

# Valikoivan metsästyksen vaikutukset saalishirvien kokoon ja kannan tuottolukuihin

Raisa Tiilikainen



Photo: Petri Timonen

*Saalishirvien koossa, lisääntymispanostuksessa ja kannan tuottavuudessa on tapahtunut muutoksia samanaikaisesti kun hirvenmetsästyksen painottunut vasojen ja urosten metsästyksen. Nuorten hirvisonnien suurempi sarvien koko subteessa saalispainoon viittaa niiden kasvaneeseen rooliin lisääntymisessä, millä voi olla negatiivisia vaikutuksia hirvikannan dynamiikalle. Kestävän hirvenmetsästyksen ja kannanhoidon vuoksi olisikin tärkeätä selvittää tarkemmin, mitkä tekijät ja mekanismit ovat havaittujen muutosten taustalla.*

Ihmistoiminta kohdistuu usein eläinkantoihin suoraan esimerkiksi metsästyksen kautta tai välillisesti niiden elinympäristöjä muuttamalla. Usean riistalajin kannan koko ja rakennetta säädelään pyyntiluvuilla. Hirven *Alces alces* kohdalla säätelyä tapahtuu myös metsästystilanteessa valikoimalla kaadettava eläin tietyn ominaisuuden, kuten koon tai sukupuolen, perusteella. Metsästyksen kaltaisten ihmistoimintojen muokkaava vaikutus hyödynnettäviin lajeihin herättää huolta (Gordon ym. 2004, Milner ym. 2007, Coltman 2008, Fenberg & Roy 2008), mikä on ollut myös valmisteilla olevan hirvikannanhoidosuunnitelman yhtenä taustatekijänä (T. Nygrén, suull. ilm.). Saalisyksilön kokoon perustuva saaliinvalinta on yleistä metsästyksessä. Kokoon perustuvan saaliinvalinnan on todettu vaikuttavan kohdelajien kannan rakenteeseen, elinkiertopiirteisiin ja ekologiaan, joskin vaikutukset

ovat monitahoisia ja usein lajikohtaisia (Fenberg & Roy 2008). Metsästettyjen lajien elinkiertopiirteiden eli esimerkiksi ruumiinkoon, ja etenkin ensimmäisen lisääntymiskerran iän ja koon tunteminen on tärkeää. Sen lisäksi tärkeää on myös tuntea lisääntymiskertojen lukumäärä elämän aikana, sekä jälkeläisten lukumäärä ja koko, jotta metsästyksen vaikutuksia voitaisiin ennakoita sitä suunniteltaessa.

Toisin kuin muu luonnossa tapahtuva saalistus, metsästyksen ei ensisijaisesti valikoivasti saalista saalislajin runsauden tai esimerkiksi saaliin saannin helppouden mukaan (Ginsberg & Milner-Gulland 1994). Metsästyssaalis valikoituu pikemminkin laissa säänneltyjen rajoitusten, kannanhoidollisten suositusten tai metsästäjän mieltymysten perusteella (esim. Nilsen & Solberg 2006). Metsästyksen vaikutukset voivat olla erityisen korostuneita kun

Photo: Jani Pellikka



Metsästäjien kaatamien hirvenvasojen teuraspainot ovat pienentyneet mm. hirvikannan rakenteen voimakkaan naarasvoittoisuuden seurauksena.

*The carcass weights of moose calves in Finland seem to have decreased e.g. due to bias in the population's female-male ratio.*

kannan kokoa ja rakennetta säädellään erilaisten lupakäytäntöjen kautta (Ericsson 1999, Milner ym. 2007). Hirvieläimillä intensiivinen metsästys voi vaikuttaa erityisen voimakkaasti kannan dynamiikkaan suoraan kuolleisuutta lisäämällä (Gaillard ym. 1992, Solberg ym. 1999). Metsästyskuolleisuuden vaikutukset voivat ilmetä myös viiveellä, kun hirvieläinkantojen ikä- ja sukupuolijakaumat muuttuvat kannasta poistettujen eläinten myötä (Sæther 1987, Solberg ym. 1999). Metsästys voi aiheuttaa riistalajeille myös suuntaavaa valintaa erityisesti kun saalisyksilöt valitaan tietyn periytyvän ominaisuuden perusteella (Coltman ym. 2003, Milner-Gulland ym. 2003, Loehr ym. 2007).

