 4.18$, $p < 0.01$, $n = 8$), suggesting a preference for the former.

The number of available shoots/plot (6588 ± 689 S.E., $n = 8$, $r^2 = 0.87$, $p < 0.001$), as well as the proportion of lateral tips ($14\% \pm 1$ S.E., $n = 8$, $r^2 = 0.73$, $p < 0.01$), increased with stand density. Thus the possibility of lateral tips being browsed was relatively high in the dense stand compared with the sparse one. The proportion of browsed lateral tips out of the total number of used twigs increased consistently with stand density ($17\% \pm 1$ S.E., $n = 8$, $r^2 = 0.54$, $p < 0.01$). However, the ratio percentage lateral tips eaten/percentage available decreased slightly ($n = 8$, $r^2 = 0.59$, $p < 0.05$), indicating no increased preference for lateral tip shoots with increased stand density.

Lateral tip shoots on the least dense stand were larger than those on the densest stand (Table 1). The relationship between the needle weight and shoot axis weight was significantly higher in dense stand than in sparse stand. This indicates that a higher proportion of the food ingested by the moose consisted of needle biomass in the dense stand compared to the low density stand.

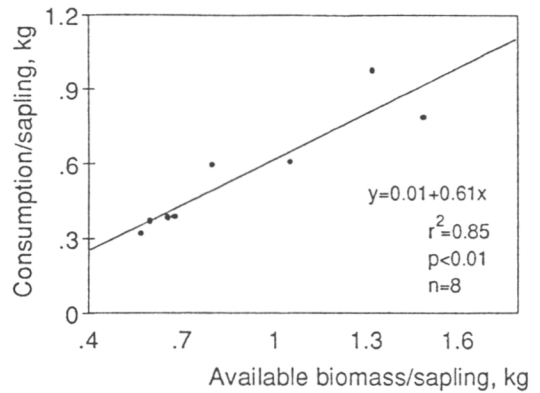


Fig. 4. Food intake as dry weight/sapling by moose in relation to biomass available/sapling.

3.3 Chemical analyses

The differences in the chemical composition of the lateral tip shoots were smaller than those of the side shoots (Table 2). The phosphorus and potassium content of shoots in the sparse stand were higher, and the sodium content higher in the dense stand. The lateral tip shoots in the dense stand contained more crude protein than those in the sparse stand. The arginine contents were significantly higher in both the lateral tips and side shoots in the dense stand. When comparing all shoots, also the contents of crude

Table 2. Chemical content (% dry weight) of lateral tip ($n = 20$) and side twig ($n = 40$) shoots collected from sparse (< 3600 trees/ha) and dense (> 9600 trees/ha) stands.

	Lateral tip shoots		Significance (t-test)		Side twig shoots		Significance (t-test)	
	Sparse	Dense	t	p	Sparse	Dense	t	p
	%				%			
Ash	2.0	1.9	2.06	NS	1.7	1.6	1.02	NS
Dry matter (%105°)	94.0	94.0	0.59	NS	95.8	94.6	6.01	0.000
P	0.16	0.14	3.46	0.002	0.14	0.11	4.97	0.000
K	0.52	0.46	2.92	0.006	0.52	0.40	6.22	0.000
Ca	0.11	0.11	0.68	NS	0.10	0.09	2.53	NS
Na	0.0013	0.0014	-2.15	0.04	0.0017	0.0015	0.99	NS
Crude protein	4.3	5.3	-3.86	0.001	4.8	5.0	1.39	NS
Arginine	0.26	0.42	-3.42	0.002	0.34	0.48	-5.79	0.000
Fibre NDF	55.0	57.5	-2.56	NS	56.5	56.6	-0.08	NS
Fibre ADF	41.1	42.6	-1.86	NS	43.7	45.0	-2.48	0.01
Lignin	15.5	16.4	-1.71	NS	17.0	18.5	-3.00	0.004

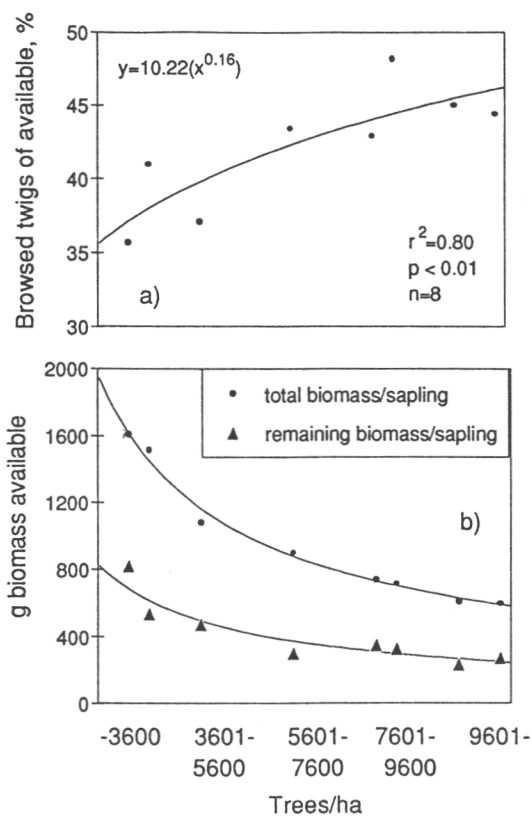


Fig. 5. a) proportion available browsed twigs of in relation to stand density, b) total biomass available per sapling ($n = 8$, $y = 632411.06 \cdot x^{-0.76}$, $r^2 = 0.85$) and biomass left after moose browsing ($n = 8$, $y = 254917.53 \cdot x^{-0.75}$, $r^2 = 0.73$) in relation to stand density.

protein ($n = 60$, $df = 118$, $t = 3.42$, $p < 0.001$), ADF fiber ($n = 60$, $df = 118$, $t = 2.81$, $p < 0.01$) and lignin ($n = 60$, $df = 118$, $t = 3.11$, $p < 0.01$) were highest in the dense stand.

Several chemical components of side shoots from the sparse stand differed significantly from those in the dense stand. The acid detergent fiber and lignin contents of the side shoots in the dense stand were higher. The crude protein contents were the same, but the phosphorus and potassium contents of the low density class were higher.

The lateral tip shoots of the sparse stand contained less fiber (ADF) than the side shoots ($df = 58$, $t = 3.94$, $p < 0.001$), and also less lignin (df

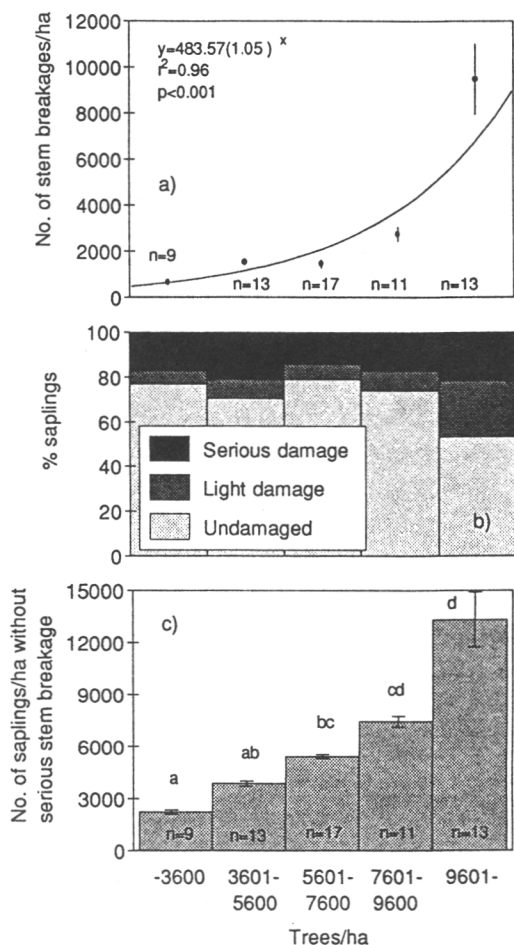


Fig. 6. a) number of stem breakages (\pm S.E.) caused by moose in relation to stand density, b) proportion of different damage classes, c) number of trees/ha (\pm S.E.) without serious stem breakage in relation to stand density. Different letters = significant difference ($df = 4$, Kruskal-Vallis $Z = 2.81$, $p < 0.05$).

$= 58$, $t = 2.56$, $p < 0.05$) (Table 2). Corresponding differences for fiber ($df = 58$, $t = 3.44$, $p < 0.01$) and lignin ($df = 58$, $t = 3.73$, $p < 0.001$) in the dense stand were also significant.

The ratio (K · Ca)/Mg was greater for the lateral tip shoots in the sparse stand (16.1 ± 1.1 S.E.) than for those in the dense one (13.2 ± 0.7 S.E.) ($df = 38$, $t = 2.27$, $p < 0.05$) and also greater for the side twigs in the sparse stand (14.5 ± 0.7 S.E. and 11.5 ± 0.5 S.E.) ($df = 78$, $t = 3.42$, $p < 0.01$). No difference was found in the Ca/P ratio between either the sparse and dense stand, or between the lateral and side shoots.

3.4 Stem breakages

Main stem breakage occurred commonly, and on average 35 % of the saplings had been broken at least once by moose. The number of stem breakages/ha increased significantly with stand density (Fig. 6 a). The trees broken repeatedly or those broken at the points older than current leader shoot, and thus regarded as seriously damaged, were in equal proportions in different stand density classes (Fig. 6 b). Thus the number of saplings with no serious stem damage increased with stand density (Fig. 6 c).

The average height of the broken trees (190 cm \pm 2 S.E., n = 886) was significantly smaller

than that of unaffected trees (257 cm \pm 2 S.E., n = 1677)(df = 2561, t = -20.20, p < 0.001). The height of the trees broken only once (29 % of total) was 191 cm (\pm 2 S.E., n = 745) and the height of those broken twice (5 % of total) was 183 cm (\pm 4 S.E., n = 137). Trees were broken three times in only four cases and they were incapable of further development.

The average thickness at the point of stem breakage was 11 mm (\pm 3 S.E., n = 885). The thickness of the breakage point on current leader shoots was 7 mm (\pm 0.1 S.E., n = 323) and that for one-year old main stem shoots 16 mm (\pm 0.4 S.E., n = 87). The thickest breakage point was 45 mm.

4 Discussion

Feeding behaviour. According to Belovsky (1978) moose can be characterized as energy maximizers rather than as time minimizers with foraging being predictable in a quantitative manner. Thus the quantity of readily available food is the primary influence on choice of food intake, provided that the constraints set by limitations in quality are low enough.

In the present study, the increase in food availability in terms of stand density (biomass) led to an increased food intake. This foraging pattern, implying that patches with high food availability are intensively browsed, suggests that moose used the available food resource in a manner which shortens the search time. In addition, the possibility that moose ingested large bites resulted in declined harvest rate, but in increased dry matter intake rate (Risenhoover 1987). An increase in tree biomass resulted in increased handling time per tree, and the amount of food consumed became relatively large along with greater available biomass (Åström et al. 1990). Increased bite rate of black-tailed deer, as a result of high bite density, led to reduced proportion of rumen processing time and thus intake rate declined (Spalinger et al. 1988).

According to Vivås & Saether (1987), moose select browse primarily for quality when feeding on saplings of the same size in a dense position, compared to in a sparse position. Assessing bite diameter is of importance, because an increase in the bite diameter leads to lower digestibility of food (Hjeljord et al. 1982). Se-

lective browsing in relation to food availability leads to decreasing diet handling time in rumen processing (Spalinger et al. 1986).

In the present study, a decrease in bite diameter along with increasing stand density did not indicate improved food quality, because saplings growing in a dense position had relatively small twigs. Owing to high fiber and lignin content of twigs and the location of the bite-off points on older parts of branches, food ingested on the densest plots was of relatively low quality with respect to digestibility (Hjeljord et al. 1982, Renecker & Hudson 1985, Hoffmann 1989). Our results did not support the concept of more selective feeding behaviour by moose with an increase in young stand density.

Thompson et al (1990) reported that moose showed a high preference for thinned stands of *Abies balsamea* over the unthinned ones. Their thinned stands had larger twigs of significantly better quality than in dense stands, based on relatively good digestibility and high nutrient content. The stand density was substantially higher (three times those in the present study) in their unthinned stand.

Shading has a strong effect on the metabolism of soluble nitrogen especially in shade intolerant pine (*Pinus ponderosa*) compared to white spruce (*Picea glauca*) (Durzan (1970). For instance, shading results in the accumulation of amino acids, especially arginine, which is known to be a storage compound of nitrogen. The amount of arginine varies seasonally, and the

highest concentration occurs during winter (Lähdesmäki & Pietiläinen 1988). Nitrogen content has been reported to be at high level consistently with high protein and arginine concentration (Pietilä et al. 1991, Pietiläinen et al. 1991). The importance of these changes for feeding behaviour and digestion, (e.g. possible benefits for the nitrogen metabolism of moose due to the increased amino acid/protein ratio) are not well known.

Crude protein content (Schwartz et al. 1987), was highest in the shoots of trees in our most dense stand. We believe that this resulted from the shading effect, which has been reported to increase not only crude protein, but also the fiber and lignin contents of plants (Blair et al. 1983). Thus, digestibility of the food in shade was reduced, making it more difficult for moose to derive benefit from the high protein content. The larger (K · Ca)/Mg ratio of the sparse stand indicates a possibility for higher Ca intake (cf. Lindlöf et al. 1978). Nitrogen fertilization, but not shading, is reported to increase the use by moose of young pines (Edenius 1992).

Plant secondary compounds, such as resins, influence optimal food choice (Freeland & Janzen 1974, Bryant et al. 1983, Coley et al. 1985). According to Löyttyniemi & Hiltunen (1978) and Haukioja et al. (1983) no marked differences in secondary compounds are to be expected within Scots pines of the same origin. Thompson et al. (1990) did not find correlation between some secondary compounds and moose browsing intensity, when comparing different stand densities. Pinifolic acid has been reported to correlate negatively with moose browsing intensity (Danell & Yazdani 1990). The concentration of pinifolic acid is higher in sun needles than in shade needles (Gref & Tenow 1987). Relatively high biomass consumption by moose in the dense stand possibly reflects a lowered carbon-based defense as a result of low light intensity (Bryant et al. 1983).

Our results suggested that the nutritive value of the Scots pines is low. The content of crude protein was lower than a reported minimum dietary value for moose (Schwartz et al. 1987), and also lower than those reported for pine in other studies (Löyttyniemi 1981, Salonen 1982). The values for P, K, Ca, and especially Na were also lower than required for ruminants (Van Soest 1982). The forest site types in the experimental area were slightly less fertile than average. Moose using a low quality diet should increase their intake as we observed in our study

(Schwartz et al. 1988), compared to moose in good condition using a high quality diet. This implies that the browsing pressure per tree is relatively small in moose winter ranges with a high food supply of sufficient quality.

The relatively intensive use of lateral tip shoots probably reflects their higher quality compared to side shoots. However, their large size as well as position on the branches may also influence use (Danell et al. 1985). In the sparse stand lateral shoots were prominently available, which obviously affected the feeding rate. Löyttyniemi (1985) suggested that large needle size, rather than chemical composition, explained rebrowsing of Scots pine. In addition, Niemelä & Danell (1988) have reported moose derive benefit by collecting more biomass if they choose large shoots. The effects of quantitative and qualitative aspects on food choice are difficult to distinguish (Owen-Smith & Novellie 1982). In our study, preference for lateral tip shoots was not correlated with stand density.

Effect of browsing. The amount of browsing per sapling, calculated in terms of number of twigs removed, as well as biomass taken, was highest on the low-density plots. However, owing to the large biomass of saplings on sparse plots, the browsing pressure per sapling (percent biomass removed) did not cause a significant depletion of twig biomass (cf. Danell & al. 1992). On the contrary, the recovery capacity was best for trees growing in a less dense position. This result agreed with evidence presented by Lundberg & Danell (1990), who suggested that moose showed a decelerated functional response to both increasing tree density and total available biomass.

According to Danell et al. (1991), the pines growing on low productive soil suffer more of browsing due to the relatively large number of moose bites. The biomass consumed, however, is the largest on well-grown pines, which are relatively rich in mineral nutrients as well as easily digestible. The results of our study emphasize the effect of tree density on biomass availability. Owing to the small difference in the percentage of biomass removed per tree, a dense stand is suggested to be relatively resistant against browsing. According to Edenius et al. (1992) densely-grown pines compensate more intensively than open-grown pines for lost biomass.

Thompson (1988) reported stem breakage in high density stands to be significantly less than in low density stands. Compensative height

growth after stem breakage is considerable in the young pines broken at current leader or second main stem shoot (Heikkilä & Löyttyniemi (1992). Our results for stem breakage supported

those obtained in a young Scots pine stand with an admixture of deciduous trees (Heikkilä 1991), suggesting that a dense stand is relatively resistant against moose damage.

References

- Ahlén, I. 1975. Winter habitats of moose and deer in relation to land use in Scandinavia. *Viltrevy* 9(3): 1–192.
- Belovsky, G.E. 1978. Diet optimization in a generalist herbivore: the moose. *Theoretical Population Biology* 14: 105–134.
- 1981. Food plant selection by a generalist herbivore: the moose. *Ecology* 62: 1020–1030.
- Bergström, R. & Hjeljord, O. 1987. Moose and vegetation interactions in Northwestern Europe and Poland. *Swedish Wildlife Research, Supplement 1*: 213–228.
- Blair, R.M., Alcaniz, R. & Harrell, A. 1983. Shade intensity influences the nutrient quality and digestibility of southern deer browse leaves. *Journal of Range Management* 36(2): 257–264.
- Bradford, M.M. 1976. A rapid and sensitive method for the quantification of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytical Biochemistry* 72: 248–254.
- Bryant, J.P. & Chapin, III, F.S. & Klein, D.R. 1983. Carbon/nutrient balance of boreal plants in relation to vertebrate herbivory. *Oikos* 40: 357–368.
- Cederlund, G. & Markgren, G. 1987. The development of the Swedish moose population, 1970–83. *Swedish Wildlife Research, Supplement 1*: 55–61.
- Coley, P.D., Bryant, J.P. & Chapin, III, F.S. 1985. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science* 230: 895–899.
- Danell, K., Gref, R. & Yazdani, R. 1990. Effects of mono- and diterpenes in Scots pine needles on moose browsing. *Scandinavian Journal of Forest Research* 5: 535–539.
- , Huss-Danell, K. & Bergström, R. 1985. Interactions between browsing moose and two species of birch in Sweden. *Ecology* 66(6): 1867–1878.
- , Niemelä, P., Varvikko, T. & Vuorisalo, T. 1991. Moose browsing on Scots pine along a gradient of plant productivity. *Ecology* 72(5): 1624–1633.
- Durzan, D.J. 1970. Free amino acids as affected by light intensity and the relation of responses to the shade tolerance of white spruce and shade intolerance of jack pine. *Canadian Journal of Forest Research* 1(3): 131–140.
- Eastman, D.S. 1983. Seasonal changes in crude protein and lignin of ten common forage species of moose in north-central British Columbia. *Alces* 19: 36–70.
- Edenius, L. 1992. Browsing by moose on Scots pine in relation to plant resource availability. *Swedish University of Agricultural Sciences, Rapport 22(III)*. 27 p.
- , Danell, K. & Bergström, R. 1992. Impact of herbivory and competition on compensatory growth in woody plants: winter browsing by moose on Scots pine. *Swedish University of Agricultural Sciences, Rapport 22(IV)*. 21 p.
- Freeland, W.J. & Janzen, D.H. 1974. Strategies in herbivory by mammals: the role of plant secondary compounds. *The American Naturalist* 108: 269–289.
- Gref, R. & Tenow, O. 1987. Resin acid variation in sun and shade needles of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). *Canadian Journal of Forest Research* 17: 346–349.
- Halls, L.K. & Epps, Jr., E.A. 1969. Browse quality influenced by tree overstory in the south. *Journal of Wildlife Management* 33(4): 1028–1031.
- Halonen, O. & Tulkki, H. 1981. Ravinneanalyysin työohjeet. *Communications Instituti Forestalis Fenniae* 36: 1–23.
- Haukioja, E., Huopalahti, R., Kotiaho, J. & Nygrén, K. 1983. The kinds of pine preferred by moose. *Suomen Riista* 30: 22–27.
- Heikkilä, R. 1990. The effect of plantation characteristics on moose browsing in Scots pine. *Silva Fennica* 24(4): 341–351.
- 1991. Moose browsing in Scots pine plantation mixed with deciduous tree species. *Acta Forestalia Fennica* 224. 13 p.
- & Löyttyniemi, K. 1992. Growth response of young Scots pines to artificial shoot breaking simulating moose damage. *Silva Fennica* 26(1): 19–26.
- Hjeljord, O. & Sundstoel, E. & Haagenrud, H. 1982. The nutritional value of browse to moose. *Journal of Wildlife Management* 46(2): 333–343.
- Hofmann, R.R. 1989. Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: a comparative view of their digestive system. *Oecologia* 78: 443–457.
- Kubota, J., Rieger, S. & Lazar, V.A. 1970. Mineral composition of herbage browsed by moose in Alaska. *Journal of Wildlife Management* 34(3): 565–569.
- Lindlöf, B., Pehrson, Å. & Johansson, A. 1978. Summer food preference by penned mountain hares in relation to nutrient contents. *Journal of Wildlife Management* 42: 928–932.
- Lundberg, P. & Danell, K. 1990. Functional response of browsers: tree exploitation by moose. *Oikos* 58: 378–384.
- Lähdesmäki, P. & Pietiläinen, P. 1988. Seasonal variation in the nitrogen metabolism of young Scots pine. *Silva Fennica* 22(3): 233–240.

- Lääperi, A. & Löyttyniemi, K. 1988. Hirvituhot vuosina 1973–1982 perustetuissa männyn viljelytaimikoissa Uudenmaan-Hämeen metsälautakunnan alueella. Summary: Moose (*Alces alces*) damage in pine plantations established during 1973–1982 in the Uusimaa-Häme Forestry Board District. *Folia Forestalia* 719: 13 p.
- Löyttyniemi, K. 1981. Typpilannoituksen ja neulasten ravinnepitoisuuden vaikutus hirven mäntyraivon valintaan. Summary: Nitrogen fertilization and nutrient contents in Scots pine in relation to the browsing preference by moose (*Alces alces*). *Folia Forestalia* 487: 14 p.
- 1985. On repeated browsing of Scots pine saplings by moose (*Alces alces*). *Silva Fennica* 19(4): 387–391.
- & Hiltunen, R. 1978. Monoterpenes in Scots pine in relation to browsing preference by moose (*Alces alces* L.). *Silva Fennica* 12(2): 85–87.
- & Piisilä, N. 1983. Moose (*Alces alces*) damage in young pine plantations in the Forestry Board District Uusimaa-Häme. Summary: Moose (*Alces alces*) damage in young pine plantations in the Forestry Board District Uusimaa-Häme. *Folia Forestalia* 553: 23 p.
- Messineo, L. 1966. Modification of the Sakagushi reaction: spectrophotometric determination of arginine in proteins without previous hydrolysis. *Archives of Biochemistry and Biophysics* 117: 534–540.
- Monthly report of the Finnish Meteorological Institute 1985–88.
- Morow, K. 1976. Food habits of moose from Augustow Forest. *Acta Theriologica* 21(5): 101–116.
- Niemelä, P. & Danell, K. 1988. Comparison of moose browsing on Scots pine (*Pinus sylvestris*) and lodgepole pine (*Pinus contorta*). *Journal of Applied Ecology* 25: 761–775.
- Oldemeyer, J.L. 1974. Nutritive value of moose forage. *Le Naturaliste Canadien* 101: 217–226.
- , Franzmann, A.W., Brundage, A.L., Armeson, P.D. & Flynn, A. 1977. Browse quality and the Kenai moose population. *Journal of Wildlife Management* 41(3): 533–542.
- Owen-Smith, N. & Novellie, P. 1982. What should a clever ungulate eat? *The American Naturalist* 119(2): 151–178.
- Pietilä, M., Lähdesmäki, P., Pietiläinen, P., Ferm, A., Hytönen, J. & Pätilä, A. 1991. High nitrogen deposition causes changes in amino acid concentrations and protein spectra in needles of the Scots pine (*Pinus sylvestris*). *Environmental Pollution* 72: 103–115.
- Pietiläinen, P., Lähdesmäki, P., Moilanen, M. & Paavilainen, E. 1991. Free and total arginine concentrations of Scots pine needles as indicators of the nitrogen status of soil and tree. Submitted to *Scandinavian Journal of Forest Research*.
- Renecker, L.A. & Hudson, R.J. 1968. Seasonal quality of forages used by moose in the aspen-dominated boreal forest, central Alberta. *Holarctic Ecology* 11: 111–118.
- & Hudson, R.J. 1985. Estimation of dry matter intake of free-ranging moose. *Journal of Wildlife Management* 49(3): 785–792.
- Repo, S. & Löyttyniemi, K. 1985. Lähiympäristön vaikutus männyn viljelytaimikon hirvivahinkoalttiuteen. Summary: The effect of immediate environment on moose (*Alces alces*) damage in young Scots pine plantations. *Folia Forestalia* 626: 14 p.
- Risenhoover, K.L. 1987. Winter foraging strategies of moose and boreal forest habitats. Ph.D. Thesis. Michigan Technological University. 108 p.
- Rosvall, O. & Friberg, G. 1988/89. Contortatall och älgskador. Institutet för skogsförbättring. Skogsträdsförädlingsinformation 1988/89 Nr 4: 1–4.
- Sakagushi, S. 1951. A note on the colorimetric determination of arginine. *Journal of Biochemistry* 38: 91–94.
- Salonen, J. 1982. Nutritional value of moose winter browsing plants. In Finnish with English summary. *Suomen Riista* 29: 40–45.
- Schwartz, C.C., Regelin, W.L. & Franzmann, A.W. 1987. Protein digestion in moose. *Journal of Wildlife Management* 51(2): 352–357.
- , Hubbert, M.E. & Franzmann, A.W. 1988. Energy requirements of adult moose for winter maintenance. *Journal of Wildlife Management* 52(1): 26–33.
- Spalinger, D.E., Robbins, C.T. & Hanley, T.A. 1986. The assessment of handling time in ruminants: the effect of plant chemical and physical structure on the rate of breakdown of plant particles in the rumen of mule deer and elk. *Canadian Journal of Zoology* 64: 312–321.
- , Hanley, T.A. & Robbins, C.T. 1988. Analysis of the functional response in foraging in the Sitka black-tailed deer. *Ecology* 69(4): 1166–1175.
- Stenseth, N-E. 1981. Optimal food selection: some further considerations with special reference to the grazer-hunter distinction. *The American Naturalist* 117: 457–475.
- Telfer, E.S. 1969. Twig weight-diameter relationships for browse species. *Journal of Wildlife Management* 33(4): 917–921.
- & Cairns, A. 1978. Stem breakage by moose. *Journal of Wildlife Management* 42(3): 639–643.
- Thompson, I.D. 1988. Moose damage to pre-commercially thinned balsam fir stands in Newfoundland. *Alces* 24: 56–61.
- Thompson, I.D., McQueen, R.E., Reichardt, P.B., Trenholm, D.G. & Curran, W.J. 1990. Factors influencing choice of balsam fir twigs from thinned and unthinned stands by moose. *Oecologia* 81: 506–509.
- Van Soest, P.J. 1963. Use of detergents in the analysis of fibrous feeds. II. A rapid method for the determination of fiber and lignin. *Journal of the Association of Official Analytical Chemistry* 46: 829–835.
- 1965. Use of detergents in the analysis of fibrous feeds. III. Study of the effects of heating and drying on yield of fiber and lignin in forages. *Journal of the Association of Official Analytical Chemistry* 48: 785–790.
- & Wine, R.H. 1967. Use of detergents in the analysis of fibrous feeds. IV. Determination of plant cell-wall constituents. *Journal of the Association of Official Analytical Chemistry* 50(1): 50–55.
- 1982. Nutritional ecology of the ruminant. 373 p.
- Vivås, H.J. & Saether, B-E. 1987. Interactions between a generalist herbivore, the moose *Alces alces*, and its