Metsästyksen sääntely perustuu tyypillisesti erilaisiin kannan kokoa koskeviin tavoitteisiin (Festa-Bianchet 2003). Hirven metsästyksellä, kannanhoidolla ja tutkimuksella on Pohjoismaissa pitkät perinteet (Lavsund ym. 2003). Suomen hirvikannan kokoa ja rakennetta on säädelty

1970-luvulta lähtien (esim. Nygrén 2009). Kannanhoidolla on ensisijaisesti ylläpidetty kooltaan vakaata, mutta suhteellisen tuottavaa hirvikantaa, mikä varmistaisi runsaan saaliin (Nygrén ja Pesonen 1993, Luoma 2002, Nygrén 2009). Kun kannan kokoa on haluttu pienentää, on vuotuisella metsästyksellä voitu ylittää jopa 50 % arvioidusta metsästyksessä säästyneestä eli niin sanotun jäävän kannan koosta. Erityisesti tällöin metsästyskuolleisuus on hyvin korkeata verrattuna muuhun kuolleisuuteen (Nygrén 2003, ks. myös Stubsjøn ym. 2000). Metsästys kohdistuu usein saalislajin tiettyyn sukupuoleen ja/tai ikäluokkaan, riippuen metsästyksestä tai kannan koolle tai rakenteelle asetetuista tavoitteista (Kokko ym. 2001). Yhdellä hirven kaatoluvalla on Suomessa ollut jo 1990-luvulta lähtien luvallista ampua joko yksi aikuinen tai kaksi vasaa, kun taas vasallinen hirvilehmä on suojeltu metsästykseltä (Metsästyslaki 615/1993).

Photo: Asko Hämäläinen



Hirvinaaraiden kuolevuutta pienentää osaltaan vasasuoja – naarasta, jota vasat seuraavat, ei saa ampua.

*The mortality of moose females is to some extent decreased by the hunting legislation that forbids the shooting of female that have calves.*

Hirvi on Pohjoismaissa tärkeä riistavara. Tehokkain keino hirvikannan tuottavuuden lisäämiseksi on ollut uroksiin ja nuoriin eläimiin kohdistuva valikoiva metsästys (Sylvén 1995, Sæther ym. 2001, Nygrén 2009). Pohjoismainen hirvikanta alkoikin kasvaa voimakkaasti 1960-luvulla ja on siitä lähtien ollut tuottavimpia ja toisaalta myös metsästetyimpiä hirvikantoja maailmassa (Lavsund ym. 2003). Toisaalta hirvikantojen sukupuolijakama on muuttunut lehmäpainotteiseksi ja nuorten urosten osuus on kasvanut lähes kaikkialla Pohjoismaissa (Lavsund ym. 2003, Milner ym. 2007).

Tässä artikkelissa esittelen väitöskirjatutkimustani (Tiilikainen 2010) sekä siihen liittyvää tutkimuskirjallisuutta koskien valikoivan metsästyksen ja hirvikannanhoidon vaikutuksia hirven lisääntymisen kannalta olennaisiin tekijöihin. Pääasialliset tutkimuskysymykseni väitöskirjassani olivat:

1. Vaikuttavatko metsästyksen aiheuttamat muutokset hirvikannan rakenteessa siihen, miten hirviyksilöt jakavat resursseja kasvun ja lisääntymisen välillä?
2. Kuinka aikuiskannan rakennemuutokset vaikuttavat sukupuolten välisiin kokoeroihin ja hirvisonnien lisääntymispanostukseen?
3. Paljonko hirvenvasojen kokoerot vaihtelevat sekä ajallisesti että alueellisesti, ja vaikuttaako vaihtelu kannan tuottavuuteen?