- food resources: an experimental study of winter foraging behaviour in relation to browse availability. *Journal of Animal Ecology* 56: 509–520.
- , Saether, B-E. & Andersen, R. 1991. Optimal twig-size selection of a generalist herbivore, the moose *Alces alces*: implications for plant-herbivore interactions. *Journal of Animal Ecology* 60: 395–408.
- Westoby, M. 1974. An analysis of diet selection by large generalist herbivores. *The American Naturalist* 108: 290–304.
- Åström, M., Lundberg, P. & Danell, K. 1990. Partial prey consumption by browsers: trees as patches. *Journal of Animal Ecology* 59: 287–300.

Total of 68 references

Growth response of young Scots pines to artificial shoot breaking simulating moose damage

Risto Heikkilä & Kari Löyttyniemi

TIIVISTELMÄ: HIRVIVIOITUSTA JÄLJITTELEVÄN VERSON KATKAISUN VAIKUTUS NUOREN MÄNNYN KEHITYKSEEN

Heikkilä, R. & Löyttyniemi, K. 1992. Growth response of young Scots pines to artificial shoot breaking simulating moose damage. Tiivistelmä: Hirtvivioitusta jäljittelevän version katkaisun vaikutus nuoren männyn kehitykseen. *Silva Fennica* 26(1): 19–26.

The main stem of young pine (*Pinus sylvestris*) trees was cut off halfway along the current leading shoot and the two previous years' leading shoots. Trees of the same size were chosen as controls before treatments. The experiment was inspected ten years after artificial stem breakage. Removing the current leading shoot and the second shoot did not essentially affect the height and diameter growth of the trees. Removal down to the third shoot reduced the height as well as diameter growth. The average loss in growth was equivalent to less than one year's growth. When the stem was cut off at the second or third shoot, stem crookedness and the presence of knots resulted in stem defects that will subsequently reduce the sawtimber quality. A high proportion of the stem defects will obviously still be visible at the first thinning cutting. Removing injured trees as pulpwood and pruning the remained parts of cut stems evidently improves the quality of pine stand with moose damage.

Männynntaimien (*Pinus sylvestris*) pääranka katkaistiin latvakasvaimen ja kahden edellisen vuoden kasvaimen keskeltä. Samanpituiset taimet valittiin vertailupuiksi ennen katkaisua. Koe tarkastettiin 10 vuoden kuluttua. Latvakasvaimen ja sitä 1 vuotta vanhemman kasvaimen katkaisu ei olennaisesti vaikuttanut pituus- eikä läpimitan kasvuun. Kahden vuoden ikäisen päärankan kasvaimen katkaisu vähensi sekä pituus- että läpimitan kasvua. Keskimääräinen kasvutappio oli vähemmän kuin yhden vuoden kasvu. Latvakasvaimen alapuolelta katkenneiden taimien mutkaisuuden ja haitallisten oksien arvioitiin alentavan sahatavaran laatua. Suuri osa vioista oli jäämässä rungon sisäisiksi. Sisäiset viat johtavat rungon sisäosasta saatavan sahatavaran laadun alenemiseen. Runkovikoja voidaan vähentää kärsimällä katkenneiden päärankojen tyngät sekä poistamalla ne huonolaatuiset puut, joissa vielä ensiharvennusvaiheessa näkyy vikoja.

Keywords: *Pinus sylvestris*, stems, breakage, *Alces alces*, damage, growth, timbers, quality.
FDC 181.4 + 451

Authors' address: The Finnish Forest Research Institute, P.O.Box 18, SF-01301 Vantaa, Finland.

Accepted March 25, 1992

1 Introduction

Moose (*Alces alces*) often break the main stems of young pine (*Pinus sylvestris*) trees while feeding in young stands. The proportion of main stem breakage out of the total number of trees browsed has been reported to be about 50 % (Löyttyniemi and Piisilä 1983, Peltonen 1986). The damage caused to the main stem later on leads to defects in timber quality, the severity of which depends on the location of the breakage point (Kangas 1937, 1949, 1962, 1963, Löyttyniemi 1983). Various types of quality defect reduce the technical properties of the stem, and the sawtimber that is eventually obtained (Uus-

vaara 1974, 1981, Kärkkäinen and Uusvaara 1982).

Evaluation of main stem damage is needed when decisions are made about whether to continue growing young stands seriously damaged by moose. It is especially important to know whether cutting off the main stem causes a permanent reduction in the quality of the stem. In the present study, the development of the trees with stem damage is investigated according to measurements made ten years after artificial stem breakage.

2 Material and methods

In 1977 an experiment was started in five young pine stands in order to study the effect of main stem cutting, performed at different heights, on the future development of the trees. The five stands located at Parkano (62°00'–62°15'N, 22°30'–23°00'E) and Muhos (64°45'N–65°00'N, 26°00'–26°30'E) were examined in 1987.

In 1977, moose damage was simulated by cutting off the main stem of altogether 240 young trees at three different heights, halfway along three consecutive years' annual shoots (top shoot, second shoot and third shoot). An equal-sized tree growing nearby was chosen as control for each damaged tree before treatments. The average height of the trees was 1.5–2 m, which conforms with the normal height browsed by the moose (Tables 1 and 2). Artificial breakage was done in late winter and in late autumn and the cut stem was removed from the main stem.

The forest site types of medium and low fertility were typical for Scots pine (Kujala 1979). The plantations had been established by sowing or by natural regeneration. As sub-dry site of mineral soil, *Vaccinium* site type represent better soil fertility than pine peat-moore type and as dry site, *Calluna* site type is relatively poor in fertility. Excluding the stands at Muhos, the experimental trees had also been examined five years after artificial breakage (Löyttyniemi 1983).

The height (cm), stem diameter (mm) at the cutting point and the diameter of the thickest

side branch (mm) on the whorl below the cut were measured in 1987. The severity of the crookedness caused by cutting was determined according to three degrees of intensity (Löyttyniemi 1983). In the first class crookedness was noticeable but partly recovered. The second class consisted of trees with moderate crookedness, where the inner side of the stem

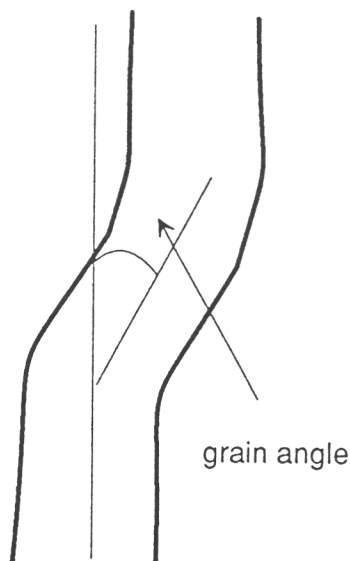


Fig. 1. Grain angle caused by crookedness.

Table 1. Site and tree characteristics in experimental stands at the start of the experiment.

Locality and site type	Trees at the start of the experiment			
	No. of trees (controls)	Age, years	Height, cm $\bar{x} \pm S.E.$	D.B.H., mm $\bar{x} \pm S.E.$
Parkano I <i>Calluna</i> site type Density 2240/ha	60(60)	24	200 \pm 2	19 \pm 0.5
Parkano II <i>Vaccinium</i> site type (paludified) Density 3280/ha	60(60)	13	181 \pm 2	15 \pm 0.4
Muhos I <i>Vaccinium</i> site type Density 2240/ha	74(74)	12	152 \pm 3	12 \pm 0.3
Muhos II Pine peat-moor with many undershrubs Density 2280/ha	46(46)	15	157 \pm 4	11 \pm 0.4
Muhos III <i>Vaccinium</i> site type Density 2560/ha	30(30)	14	172 \pm 3	12 \pm 0.4

did not, however, exceed the longitudinal axis of the stem at the crooked point. Severe crookedness (class 3) was where the inner side exceeded the longitudinal axis of the stem. Branching was considered to be strong when the diameter of the thickest side branch below the cutting point was over 50 % of that of the new main stem.

The grain deviation due to the crookedness is one of the growth related defects in wood (Panshin and de Zeeuw 1980). The grain angle, measured as the deviation of the grain direction from the main axis, is considered to lower the quality of saw timber (Vientisahatavaran lajitteluhjeet 1979). Fifteen trees were chosen systematically (every fifth tree) from one stand at Muhos in order to study the grain angle in the crooked part of the main stem. The grain angle was measured as the deviation from the main axis at the point of the most crooked part of the stem (Fig. 1).

Side branches only were cut off in one stand (Muhos III) as follows: 1) All side shoots on the

Table 2. Initial diameter of the stem at cutting points.

Locality	Position of cut		
	Top shoot	Second shoot	Third shoot
	Diameter, mm		
	$\bar{x} \pm S.E.$	$\bar{x} \pm S.E.$	$\bar{x} \pm S.E.$
Parkano I	8 \pm 0.3	11 \pm 0.5	12 \pm 0.6
Parkano II	8 \pm 0.2	12 \pm 0.6	13 \pm 0.7
Muhos I	7 \pm 0.2	10 \pm 0.4	11 \pm 0.5
Muhos II	6 \pm 0.3	9 \pm 0.5	10 \pm 0.6

most recent branch whorl, 2) in addition, the one-year-old branch whorl was removed, excluding one branch, where only one one-year-old side shoot was cut off, 3) in addition to treatment 1, the one-year-old branch whorl was removed. Statistical analyses were made using the Student t-test.

3 Results

3.1 Tree development

Height. Cutting off the main stem at the midpoint of the current leader shoot had no statistically significant effect on height growth (Fig. 2). None of the cutting treatments caused sig-

nificant differences in height growth in Parkano I and Muhos II stands. Trees cut off at the midpoint of the second shoot were significantly shorter (on average 0.5 m) than the control trees in one stand (Muhos I). Trees cut off at the third shoot were 1.0 m shorter in Parkano II and 0.8 m in Muhos I than the control trees. The height loss as percentage of the height of undamaged trees averaged -5.8% for top shoot, -3.9% for second shoot and -13.3% for third shoot cuttings, only the last proportion being significant ($df = 78$, $p > 0.05$). The average loss in height

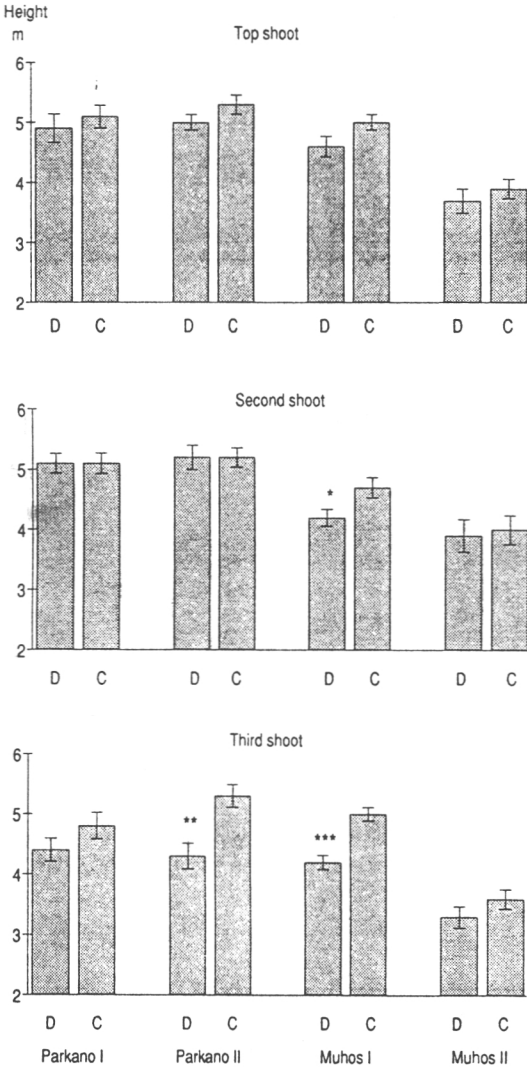


Fig. 2. Height (\pm S.E.) of the damaged and control trees 10 years after damage. D = damaged trees ($n = 240$), C = control trees ($n = 240$). T-test significance: * = $p > 0.05$, ** = $p > 0.01$, *** = $p > 0.001$.

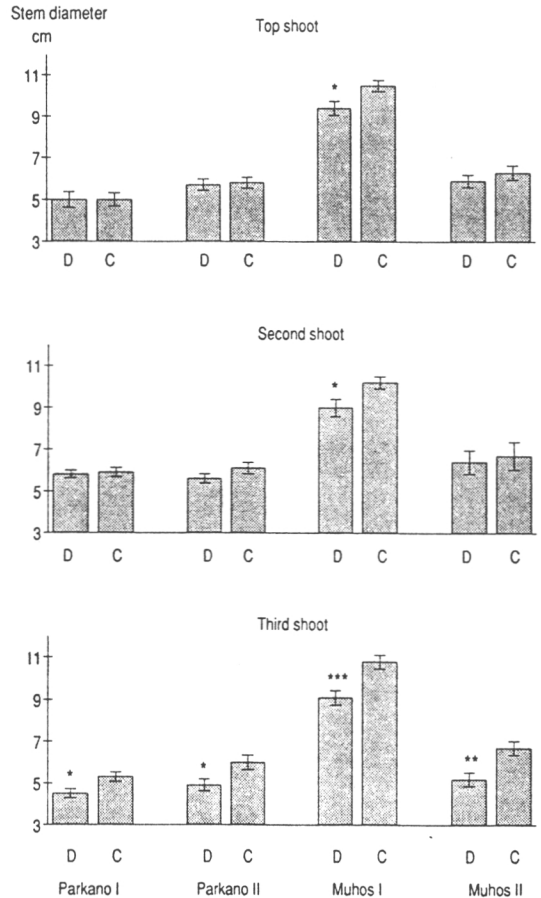


Fig. 3. Stem diameter of the damaged and control trees 10 years after damage. See further explanation in Fig. 2.

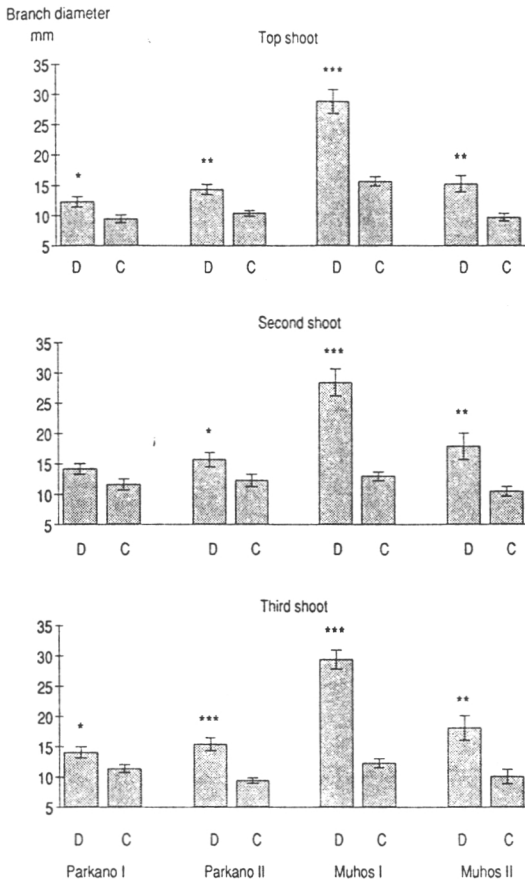


Fig. 4. Diameter of the thickest side branch under the cutting point on damaged and control trees 10 year after damage. See further explanation in Fig. 2.

was 0.6 ± 0.1 m ($df = 78$, $p < 0.05$) for the most severe treatment compared with the untreated trees. This was equivalent to a yearly height loss of 6 cm. All the damaged trees survived.

The trees in Muhos II were shorter (< 4 m) than those in the other stands, where the height varied from 4.2 m to 5.3 m. The difference was evidently due to the varying fertility of the site types. Neither this nor the variation in stand density explained the recovery of the trees in different stands. When artificial stem breakage was done only once, there were no signs of excessive or bushy development of the tree crown.

Diameter. The diameter of the new main stem of trees cut off at the current or previous year's leader shoot did not differ significantly from the control trees, with the exception of Muhos I

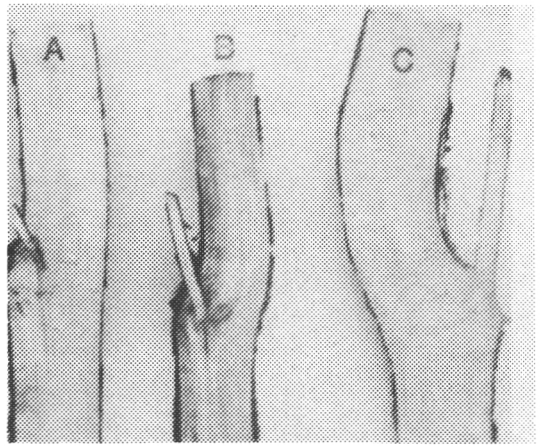


Fig. 5. Longitudinal section of stem cuttings. Position of cut: top shoot (A), second shoot (B), third shoot (C).

(Fig. 3). In this stand the trees cut at the top shoot were 1.0 cm and those cut at the second shoot 1.1 cm thinner than the control trees. The trees cut off at the third shoot in Muhos I were 1.7 cm and in the other stands 0.8–1.5 cm thinner than the control trees. The average difference in class C, compared with the control trees, was 1.2 ± 0.1 cm ($df = 78$, $p < 0.01$), which is equivalent to a yearly loss in diameter growth of 1.2 mm.

Branches. In addition to the formation of the new main stem from the branch whorl below the cutting point, the thickest branch of this whorl was clearly thicker than those on the control trees (Fig. 4). Thickening of the branches was greatest in Muhos I and least in Parkano I stand. Also branches of the control trees were slightly thicker in Muhos I stand compared to others.

The remaining section of the cut main stem usually remained attached, especially in trees cut off at the second or older leading shoot. The remaining section was not alive in any cases. Strong, forked branching of the top shoots occurred only in trees cut below the top shoot, and only in 6 % of the trees.

Development of crookedness. The crookedness resulting from cutting was the stronger, the lower the location of the cutting point (Table 3, Fig. 5). On an average, almost 90 % of the top shoot and 65 % of the second shoot removals resulted in only light crookedness. Over one

Table 3. Occurrence of crookedness (1 = light, 2 = moderate, 3 = severe) in damage classes (A = top shoot, B = second shoot, C = third shoot).

Experimental stand	Damage class	Class of crookedness			No. of trees
		Light	Moderate %	Severe	
Parkano I	A	94	6	0	20
	B	100	0	0	20
	C	53	47	0	20
Parkano II	A	94	6	0	20
	B	71	29	0	20
	C	59	41	0	20
Muhos I	A	80	16	4	25
	B	44	40	16	25
	C	22	52	26	24
Muhos II	A	83	17	0	18
	B	62	31	8	13
	C	33	53	14	15
All sites	A	87	12	1	83
	B	66	27	8	78
	C	41	49	10	79

half of the cuttings made at the third shoot resulted in moderate or severe crookedness. The crookedness that developed after removal at the

Table 4. Grain angle of crooked stem compared with normal stem in different damage classes (position of cut: A = top shoot, B = second shoot, C = third shoot).

Damage class	Grain angle		
	Degrees	S.E.	N
A	26.2	3.2	5
B	39.0	3.7	5
C	40.0	14.8	5

second or older shoot was often severe enough to remain visible for a longer period in the stem. The persistence of crookedness as a factor lowering the quality of sawtimber depends, however, on the grain angle.

Grain angle. The grain angle caused by the crookedness was the greater, the lower the cutting point (Table 4). The difference between cuttings made at the top shoot and those at the second or third shoots was considerable. The difference between class A and class B was significant ($p < 0.05$, $t = 2.59$, $df = 8$). Values for the third shoot removal varied too much to permit definite conclusions to be drawn.

Side branch cutting. Removal of the side branches of the current and one-year-old branch whorl did not affect the height nor the diameter growth.

4 Discussion

Cutting off the main stem of young pines halfway along the current leader or second shoot did not seem to have any marked effect on the height and diameter growth. The growth loss during the study period was less than one year's growth. This result was to be expected, because the differences in growth were only small at the time of the first inspection five years after the start of the experiment (Löyttyniemi 1983). The ability of the trees to compensate for the loss of biomass at the top of the tree is obviously partly due to the improved illumination of the lower foliage. Långström (1980) and Ericsson et al. (1985) demonstrated that the reduction in the biomass of the top of young pines results in a relatively short-lived and small decrease in

growth. Probably the loss in growth would be greater for smaller trees with less biomass available for recovery.

The marked ability of Scots pine to recover is evident from the fact that those trees whose main stem was cut off at the third shoot even were significantly shorter than the control trees in only two stands. Compared with the situation five years after cutting (Löyttyniemi 1983), the difference in height at Parkano was significant in one stand only, compared with three stands in 1981. Permanent bushy development of the tree crown was not found, even though this phenomenon had occurred five years after cutting in 5–20 % of the trees, depending on the severity of damage. However, the diameter of the cut trees

was in all of the most severe damage cases smaller than that of the untreated ones. This was probably due to the concentration of compensative growth on height development.

A high proportion of the trees that were cut off at the second or third main stem shoot evidently develop strong and persistent crookedness defects. Crookedness was on average clearly lighter than five years after cutting (Löyttyniemi 1983). Thus the reduction in the proportion of most severely damaged cases averaged 56 %. In the moderate and light damage classes the increase was 11 % and 45 %, respectively. However, a high proportion of these defects were still present within the stem. Some of the defects will reduce the quality of the butt logs. The hidden defects will become visible only when the logs are being converted into sawtimber. When the grain angle is taken as a measure of the severity of the defect (Vientisahatavaran lajitteluohjeet 1979), those trees that are broken off below the top shoots will produce timber of inferior quality. The effect of the defects on the quality of saw timber depends also on the practice of sawing. The unaffected parts outside the central section will produce timber of normal quality. On the other hand, even a slight deviation in the grain direction may be important e.g. when using the strength-grading of timber (Panshin and de Zeeuw 1980).

The remaining section of the broken main stem usually remains attached for a long time, especially when the stem cutting is located below the current leading shoot. Furthermore, the number of harmful, dead knots will increase, reducing the suitability of the logs for saw timber (Heiskanen 1954, Panshin and de Zeeuw 1980). Shoots broken off by moose have an irregular surface, which may increase the risk of decay. The remaining section of the broken top can be removed, and the defective point will evidently occlude more rapidly. Pruning the living side branches also reduces the problem caused by thickening of the knots.

Thickening of the branch in the branch whorl below the cutting point also reduces the technical quality of the wood, because knottiness is considered to be an important quality criterion (Heiskanen 1954, Kellomäki et al. 1988). In the

present study branch thickening was most intensive in plantation consisting of trees of the thick-branch type. The experimental stand at Muhos I clearly differed from the others with respect to thick branches. The density of the plantations did not vary much and was only in one case considerably greater than the average. The branches of rapidly growing trees tend to become relatively thick (Kärkkäinen and Uusvaara 1982). As the site type of the plantation of thick-branch type, however, did not differ essentially from that of the others at Muhos, the difference in branchiness was obviously due to genetical factors. Strongly forked branching had occurred commonly five years after cutting. The development of strong, competing branches continued, however, in a few cases only.