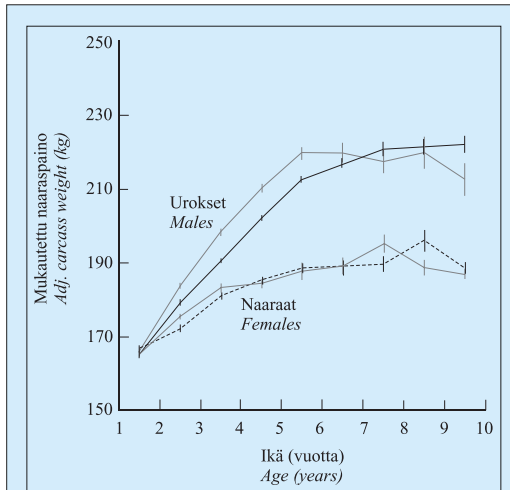
Väitöskirjani osatutkimuksissa (Nygrén ym. 2007, Tiilikainen ym. 2010, Tiilikainen 2010, Tiilikainen ym. 2012) käytin aineistona metsästäjien keräämää hirvihavainto- ja saalisaineistoa Suomesta vuosilta 1973–2006. Hirvihavaintokorteista saatavan saalistiedon (mm. paino, saaliin koko, sukupuoli, kuntoindeksi) lisäksi tutkimuksissa käytettiin Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitoksen (RKTL) vuosina 1973–1986 ja 1997–1999 keräämiä erillisiä saalisaineistoja, joissa myös saalishirvien ikä oli määritetty. Suomalaisen hirviaineiston lisäksi käytettiin myös vastaavaa hirvihavainto- ja saalisaineistoa Norjasta vuosilta 1991–2006 (Tiilikainen ym. 2012).

Suomen hirvikantaa on hoidettu ja säädelty metsästyksellä hyvin intensiivisesti useiden vuosikymmenien ajan. Tämän vuoksi tarkoituksenani oli myös selvittää, onko hirvikannan hoidolla ollut vaikutusta keskeisiin hirven elinkiertooppiirteisiin. Tutkin myös sitä, ovatko hirvikantaa kuvaavat tunnusluvut, kuten keskimääräinen vasapaino ja kannan tuottoluvut, hyödynnettävissä hirvikannan biologisen kunnan alueellisessa arvioimisessa.

### Metsästyksen vaikutukset yksilön kokoon

Nuorten hirvisonnien ruumiinkoko on kasvanut Suomessa samaan aikaan, kun hirvenmetsästys on painottunut vasaverotukseen ja vasallisten naaraiden säästämiseen (Tiilikainen ym. 2010). Suomalaiesten vasojen keskimääräinen saalisaino on hyvä verrattuna norjalaisiin hirviin, vaikkakin molempien maiden saalispainoissa on nähtävissä hienoista laskua (Tiilikainen ym. 2012). Alueellisia ja ajallisia eroja tukevat aiemmat havainnot, joiden mukaan ympäristöolosuhteiden lisäksi suurten hirvieläinten ruumiinpaino vaihtelee myös epäsuorasti metsästyksestä johtuen; tämä heijastaa kannantiheyden tai rakenteen muutoksia (Ginsberg & Milner-Gulland 1994, Solberg & Sæther 1994, Solberg ym. 1999, Laurian ym. 2000, Colman ym. 2003, Sæther ym. 2003).