From the economic point of view, most important result is the uselessness of a great proportion of the lower part of the trunk for sawtimber of high quality, especially when the trees are broken off below the top shoot (cf. Kärkkäinen 1984). Growth loss is not important unless the trees are broken off below the second main stem shoot. Crookedness and branchiness may, however, reduce the yield of pulpwood obtained from such trees. Smaller saplings are reported to respond relatively strongly to stem cutting (Poikola 1987). Definite conclusions of the effects of cuttings can be drawn after experimental sawing of butt logs.

The trees that are broken off below the current leader shoot should be removed in thinnings as pulpwood. Although a great proportion of the stem defects will eventually be overgrown, they may be visible in the first thinning at least. In the present study only stem cutting occurred once was analysed. Repeated damage is, however, a common occurrence, because moose often browse on previously injured young trees (Löyttyniemi and Piisilä 1983, Bergström 1984, Heikkilä 1991). In young stands repeatedly damaged by moose over a period of several years the number of trees without any recovering ability increases. If the main stem is broken off at a point below the third main stem shoot, the trees do not usually recover (Löyttyniemi 1983).

References

- Bergström, R. 1984. Rebrowsing on birch (*Betula pendula* and *B. pubescens*) stems by moose. *Alces* 19: 3–13.
- Ericsson, A., Hellqvist, C., Långström, B., Larsson, S. & Tenow, O. 1985. Effect on growth of simulated and induced shoot pruning by *Tomicus piniperda* as related to carbohydrate and nitrogen dynamics in Scots pine. *Journal of Applied Ecology* 22: 105–104.
- Heikkilä, R. 1991. Moose browsing in Scots pine plantation mixed with deciduous tree species. *Acta Forestalia Fennica* 224. 13 p.
- Heiskanen, V. 1954. Tutkimuksia mäntytukkipuiden laatuokitustavoista ja niiden tarkkuudesta. Summary: Investigations into pine tree grading methods and their accuracy. *Communicationes Instituti Forestalis Fenniae* 44. 132 p.
- Kangas, E. 1937. Tutkimuksia mäntytaimistotuhoista ja niiden merkityksestä. Referat: Untersuchungen über die Kiefern-pflanzbeständen auftretenden Schäden und ihre Bedeutung. *Communicationes Instituti Forestalis Fenniae* 24(1). 304 p.
- 1949. Hirven metsässä aikaansaamat tuhot ja niiden metsätaloudellinen merkitys. Summary: On the damage to the forests caused by moose and its significance in the economy of the forests. *Suomen Riista* 4: 62–90.
- 1962. Über Krummständigkeit und Verzweigung der Finnischen Kiefer. *Communicationes Instituti Forestalis Fenniae* 55(15). 16 p.
- 1963. Suomalaisen männyn mutka- ja haarakunkoisus ja sen syyt. Summary: Crooks and forks in Scots pine and their causes. *Metsätietoa* N:o 2. *Metsätaloudellinen Aikakauskirja* 80: 357–367.
- Kujala, V. 1979. Suomen metsätyypit. Abstract: Forest types of Finland. *Communicationes Instituti Forestalis Fenniae* 92(8). 45 p.
- Kellomäki, S., Lämsä, P., Oker-Blom, P. & Uusvaara, O. 1988. Männyn laatuokasvatus: loppuraportti. Summary: Management of Scots pine for high quality timber: final report of the study project. 140 p.
- Kärkkäinen, M. 1984. Metsien käsittelyn ja metsätuhojen merkitys puun ja puutavaran laadun kannalta. *Metsäteho. Moniste*. 7 p.
- & Uusvaara, O. 1982. Nuorten mäntyjen laatuun vaikuttavia tekijöitä. Summary: Factors affecting the quality of young pines. *Folia Forestalia* 515. 28 p.
- Långström, B. 1980. Tillväxtreaktion hos unga tallar efter artificiell skottklippning för att stimulera märkeborreangrepp. Summary: Growth response of young Scots pines to artificial shootpruning, simulating pine shoot beetle attacks. *Sveriges Lantbruksuniversitet. Skogsentomologiska rapporter* 2: 1–26.
- Löyttyniemi, K. 1983. Männyn taimen kehitys latvan katkeamisen jälkeen. Summary: Recovering of young Scots pines from stem breakage. *Folia Forestalia* 560. 11 p.
- & Piisilä, N. 1983. Hirvivahingot männyn viljelytaimikoissa Uudenmaan-Hämeen piirimetsälautakunnan alueella. Summary: Moose (*Alces alces*) damage in young pine plantations in the forestry board district Uusimaa-Häme. *Folia Forestalia* 553. 23 p.
- Panshin, A.J. & de Zeeuw 1980. Textbook of wood technology. 722 p.
- Peltonen, A. 1986. Metsien uudistaminen turvemailla kuuden eteläisimmän piirimetsälautakunnan alueella. Vuosien 1978–1979 inventointitulokset. Summary: Forest regeneration on peatlands in the six southernmost forestry board districts of Finland. Results from inventories in 1978–1979. *Folia Forestalia* 679. 26 p.
- Uusvaara, O. 1974. Wood quality in plantation-grown Scots pine. *Communicationes Instituti Forestalis Fenniae* 80. 105 p.
- 1981. Viljelymänniköistä saadun sahatavaran laatu ja arvo. Summary: The quality and value of sawn goods obtained from plantation-grown Scots pine. *Metsäntutkimuslaitoksen tiedonantoja* 27. 107 p.
- Vientisahatavaran lajitteluohjeet. 1979. Suomen Sahateollisuusmiesten yhdistys, Helsinki. 50 p.

Total of 20 references

Risto Heikkilä, Arja Lilja & Sauli Härkönen

RAUDUSKOIVUNTAIMIEN TOIPUMINEN LATVAN
KATKEAMISEN JÄLKEEN

Recovery of young *Betula pendula* trees after stem breakage

Approved on 10.6.1993

SISÄLLYS

1 JOHDANTO	3
2 AINEISTO JA MENETELMÄT	3
3 TULOKSET	4
4 TULOSTEN TARKASTELU JA PÄÄTELMÄT	7
KIRJALLISUUS	8
SUMMARY	10

Heikkilä, R., Lilja, A. & Härkönen, S. 1993. Rauduskoivuntaimien toipuminen latvan katkeamisen jälkeen. Summary: Recovery of young *Betula pendula* trees after stem breakage. Folia Forestalia 809. 10 p.

Rauduskoivun taimien toipumista tutkittiin kolmen vuoden kuluttua pääranan katkaisusta. Ylimmästä tai toiseksi ylimmästä latvakasvaimesta katkaistut taimet olivat kolmen vuoden kuluttua katkaisusta lähes yhtä pitkiä kuin katkaisemattomat taimet. Alemmat katkokset, joissa katkaisukohtan läpimitta oli yli 10 mm, aiheuttivat jyrkkiä runkomutkia ja katkaisukohtan kylestyminen oli puutteellista. Ylimmän kasvaimen kohdalla taimien läpimitta oli alle 8 mm ja tästä kohdasta taitettujen taimien mahdollisuus toipua on hyvä, sillä syntyneet mutkat olivat lieviä ja katkaisukohdat olivat kylestyneet hyvin. Kaikista katkaisukohtista 80 % oli värivikaisia. Kantasieniä, jotka saattavat aiheuttaa rusko- tai valkolahoa, todettiin n. 30 % näytteistä. Näytteistä, joissa värjäytymä oli levinnyt katkaisukohtasta runkoon eristettiin sinistäjäsieniä.

The recovery of silver birch (*Betula pendula* Roth) saplings three years after stem breaking was examined. The height of trees that had leader shoot breakage ($\varnothing < 8$ mm) and those with previous year leader shoot breakage ($\varnothing > 10$ mm) did not differ significantly from the unbroken trees. The angle of crookedness was stronger and wound healing weaker in breakages at the thicker parts. The stems of trees broken at leader shoot also showed angular growth, but the wound healing was good and recovery is likely. Wood discoloration occurred in over 80 % of the trees. Basidiomycotina fungi were isolated from 30 % of all samples. Stain fungi were also isolated from discolorations.

Keywords: *Betula pendula*, decay, discoloration, moose browsing, stem breakage, wood quality.
FDC 48 + 176.1 *Betula pendula*.

Authors' address: The Finnish Forest Research Institute, Department of Forest Ecology, Rillitie 8–12, FIN-01301 Vantaa, Finland.

ISBN 951-40-1307-7
ISSN 0015-5543

Tampere 1993. Tammer-Paino Oy

1 Johdanto

Hirvet käyttävät koivua ravintonaan kaikkina vuodenaikoina (Kangas 1949, Cederlund et al. 1980). Hirvi syö rauduskoivua yleisesti ja valintatilanteessa se syö sitä enemmän kuin hieskoivua (Danell et al. 1985). Hirvet katkovat kookkaitakin taimia, sillä ne syövät yleisesti latvaoksia, jotka ovat niiden ulottumattomissa ilman katkontaa (Heikkilä 1991). Ne katkovat taimia, vaikka ravintoa olisi lähettyvillä tarjolla muutenkin. Tapa on mahdollisesti perinnöllinen tai ainakin vasa oppii sen aikaisin (Telfer & Cairns 1978). Varsinkin alkusyksyllä syömisen sijasta saatta olla kyseessä elinalueen merkitseminen latvoja katkaisemalla (Nygren 1979).

Koivun puolustusreaktiot mikrobeja vastaan ovat rajoittuneemmat kuin pihkaa erittävällä männyllä (Sheffer & Cowling 1966) ja koivu saa herkästi vaurioista värivikoja (Shigo & Shigo 1974) ja lahoa (Vuokila 1976). Tämä rajoittaa mm. koivun elävien oksien karsintaa (Raulo

1981). Koivun taimien pituuskasvu toipuu yleensä niin oksa- kuin rankavaurioistakin hyvin (Kangas 1949, Danell 1983, Heikkilä & Raulo 1987), mutta vaurioista leviävän värivian ja lahon yleisyydestä ja etenemisestä taimivaiheessa ei ole tietoa. Myöskään sitä, millaisia runkomutkia katkonat aiheuttavat ja miten vauriot vaikuttavat puiden laatuun ei ole aikaisemmin selvitetty. Männyllä tiedetään pääversion katkeamisen toistuvasti tai latvakasvainta alemmaa alentavan puusta saatavan sahatavaran laatua (Löyttyniemi 1983, Heikkilä & Löyttyniemi 1992).

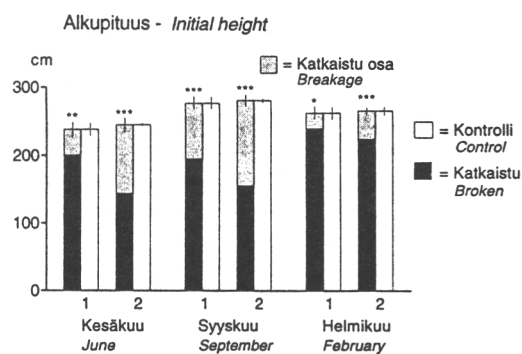
Tässä työssä selvitettiin rungon katkeamisen vaikutusta koivun taimien kasvuun ja laatuun jäljittelemällä hirven aiheuttamia taimivioituksia. Tekijät kiittävät arvokkaasta avusta tutkimuskohteen valinnassa ent. Oy Schauman Ab:n metsäosastoa sekä kokeen suunnittelussa FT Jyrki Rauloa.

2 Aineisto ja menetelmät

Koe perustettiin rauduskoivun (*Betula pendula* Roth) v. 1984 istutettuun taimikkoon, joka sijaitsi Äänekosken Liimattalassa (62°30'–62°45'N, 25°30'–26°30'E). Kesä- ja syyskuussa vuonna 1987 sekä helmikuussa vuonna 1988 katkaistiin latva joko ylimmästä latvakasvaimesta tai toiseksi ylimmästä kasvaimesta ja kullekin katkaistulle taimelle valittiin samankokoinen vertailutaimi vierestä. Käsitteilyjä kokeessa oli näin ollen 12 ja taimimäärä yhdessä käsitteilyssä oli 30. Katkaisukohdan läpimitta oli ylimmissä ohutläpimittaisissa taitoksissa alle 8 mm ja alemmissa paksuläpimittaisissa taitoksissa yli 10 mm.