Ruumiinkoko on kenties keskeisin elinkiertooppiire, joka heijastelee energian jakamista ruumiinkasvun ja sukukypsyuden, tämän hetken ja tulevaisuuden lisääntymisen, sekä vanhemman ja jäl-



Kuva 1. Saalishirvien paino ikään suhteutettuna vuosina 1973–79 (musta viiva) ja vuosina 1997–1999 (harmaa viiva) Suomessa. Hirvisonnien saalispainot on merkitty yhtenäisellä, lehmien katkonaisella viivalla. Saalispaino on mukautettu lokakuun 15. päivään metsästyspäivän vaihtelun kontrolloimiseksi.

*Fig. 1. The average carcass weight of harvested moose, relative to age, during 1973–1979 (black, males solid line and females dash line) and during 1997–1999 (grey) in Finland. Carcass mass is adjusted to 15<sup>th</sup> October to control the effect of harvest date.*

keläisten kasvun välillä (esim. Stearns 1992, Sand ym. 1995, Sand 1996b, Ericsson ym. 2001, Ericsson ym. 2002). Suuri ruumiinkoko on yhteydessä parempaan hedelmällisyyteen, ja usein suuret naaraat saavat suurikokoisia ja/tai enemmän jälkeläisiä (Gaillard ym. 1992, Sæther & Haagenrud 1985, Sand 1996b, ks. myös Gaillard ym. 2000, Tiilikainen ym. 2012). Hirven ruumiinkoon ero urosten ja naaraiden välillä on suuri (mm. Loison ym. 1999). Toisaalta kasvuvaihe on verrattain pitkä (esim. Solberg & Sæther 1994, Sand 1996a, Tiilikainen 2010). Näin ollen suuri osa hirven painossa havaittavasta vaihtelusta selittyy yksilön sukupuolella ja/tai iällä. Tämän lisäksi olosuhteilla, kuten ilmastolla ja kannan tiheydellä, ja näin ollen viimekädessä ravinnolla on suuri vaikutus molempien sukupuolten ruumiinpainoon. Erityisesti urosvasojen ensimmäisen elinvuoden olosuhteilla on todettu olevan pitkäkestoisia vaikutuksia niiden kokoon (Solberg ym. 2004). Vuodenaikojen vaihtelulla on myös havaittu olevan merkitystä hirven kasvuun (Garel ym. 2006, Herfindal ym. 2006a, 2006b). Erityisesti alkukesän olosuhteet ovat merkityksellisiä hirven ruumiinpainolle: viileän ja sateisen alkukesän ansiosta ravinto on hirven kannalta suotuisinta, mikä ilmenee syksyllä suurempina teuras-

painoina (Sæther 1985, Solberg & Sæther 1994, Sand 1996b, Solberg ym. 1999).

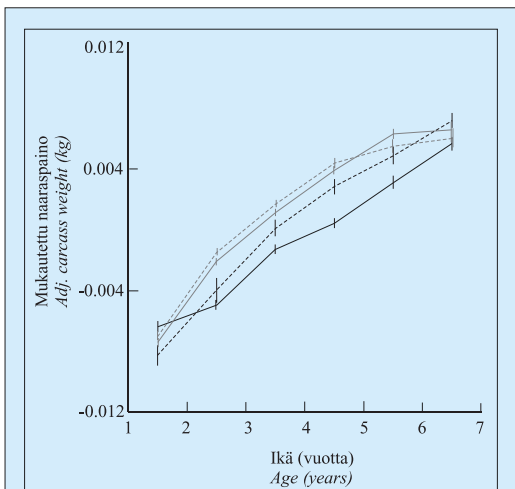
Ympäristön kantokykyyn verrattuna hirvitiheyksiä on pidetty Suomessa metsästyksellä alhaisina vuosikymmenien ajan. Tämä on todennäköisesti luonut hyvät kasvuolosuhteet hirvelle. Osaltaan se on vaikuttanut nuorten hirvisonnien suurempaan ruumiinpainoon ja sarvien kokoon 1990-luvun lopun saalisaineistossa verrattuna 1970-luvun aineistoon. Kuitenkaan hirvilehmien saalispainoissa ei ole havaittavissa samanlaista kasvavaa trendiä (kuva 1). Voi olla, että hirvilehmät panostavat hyvissä olosuhteissa enemmän vasatuottoon, joka onkin noussut Suomessa 1970-luvulta 2000-luvulle tultaessa. Toisaalta korkea tuotto voi johtua myös kannan naarasvoittoisuudesta vasallisten naaraiden ollessa suojeltuja metsästykseltä.