Taimien (yhteensä 360 kpl) keskipituus kokeen alussa oli 260 ± 3 S.E. cm. Missään vertailuparissa eivät alkupituudet eronneet toisistaan merkitsevästi (kuva 1). Keskimääräinen viimeinen pituuskasvu ennen vioitusta oli vioitetuissa taimissa 57 ± 1 S.E. cm ja vertailutaimissa 56 ± 1 S.E. cm. Katkonnassa jäljiteltiin hirven taitosta jättämällä katkaistu osa kiinni runkoon, ellei se käsin taitettaessa irronnut, kuten helposti tapahtui ylemmissä latvataitoksissa. Taimissa, joissa taitettiin ylin latvakasvain, version paksuudet katkaisukohdissa olivat kesä-, syys- ja helmikuussa tehdyissä taitoksissa $4,6 \pm 0,2$ S.E. mm, $7,8 \pm 0,3$ S.E. mm ja $3,4 \pm 0,2$ S.E. mm. Vastaavat arvot alemmissä taitoksissa olivat $10,6 \pm 0,3$ S.E. mm, $13,4 \pm 0,7$ S.E. mm ja $10 \pm 0,5$ S.E. mm.

Keväällä 6.–10.5.91 mitattiin katkottujen ja katkomat-



Kuva 1. Eri ajankohtina katkaistujen ja katkaisemattomien (kontrolli) koivun taimien pituus ennen katkaisua ja katkaistun osan pituus. 1 = katkaisukohdan Ø < 8 mm, 2 = katkaisukohdan Ø > 10 mm. Viivat pylväiden päissä kuvaavat pituuden keskiarvon keskiarvoita. Tähdet kuvaavat tilastollista eroa pituudessa katkaistun ja katkaisemattoman taimiparin välillä. Riskitaso: * = $p < 0.05$, ** = $p < 0.01$, *** = $p < 0.001$.

Figure 1. Height of broken and control birch saplings before the breakage at different times of year and the length of the breakages. 1 = breakage point Ø < 8 mm, 2 = breakage point Ø > 10 mm. Standard error of mean for the length values. Statistical significance for the length values between broken and unbroken pairs of saplings. Risk level: * = $p < 0.05$, ** = $p < 0.01$, *** = $p < 0.001$.

tomien taimien pituus, rinnankorkeusläpimitta, pituuden lisäys ja kasvu 1990. Syksyllä 9.–11.10.91 mitattiin katkotujen taimien mutkaisuus. Lisäksi otettiin kymmenestä kunakin ajankohtana katkotusta puusta n. 30 cm runkopala, jossa katkaisukohta oli näytteen puolivälissä. Näistä arvioitiin vaurion kylestyminen katkaisukohdassa ja mitattiin väriävän eteneminen halkaistuissa näytteissä. Samoista näytepaloista tutkittiin myös sienten esiintyminen.

Mutkakulman (päärangan vaihdoksesta aiheutuneen mutkan suurin kulmapoikkeama suoraan rankaan verrattuna) mittauksessa käytettiin luokitusta <math><22.5^\circ</math>, $22.5\text{--}30^\circ$, $30\text{--}45^\circ$ ja $>45^\circ$. Katkaisukohdan kylestyminen luokiteltiin seuraavasti: 1 = hyvä (umpeutunut), 2 = kohtalainen (osittain umpeutunut) ja 3 = huono (suurimmaksi osaksi avonainen). Väriävän eteneminen rungossa katkaisukohdasta alaspäin luokiteltiin seuraavasti: ei värivikaa, edennyt <math>< 5\text{ cm}</math>, edennyt $5\text{--}10\text{ cm}$ ja edennyt $> 10\text{ cm}$.

Sienieristykksiä varten jokaisesta näytteestä otettiin 9

lastua (25 mm^2), kolme vian yläreunasta, kolme keskeltä ja kolme alareunasta. Kasvatusalustana oli 2 % mallasagar (Difco), johon oli lisätty penisilliiniä ja streptomysiiniä 30 mg/l. Kasvatuslämpötila oli $+20^\circ \pm 2^\circ\text{C}$. Kantasienten määrittäminen perustui rihmaston rakenteeseen. Lisäksi testattiin kantasienten lakkaasi- ja tyrosinaasituotto (Käärik 1965). Kotelo- ja vaillinaisniet määritettiin suvullisten ja suvuttomien asteiden morfologian perusteella (Ellis 1971, 1976, Upadhyay 1981).

Hirvet olivat katkoneet alueella olevia taimia kokeen perustamisen jälkeen. Myös niistä otettiin näytteet vastaavalla tavalla ja tehtiin katkaisukohdista samat tarkastukset ja sienieristykset kuin keinollisesti katkotuista taimista. Näytteeksi valittiin taimet, joista 10 katkaisukohdan läpimitta oli alle 8 mm ja 10 yli 13 mm.

Tilastollisessa testauksessa käytettiin BMDP-ohjelmiston Student t-testiä alku- ja loppupituuskien ja pituuden lisäyksen testauksessa ja Pearson Chisquare-testiä kylestymisen ja väriävän etenemisen vertailussa.

3 Tulokset

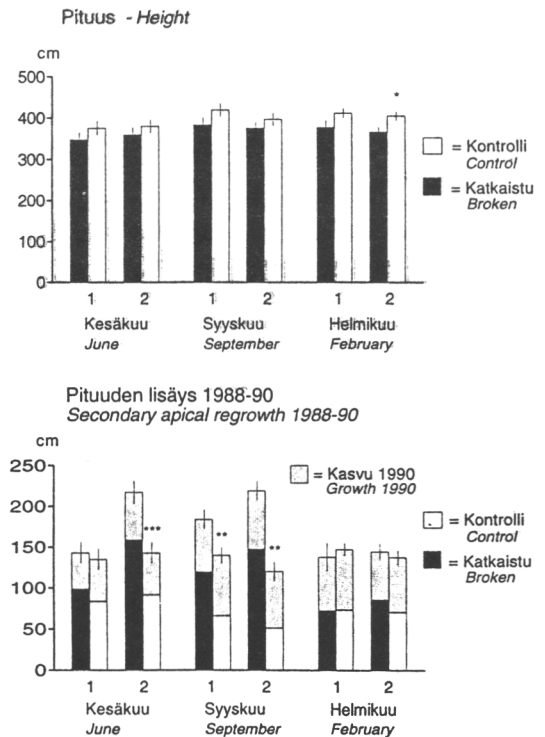
Keinollinen katkonta

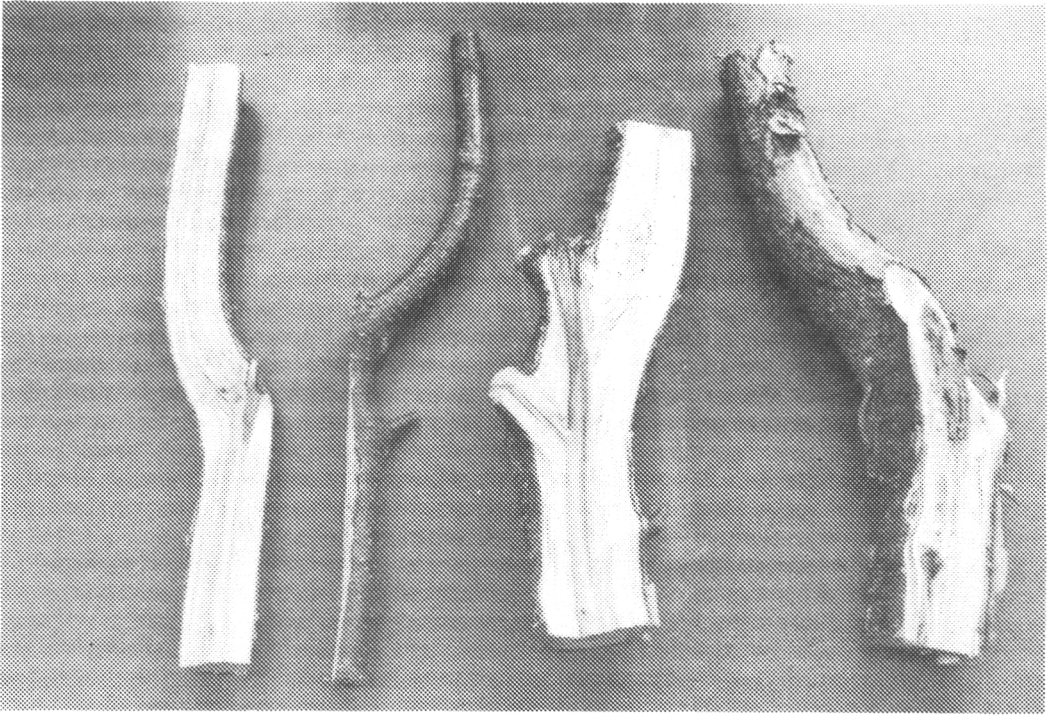
Mittausta edeltävän kesän pituuskasvut eivät yleensä eronneet toisistaan merkittävästi (kuva 2), vaikka kolmen vuoden kuluttua katkonnasta vioittamattomat taimet (pituus $398 \pm 6\text{ S.E. cm}$) olivat keskimäärin n. 30 cm pidempiä kuin katkotut taimet (pituus $368 \pm 7\text{ S.E. cm}$). Ainoastaan latvan katkaiseminen helmikuussa toiseksi ylemmältä kasvaimesta vähensi pituuskehitystä merkittävästi (<math>p < 0.05</math>) (kuva 2). Katkonnan jälkeinen pituuskasvu oli kesäkuussa alemman kasvaimen kohdalta katkotuilla taimilla ja syyskuussa sekä alemman että ylemmän kasvaimen

kohdalta katkotuilla taimilla voimakkaampaa kuin katkomattomilla vertailupareilla (kuva 2). Rinnankorkeusläpimitat eivät poikenneet katkotujen ($30 \pm 1\text{ S.E. mm}$) ja katkomattomien ($32 \pm 1\text{ S.E. mm}$) koivujen välillä ($p = 0.12$).

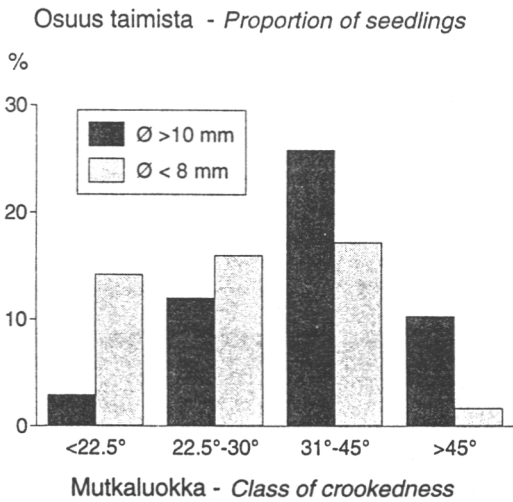
Kuva 2. Eri ajankohtina katkaistujen ja vertailutaimien pituus keväällä v. 1991 ennen kasvun alkua ja pituuskehitys v. 1988–90 sekä kasvu vuonna 1990. 1 = katkaisukohdan <math>\varnothing < 8\text{ mm}</math>, 2 = katkaisukohdan $\varnothing > 10\text{ mm}$. Viivat pylväiden päissä kuvaavat pituuden ja pituuden lisäyksen keskiarvon keskivirhettä. Tähdet kuvaavat tilastollista eroa pituudessa ja pituuden lisäyksessä katkaistun ja katkaisemattoman taimiparin välillä.

Figure 2. Length of trees broken at different times of year and control trees in spring 1991 before growth, secondary apical regrowth in 1988–90 and annual growth in 1990. 1 = breakage point <math>\varnothing < 8\text{ mm}</math>, 2 = breakage point $\varnothing > 10\text{ mm}$. Standard error of mean for the length and for the secondary apical re-growth. Statistical significance for the differences between the length and the secondary apical re-growth of broken and unbroken sapling pairs.





Kuva 3. Rungon halkileikkaus kolmen vuoden kuluttua latvan katkaisemisesta. Vasemmalla katkaisu ylimmästä, oikealla toiseksi ylimmästä vuosikasvaimesta.
 Figure 3. Diagonal section of the main stem three years after breakage. Left: breakage of the current leader shoot., right: breakage of the previous year leader shoot.



Kuva 4. Katkannon jälkeen syntyneen mutkakuulman riippuvuus katkaisukohtan läpimitästä.
 Figure 4. The relationship between grain angle after breaking and the diameter of the breakage point.

Myös ylimmän latvakasvaimen katkaisu johti ranganvaihtoon, mutta siitä aiheutuvat mutkat olivat lieviä. Taivuttaminen alemmaa johti sen sijaan jyrkkiin runkomutkiin, sillä yli 50 % taitoksista mutkakuulma oli yli 30° ja 20 % se oli yli 45° (kuvat 3 ja 4). Osaan taitoskohtia muodostui muita oksia paksumpi nk. poikaoksa.

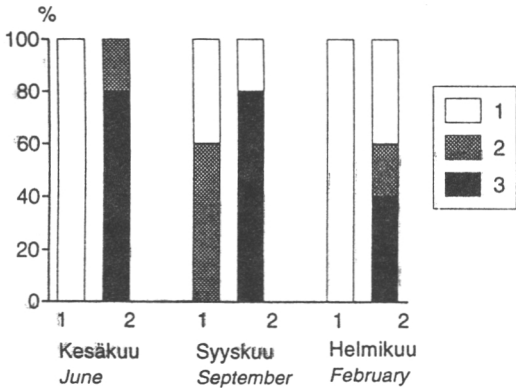
Vauriokohdat kylestyivät huonommin alemmissa taitoksissa, joissa katkaisukohtan läpimitä oli yli 10 mm, kuin ylemmissä ohutläpimitäisissä (Ø < 8 mm) taitoksissa (kuva 5). Niistä eristettiin myös enemmän sinistäjäseniä ja kantasiäniä (taulukko 1), ja myös sinistymisen oli edennyt niissä pidemmälle kuin samana ajankohtana tehdyissä ohutläpimitäisissä katkoksis- sa (kuva 6).

Sinistymisen leviäminen oli syyskuussa tehdyissä katkoksisissa voimakkainta (kuva 6). Tämä ero oli kuitenkin tilastollinen vain syyskuussa ja helmikuussa tehtyjen ylempien latvataitosten välillä (p < 0.05). Yleensä värivika oli edennyt katkaisukohtasta alaspäin katkaistun rangan paksuudelta, mutta se ei ollut levinnyt jälkeensä kasvaneeseen puuainekseen.

Taulukko 1. Katkonnan jälkeisissä vaurioissa tavatut kantasienet ja sinistäjäsienet. Erityyppiset kantasieni-isolaatit on merkitty kirjain ja numero symbolein.

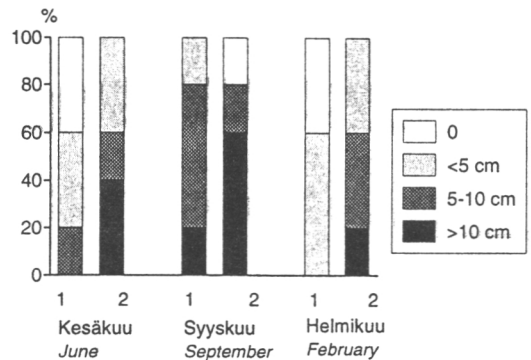
Table 1. Basidiomycotina and stain fungi isolated from defects after artificial stem breakages. Different type Basidiomycotina-isolates are marked with letter and number symbols.

Katkaisu- ajankohta Date of breakage	Värjäytymä levinnyt cm Spread of stain mm	Katkaisukohdan Ø Ø of breakage point < 8 mm		Katkaisukohdan Ø Ø of breakage point > 10 mm	
		Kantasieni Basidiomycotina	Sinistäjäsieniä Stain fungi	Kantasieni Basidiomycotina	Sinistäjäsieniä Stain fungi
Kesäkuu June	0				
	< 5	B1		B5	
	5–10				
	> 10	B1	<i>Ceratocystis minor</i>	B2	<i>Ceratocystis</i> sp., <i>Graphium</i> sp., <i>Rhinocladiella mansonii</i>
Syyskuu September	0				
	< 5	B1			
	5–10	B6	<i>Ceratocystis</i> sp. <i>C. minor</i>		
	> 10			B4	<i>Ceratocystis</i> sp. <i>C. minor</i> , <i>C. pilifera</i> , <i>Graphium</i> sp.
Helmikuu February	0				
	< 5		<i>Ceratocystis</i> sp.		
	5–10			B5	<i>Ceratocystis</i> sp.
	> 10			B2	



Kuva 5. Katkaisukohdan kylestymisaste eri katkonta-ajankohtina. 1 = katkaisukohdan Ø < 8 mm, 2 = katkaisukohdan Ø > 10 mm. Kylestymisasteen luokitus: 1 = hyvä (umpeutunut), 2 = kohtalainen (osittain umpeutunut), 3 = huono (suurimmaksi osaksi avonainen). Ero katkaisukohtien välillä merkitsevä (Pearson Chisquare 15.6, df = 4, p < 0.001, n = 30).

Figure 5. Wound healing of defects at breakages made at different times of year. 1 = breakage point Ø < 8 mm, 2 = breakage point Ø > 10 mm. The degree of wound healing: 1 = good (healed), 2 = moderate (partly healed), 3 = poor (most part open). The effect of diameter of breakage point was significant (Pearson Chisquare 15.6, df = 4, n = 30).



Kuva 6. Väriävän leviäminen katkaisukohdasta eri ajan-kohtina. 1 = katkaisukohdan Ø < 8 mm, 2 = katkaisukohdan Ø > 10 mm. Ero katkaisukohtien välillä merkitsevä (Pearson Chisquare 18.4, df = 6, p < 0.01, n = 30).

Figure 6. Spread of the discoloration from the breakage injury made at different times of year. 1 = of breakage point Ø < 8 mm, 2 = of breakage point Ø > 10 mm. The effect of diameter of breakage point was significant (Pearson Chisquare 18.4, df = 6, p < 0.001, n = 30).

Sinistäjäsieniä esiintyi neljässä ylemmässä ja kahdeksassa alemmassa väriävällisessä taitoksessa (taulukko 1). *Ceratocystis minor* (Hedgc.) Hunt ja *Ceratocystis* sp. tavattiin molemmista taitostyypeistä. *C. pilifera* (Fr.) C. Moreau, *Graphium* sp., ja *Rhinocladiella mansonii* (Castell.) Schol-Schwartz eristettiin vain alemmista taitoksista.

Taulukko 2. Hirven taitosten vaurioissa tavatut kantasiениen ja sinistäjäsiениen. Erityyppiset kantasiени-isolaatit on merkitty kirjain ja numero symbolein.

Table 2. Basidiomycotina and stain fungi isolated from defects after stem breakages by moose. Different type Basidiomycotina-isolates are marked with letter and number symbols.

Värjäytymä levinnyt mm Spread of stain mm	Katkaisukohdan Ø Ø of breakage point < 8 mm		Katkaisukohdan Ø Ø of breakage point > 13 mm	
	Kantasiени Basidiomycotina	Sinistäjäsiениä Stain fungi	Kantasiени Basidiomycotina	Sinistäjäsiениä Stain fungi
> 10		<i>Leptographium</i> sp. <i>Rhinocladiella</i> <i>mansonii</i>	B5 B9	<i>Ceratocystis</i> sp. <i>C. pilifera</i> <i>Graphium</i> sp.

Samasta katkaisukohdasta saattoi tulla useampaa sinistäjäsiენiä. Muut sienilajit paitsi *Ceratocystis* sp. esiintyivät taitoksissa, joissa väriavika oli levinnyt yli 10 cm. Tämä siени oli myös ainoa sinistäjäsiени, jota saatiin helmikuussa tehdyistä katkonnoista. *Godronia multispora* Groves esiintyi yhdessä taimessa kummassakin taitostyyppisissä.

Väriavikaisissa vaurioissa esiintyi myös lahoa aiheuttavia kantasiениä. Neljässä ylemmässä ohutläpimittaisessa taitoksessa todettiin kantasiениä. Toinen eristetty laji (B6) tuotti lakkaasia ja toinen (B1) sekä lakkaasia että tyrosinaasia. Kuudesta, huonosti kylestyneestä paksuläpimittaisesta vauriosta saatiin kolmen tyyppisiä kantasiениä. Yksi (B2) teki kaksoissinkilöitä ja tuotti tyrosinaasia, toinen (B5) tuotti lakkaasia ja kolmas (B4), jolla oli heikot lakkaasi- ja tyrosinaasireaktiot muodosti kystidejä, jotka ovat tyyppillisiä *Peniophora*-suvun sienille (taulukko 1). Samasta näytteestä otetuista eristyspaloista saatiin yleensä samoja siენiä.

Hirven katkonnat

Hirven taitoksen seuraukset olivat samanlaiset kuin keinollisissa katkonnoissa. Paksuläpimittaisien (Ø 17.2 ± 1 S.E. mm) taitosten seurauksena syntyi jyrkkiä yli 30° mutkakulmia. Kaikki nämä taitokset olivat avoimia tarkastusajankohtana. Kaikki eristetyt siენet todettiin kohdista, joissa sinistyminen oli levinnyt vauriokohdasta alaspäin yli 10 cm. Eristetyt sinistäjäsiენet olivat *Ceratocystis* sp., *C. pilifera* ja *Graphium* sp. Kolmessa taimessa todettiin lisäksi lakkaasia tuottavia kantasiениä (B5 ja B9) ja kahdessa taimessa *Godronia multispora*.

Ohutläpimittaisista latvataitoksista (Ø 4.5 ± 0.3 S.E. mm) kantasiениä ei saatu ja yhdestä värjäytyneestä vauriosta tavattiin sinistäjäsiენien *Leptographium* sp. ja *Rhinocladiella mansonii* (taulukko 2).

4 Tulosten tarkastelu ja päätelmät

Koivun verrattain hyvää eloonjäämiskykyä ja pituuskasvun elpymistä toistuvienkin hirvituhojen jälkeen on korostettu (Kangas 1949). Danell (1983) mainitsee hirven katkomien koivujen, etenkin rauduskoivun tuottavan entistä pidempiä kasvaimia. Myös keinovioitetuissa koivuissa on todettu katkontaa seuraavina 1–3 vuotena pituuskasvun lisääntyneen (Bergström & Danell 1987). Tässä tutkimuksessa korvaava pituuskasvu tapahtui kahden katkonnan jälkeisen vuoden aikana, sillä kolmantena vuotena eivät pituuskasvut katkottujen ja katkomattomien taimien välillä eronneet toisistaan merkittävästi. On kuitenkin huomioitava, että päärangaksi muuttuva sivuoksa saattoi jo alussa ylittää katkaisukohdan.

Katkaisukohdan läpimitan kasvaessa vaurioiden kylestyminen huononi ja väriavikaisuus lisääntyi. Myös katkaisun jälkeen syntyvän runkomutkan jyrkkyys kasvoi katkaisuläpimitan ylittäessä 1 cm. Tulos on samansuuntainen kuin männillä vastaavassa kokeessa (Heikkilä & Löytyniemi 1992). Yli puolessa keinollisesti katkottuissa puissa mutkakulma oli suurempi kuin 30°. Hirven katkaisemissa taimissa kaikki latvakasvainta alemmat katkonnat johtivat suurempaan kuin 30° mutkakulmaan ja katkaisupinnat olivat kylestymättömiä tarkastusajankohtana.

Noin 30 % keinollisesti katkaistuissa ja hirvien katkomissa puissa esiintyi kantasiениä, jotka aiheuttavat mahdollisesti jatkossa puiden laho-

amista. Juutisen ym. (1976) mukaan yksi- ja kaksivuotiailla koivun taimilla laikkutautia aiheuttavia sienä pääsi kuoren solukkoon kaskaan tekemien vioitusten kautta, mutta kantasieniä näistä vaurioista ei tavattu.

Puuta suojaavan pinnan vaurioituuessa puu yrittää suojaautua mikrobeilta muodostamalla rakenteellisia esteitä ja tuottamalla mikrobeille haitallisia aineita kuten esim. fenoleita ja happiradiikaaleja (Shain 1979, Biggs 1987, Pearce 1990, 1991, Schmitt & Liese 1991, Sutherland 1991). Voimakkaimmillaan puolustusreaktiot ovat kasvukauden aikana (Kurkela 1974, Dujesiefken & Liese 1990). Raulon (1981) mukaan lepoaikana karsitut rauduskoivut saivat voimakkaimman värvian. Tässä kokeessa värvika oli levinnyt eniten syyskuussa katkotuissa puissa.

Puun värväytyminen voi johtua paitsi mikrobeista myös puun puolustusreaktioista (Trockenbrodt & Liese 1991). Tässä työssä sinistäjäsieneä esiintyi kaikissa kesä- ja syyskuussa tehdyissä katkoksisissa, joissa värvika oli levinnyt runkoon yli 10 cm ja 80 % kaikista näytteistä, joissa vauriokohta oli värväytynyt. Tode- tuista sinistäjäsieneilajeista *Ceratocystis pilifera*, jota on aiemmin eristetty koivulta (Käärrik 1980, Upadhyay 1981), aiheuttaa nopeasti leviävää sinistymistä (Käärrik 1980).

Muutamasta taimesta tavattiin myös *Godronia multispora*. Kurkelan (1974) tutkimuksessa tämä sienilaji teki koivun runkoon koroja, joista sieni pystyttiin eristämään vielä kahden vuoden kuluttua ympäryksestä. Nuorten puiden puolustusreaktiot estivät kuitenkin sienien leviämisen koroo- laajemmalle (Kurkela 1974).