### Hirvisonnien lisääntymispanostus näkyvissä suurina sarvina

Suomalaisesta saaliaineistosta havaittiin, että nuorten hirvisonnien sarvien koko suhteessa niiden ruumiinpainoon oli 1990-luvun lopun aineistossa suurempi kuin 1970-luvun aineistossa (Tiilikainen 2010, kuva 2). Hirvisonnien lisääntymispanostus – sarvien koko suhteessa ruumiinpainoon sekä osallistuminen kiima-ajan tapahtumiin – kasvaa iän myötä (Mysterud ym. 2005). Suomen hirvikanta on muuttunut naarasvoittoiseksi valikoivan metsästyksen myötä (mm. Nygrén ym. 2000), ja urosten ikäjakauma painottuu nuoriin yksilöihin. Tämän tulisi vähentää urosten välistä kilpailua ja siten pienentää niiden ruumiin sekä sarvien kokoa (Loison ym. 1999). Toisaalta, hirvisonnien korkea metsästyskuolleisuus voi johtaa tilanteeseen, jossa lisääntymispanostuksen kustannukset eivät ole niin suuria. On parempi pyrkiä lisääntymään nuorena oman tulevan kuntoisuudenkin uhalla kuin menettää lisääntymismahdollisuudet kokonaan.

Parhaassa lisääntymisessä olevat hirvisonnit ovat suurikokoisia ja niillä on suuret sarvet. Yleisesti ottaen hirvieläimillä urosten lisääntymismenestys riippuu niiden kyvystä voittaa kilpailevat urokset kamppailussa lisääntymiskykyisistä naaraista (Festa-Bianchet 2003). Sarvien koko onkin mitä todennäköisimmin yksi kilpailun olennaisista osista. Ruumiinkoolla ja yleisellä kunnolla on myös merkitystä erityisesti, jos kamppailu johtaa fyysiin vahinkoihin (Alvarez 1994). Nisäkäslajeilla, joiden urokset pariutuvat useiden naaraiden kanssa, urosten lisääntymismenestys riippuu yleensä naaraista useammin nuoren iän kasvunopeudesta (Clutton-Brock & Albon 1982, Clutton-Brock ym. 1984, Meikle ym. 1984).

Pitkikäisillä lajeilla, kuten hirvellä, joka lisääntyy useita kertoja elämänsä aikana, resurssien



Kuva 2. Nuorten hirvisonnien lisääntymispanos eli sarvien koko suhteessa ruumiinpainoon (saalispainoon, kg) ikään suhteutettuna vuosina 1973–1979 (musta) rannikko- (—) ja sisä-Suomessa (---) ja vuosina 1997–1999 (harmaa).

Fig. 2. The reproductive effort (antler size relative to carcass weight) of young male moose, relative to age, during 1973–1979 (black) and 1997–1999 (grey) in coastal (solid line) and inland Finland (dash line).