Puun rakenne antaa sienille paremmat mah- dollisuudet edetä pituus- kuin sivusuunnassa. (Rayner & Boddy 1988). Koepuissa värvika rajoittui katkaistun rungon osalle eikä se ollut levinnyt sen jälkeen syntyneeseen puuhun. Alku- kehitys viittasi vikojen jäämiseen lähinnä run-

gon sisimpään osaan. Tulos on sama kuin Vuok- ilan (1976) kokeessa, jossa seurattiin kairausten vaikutusta koivun vikaisuuteen. Lahovika ei ollut levinnyt myöhemmin syntyneisiin vuosi- renkaisiin, vaikkakin se oli levinnyt kymmenes- sä vuodessa pystysuunnassa 8–10 m. Karsittujen koivujen oksakohdista värvian tiedetään etene- vän vanhempaan puosaan oksan ylä- ja alapuo- lella (Heiskanen 1958). Raulon (henk. koht. tied.) mukaan vika voi pitkän ajan kuluessa levitä myös sivusuunnassa uuteen, oksan kylestäneeseen puo- saan.

Kokeessa olleiden koivun taimien kehitystä ei voida tarkkaan ennakoida. Pituuskasvuun katkonnoilla ei ollut olennaista vaikutusta. Latva- kasvaimesta katkotut taimet kylestyivät hyvin ja ovat edelleen kehityskelpoisia. Sen sijaan kolmi- metristen taimien toipuminen kasvatuskelpoisiksi silloin, kun runko on katkennut latvakasvaimen alapuolelta on kyseenalaista voimakkaiden mut- kien ja huonon kylestymisen takia. Suuri mutka- kulma alentaa laatua etenkin, jos mutka jää py- syvästi näkyviin tukkiosaan. Tukin sisään jäävä mutka johtaa puusydien kulmapoikkeamaan, joka vähentää sahatavaran laatua, kuten myös katken- neen rangan tynkä (Panshin & Zeeuw 1980). Vaneriksi käytettävässä puutavarassa tukin si- säisten vikojen merkitys riippuu olennaisesti niiden etäisyydestä puun pinnasta (Heiskanen 1966). Lähellä puun pintaa olevat väri- tai lahoviat ai- heuttavat saannon pienenemistä vanerin valmis- tuksessa, kun purilaan läpimittaa joudutaan suu- rentamaan. Pehmeä sydänlaho voi vaikeuttaa sor- vausta. Sisäisten mutkien merkitys on vanerin teossa vähäisempää kuin sahatavarassa.

Todennäköinen seuraus taimivaiheen kerta- luonteisesta katkonnasta on puun sisäisten viko- jen lisääntyminen. Jos taimikot joutuvat toistuvi- en vioitusten kohteeksi, runkoviati ja latvuston pensastuminen saattavat tehdä ne kasvatuskel- vottomiksi.

Kirjallisuus — References

- Bergström, R. & Danell, K. 1987. Effects of simulated winter browsing by moose on morphology and bio- mass of two birch species. *Journal of Ecology* 75: 533–544.
- Biggs, A. R. 1987. Occurrence and location of suberin in wound reaction zones in xylem of 17 tree species. *Phytopathology* 77(5): 818–825.
- Cederlund, G., Ljungqvist, H. & Markgren, G. 1980. Foods of moose and roe-deer at Grimsö in Central Sweden — results of rumen content analyses. *Viltre- vy* 11(4): 168–247.
- Danell, K. 1983. Shoot growth of *Betula pendula* and *B. pubescens* in relation to moose browsing. *Alces* 18: 197–209.
- , Huss-Danell, K. & Bergström, R. 1985. Interaction between browsing moose and two species of birch in Sweden. *Ecology* 66(6): 1867–1878.
- Dujesiefken, D. & Liese, W. 1990. Einfluss der Verlet- zungszeit auf die Wundheilung bei Buche (*Fagus sylvaticus*). Summary: Influence of the season of injury on wound healing in beech (*Fagus sylvaticus*). *Holz als Roh und Werkstoff* 48(3): 95–99.

- Ellis, M. 1971. Dematiaceous Hyphomycetes. Commonwealth Mycological Institute. Kew, Surrey. 608 s.
- 1976. More Dematiaceous Hyphomycetes. Commonwealth Mycological Institute. Kew, Surrey. 507 s.
- Heikkilä, R. 1991. Moose browsing in a Scots pine plantation mixed with deciduous tree species. *Acta Forestalia Fennica* 224. 13 s.
- & Löytyniemi, K. 1992. The effect of simulated moose damage on young Scots pines. *Silva Fennica* 26(1): 19–26.
- & Raulo, J. 1987. Hirvituhot vuosina 1976–77 istutetuissa rauduskoivun taimikoissa. Summary: Moose damage in plantations of *Betula pendula* established in 1976–77. *Metsäntutkimuslaitoksen tiedonantoja* 261. 16 s.
- Heiskanen, V. 1958. Tutkimuksia koivun karsimisesta. Summary: Studies on pruning of birch. *Communicationes Instituti Forestalis Fenniae* 49(3): 1–68.
- 1966. Tutkimuksia koivujen vikaisuuksista, niiden vaikutuksesta sorvaustulokseen sekä niiden huomiointamisesta laatuluokituksessa. Summary: Studies on the defects of birch, their influence on the quality and quantity of rotary cut veneer, and their consideration in veneer birch grading. *Communicationes Instituti Forestalis Fenniae* 80. 128 s.
- Juutinen, P., Kurkela, T. & Lilja, S. 1976. Ruohokaskas, *Cicadella viridis* (L.) lehtipuun taimien vioittajana sekä vioitusten sienisaastunta. Summary: *Cicadella viridis* (L.) as a wounding agent of hardwood saplings and infection of wounds by pathogenic fungi. *Folia Forestalia* 284. 12 s.
- Kangas, E. 1949. Hirven metsässä aikaansaamat tuhot ja niiden metsätaloudellinen merkitys. Summary: On the damage to the forests caused by moose and its significance in the economy of the forests. *Suomen Riista* 4: 62–90.
- Kurkela, T. 1974. *Godronia multispora* Groves (Helotiales) and its pathogenicity to *Betula verrucosa* Ehr. and *B. pubescens* Ehr. *Karstenia* 14: 33–45.
- Käärik, A. 1965. The identification of mycelia of wood-decay fungi by their oxidation reactions with phenolic compounds. *Studia Forestalia Suecica* 31. 31 s.
- 1980. Fungi causing sap stain in wood. *Rapporter* 114. Institutionen för Virkeslära. Sveriges Lantbruksuniversitetet. 122 s.
- Löytyniemi, K. 1983. Männyn taimen kehitys latvan katkeamisen jälkeen. Summary: Recovery of young Scots pines from stem breakage. *Folia Forestalia* 560. 11 s.
- Nygren, K. 1979. Hirvi. Tapiola 1. Weilin+Göös, Espoo. s. 150–175.
- Panshin, A.J. & de Zeeuw, C. 1980. Textbook of wood technology. s. 286–293.
- Pearce, R. B. 1990. Occurrence of decay-associated xylem suberization in a range of woody species. *European Journal of Forest Pathology* 20: 275–289.
- 1991. Reaction zone relicts and the dynamics of fungal spread in the xylem of woody angiosperms. *Physiological and Molecular Plant Pathology* 39: 41–55.
- Raulo, J. 1981. Koivukirja. Gummerus. s. 86–90.
- Rayner, A.D.M. & Boddy, L. 1988. Fungal decomposition of wood. John Wiley & Sons. Chichester. s. 346–349.
- Scheffer, T. C. & Cowling, E. B. 1966. Natural resistance of wood to microbial deterioration. *Annual Review of Phytopathology* 4: 147–170.
- Schmitt, U. & Liese, W. 1991. Suberin in wound reaction parenchyma of birch xylem (*Betula pendula* Roth): An electron microscopy study. *Holzforschung* 45: 313–315.
- Shain, L. 1979. Dynamic responses of differentiated sapwood to injury and infection. *Phytopathology* 69(10): 1143–1147.
- Shigo & Shigo, A. 1974. Detection of discoloration and decay in living trees and utility poles. *USDA Forest Services Research Papers NE-294*. 11 s.
- Sutherland, M. W. 1991. The generation of oxygen radicals during host plant responses to infection. *Physiological and Molecular Plant Pathology* 39: 79–93.
- Telfer, E.S. & Cairns, A. 1978. Stem breakage by moose. *Journal of Wildlife Management* 42(3): 639–643.
- Trockenbrodt, M. & Liese, W. 1991. Investigations on wound reaction in the bark of *Populus tremula* L. and *Platanus -x-acerifolia*. Ait. Willd. *Angewandte Botanik*, 65,3–4: 279–287.
- Upadhyay, H. 1981. A monograph of *Ceratocystis* and *Ceratomyces*. University Georgia Press. Athens. 176 s.
- Vuokila, Y. 1976. Pystyyn kairaus vikojen aiheuttajana. Summary: Boring of standing trees as a source of defects. *Folia Forestalia* 282. 11 s.

Total of 34 references

Summary

Recovery of young *Betula pendula* trees after stem breakage

Introduction

Moose browsing on young birch occurs throughout the year and thereby the risk of damage especially to silver birch saplings is great (Kangas 1949, Danell et al. 1985). However, good subsequent recovery, in terms of re-growth, has been reported in trees (Kangas 1949, Danell 1983, Heikkilä & Raulo 1987). In order to access and feed on the young succulent twigs of the crown, moose often break down the main stem of the saplings (Telfer & Cairns 1978, Nygren 1979, Heikkilä 1991). Crooked or deformed re-growth resulting from the stem breakages has been reported to reduce the value of Scots pine saw timber (Löyttyniemi 1983, Heikkilä & Löyttyniemi 1992).

The aim of the study was to investigate the effects of breakage on growth and development of young silver birch trees.

Material and methods

The experiment was established in a three year-old silver birch plantation where the current or previous year leader shoots of 30 saplings were manually broken by hand in June, September (1987) and February (1988). The height, secondary apical re-growth and the angle of re-growth in relation to the main stem were measured three years after the treatments. A sample was also taken to determine the extent of wound healing, discoloration, decay and the stain fungi present by systematically cutting-off the re-growth at the of breakage point from trees of each treatment.

Additional samples were also taken from saplings in the experimental area that were broken as a result of moose browsing after the experiment was established.

Results and discussion

The ability of silver birch to recover from moose damage has been reported to be good, at least in relation to the growth development (Kangas 1949, Danell 1983, Bergström & Danell 1987). In the present study the height of artificially broken trees did not differ greatly from the control trees. In general, the experimentally broken trees showed good growth development during the first two years after the treatments and only the trees with previous year leader shoot breakages made in February were smaller than the untreated trees ($p < 0.05$) (Figure 2). Breakages to the previous year leader shoot led to greater

angled stem re-growth compared to that of the current leader shoot breakages (Figure 3 and 4). The wound healing was poor and there was strong discoloration in these thicker stem breakages with a diameter over 1 cm (Figure 5). The stem diameter of trees broken by moose was over 1 cm and the breakages led to angled stem re-growth, but the spread of discoloration from these defects was not very advanced probably due to their young age.

The angled stem re-growth in this study was relatively large compared to main stem cuttings on Scots pine (Heikkilä & Löyttyniemi 1992). The quality of saw timber from stems with earlier damage of the type described is generally reduced (Panish & Zeeuw 1980). The importance of inner defects in logs, such as discoloration and decay, depends greatly on their distance from the wood surface, when turning the logs for veneer (Heiskanen 1966).

In total, 83 % of the sample trees in this study were discolored. Injuries to the wood commonly become discolored, partly due to the defence mechanisms of trees (Trockenbrodt & Liese 1991). In this study the stain fungi were isolated from discoloured parts of the wood (table 1). The stain fungus *Ceratocystis minor* (Hedgc.) Hunt was isolated only from artificial breakages whilst *C. pili-fera*, (Fr.) C. Moreau, *Ceratocystis* sp., *Graphium* sp. and *Rhinocladiella mansonii* (Castell) Schol-Schwarz were additionally isolated from breakages caused by moose (table 2). Most of stain fungi were isolated from discolorations that had spread over 10 cm.

The timing of pruning has been reported to affect the intensity of the discoloration. Here discoloration in the September breakages spread rapidly through the stems (figure 6). The discoloration in all defects tended to spread downwards, but only in the area of the broken former main stem. Thus it was possible, that the defect would remain in the innermost part of the stem, depending on the reaction of the sapwood.

It was also possible to isolate some Basidiomycotina fungi from injured stems. *Godronia multispora* Groves, that causes cankers in birch, was isolated from two samples of artificially broken trees and from two breakages by mooses.

A large proportion of the defects, especially those on the upper shoots, are likely to remain mainly in the inner part of the stem. The spread of discoloration and possible decay cannot be more accurately determined until e.g. after the first thinning cutting. The overall effect of the stem breakages on the quality of the logs used as raw material for saw timber or veneer can only be determined after a longer growth period.

ISBN 951-40-1349-2
ISSN 0358-4283