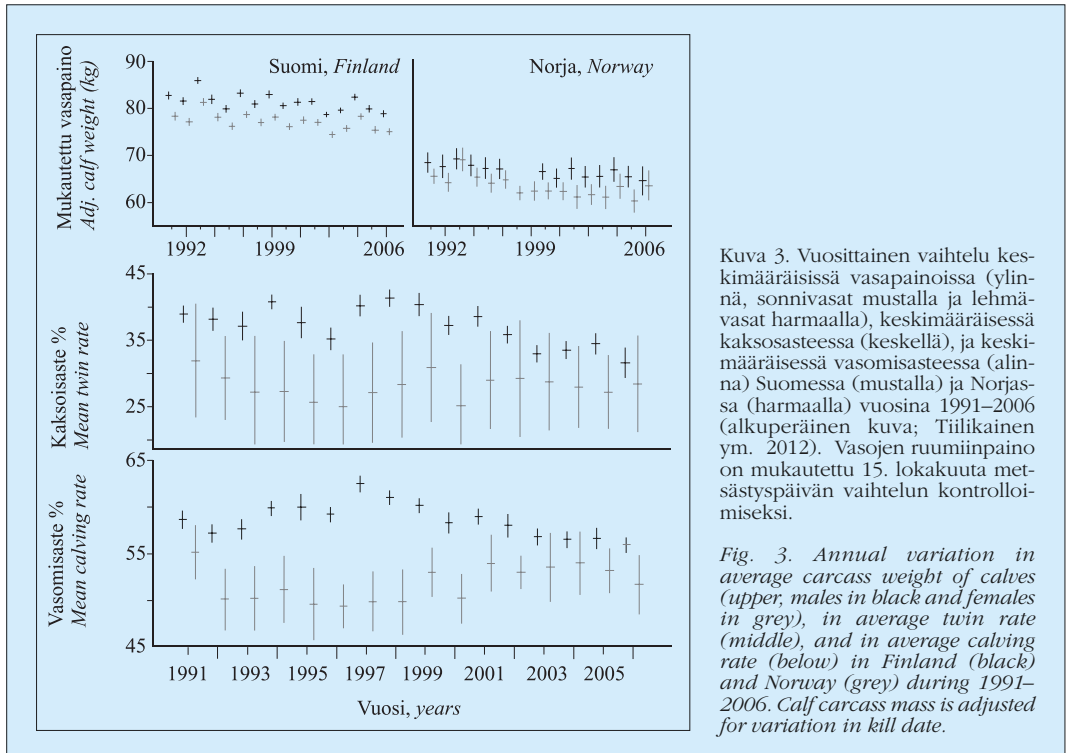
jakaminen tämänhetkisen ja tulevaisuuden lisääntymismahdollisuuden sekä elävän selviytymisen (selviytyvyyden) välillä on tärkeää (Stearns 1992). Erityisesti nuorilla yksilöillä tähän liittyy kustannuksia, sillä nuoret kamppailevat ruumiinkasvun ja kuntoisuuden kasvattamiseksi samalla kun niiden pitäisi saada kokemuksia lisääntymistapahdumista (Clutton-Brock 1991, Stearns 1992). Kun selviytyvyys ja siten myös tulevaisuuden lisääntymismahdollisuudet heikkenevät, panostaminen tähän hetkiseen lisääntymiseen tulisikin lisääntyä alentuneiden kustannusten vuoksi (Festa-Bianchet 2003, Proaktor ym. 2007, Fenberg & Roy 2008). Näin ollen on mahdollista, että Suomen nuorilla hirvisonneilla havaittu suurempi ruumiin- ja sarvien koko sekä lisääntymispanostus (kuva 2) on yhteydessä samaan aikaan tapahtuneeseen metsästäyrakenteen ja hirvikannanhoidon muutoksiin. Kuolleisuuden ollessa suurta nuorena lisääntyvät yksilöt hyötyvät (Fenberg & Roy 2008). Jos suurin osa parhaassa lisääntymisissä olevista sonneista on metsästetty hirvikannasta, nuoret hirvisonnit voivat ottaa suuremman roolin lisääntymisessä. Lyhyellä aikavälillä tämä muutos voi johtua yksinkertaisesti muutoksista kannan rakenteessa eikä niinkään muutoksista lisääntymisstrategiassa. Pidemmällä aikavälillä valinta voi suosia uroksia,

jotka panostavat lisääntymiseen enemmän nuorena. Tällöin seurauksena voi olla nopeampi ruumiinkasvu, pienemmät rasvavarastot ja riskialttiimpi käyttäytyminen kiima-aikana (Festa-Bianchet 2003).

### Mitä pienemmät vasat, sitä pienempi hirvikannan tuotto

Väitöskirjatutkimuksessani selvitettiin myös vasapainojen vaihtelua ja naarasvasojen painojen ja kannan tuottolukujen yhteisvaihtelua ja maiden välisiä eroja suomalaisessa ja norjalaisessa hirvisaalis- ja havaintoaineistossa. Naarasvasojen painolla ja kannan tuottoluvuilla havaittiin olevan positiivinen yhteys, mikä oli odotettavissa (Tiilikainen ym. 2012). Suurista vasoista tulee usein suuria aikuisia, joiden jälkeläiset lisääntyvät paremmin. Koska ruumiinpaino on keskeistä selviytymiselle (esim. Stearns 1992, Sand 1996b, Ericsson ym. 2002), hirvenvasojen paino ei ole tärkeää ainoastaan yksilölle itselleen vaan myös hirvikannalle. Pienistä vasoista tulee mitä todennäköisimmin pieniä aikuisia. Mikäli alueelliset vasapainot ovat keskimäärin alhaisia, voivat näiden pienikokoisten ikäluokkien vaikutukset (cohort effects) olla merkittäviä kannan dynamiikalle (Albon ym. 1987, Solberg ym. 2004, 2007, 2008). Keskimäärin vasatuoton havaittiin olevan korkeampaa alueilla, joilla vasapainot olivat korkeita (Tiilikainen ym. 2012). Tämä viittaa kannan tuottavuuden olevan parempaa alueellisten olosuhteiden ollessa vasan painonkehityksen kannalta suotuisimmat. Koska hirven yleisesti oletetaan omaksuvan vaihtelevasti sekä yleiseen kuntoisuuteen että vuotuisiin ravinto-olosuhteisiin perustuvia lisääntymistaktiikoita (Carranza 1996, Jönsson 1997, Mysterud ym. 2005), oli vasojen kasvuolosuhteilla edellisenä kesänä suurin merkitys kannan tuottoluvuille.

Viime vuosina pohjoismaisissa vasapainoissa ja tuottoluvuissa on havaittu alenevaa trendiä (kuva 3). Voimakkaalla vasaverouksella sekä nuorten ja aikuisten urosten metsästyksellä tuotavien naaraiden osuus ja vuotuinen hirvikannan kasvu ovat lisääntyneet. Sitä vastoin naaraiden ruumiinpainossa, hedelmällisyydessä ja tuottoluvuissa on havaittu alentumista (Lavsund ym. 2003, Solberg ym. 2002, 2006). Erityisen selvää lisääntyvien naaraiden kunnan huonontuminen ja tuottolukujen heikentyminen on ollut Norjassa, jossa hirvitiheydet ovat suuret (Lavsund ym. 2003, Solberg ym. 2002). Samaan aikaan Suomessa hirvikannan tiheyttä on pidetty suhteellisen alhaisena norjalaiseen tilanteeseen verrattuna. Näin myös vasapainot ja kannan tuottoluvut ovat Suomessa keskimäärin huikeasti norjalaisia paremmat, vaikkakin hienoista alenemista on havaittavissa myös



Kuva 3. Vuosittainen vaihtelu keskimääräisissä vasapainoissa (ylinnä, sonnivasat mustalla ja lehmävasat harmaalla), keskimääräisessä kaksoasteessa (keskellä), ja keskimääräisessä vasomisasteessa (alinnä) Suomessa (mustalla) ja Norjassa (harmaalla) vuosina 1991–2006 (alkuperäinen kuva; Tiilikainen ym. 2012). Vasojen ruumiinpaino on mukautettu 15. lokakuuta metsästyspäivän vaihtelun kontrolloimiseksi.

Fig. 3. Annual variation in average carcass weight of calves (upper, males in black and females in grey), in average twin rate (middle), and in average calving rate (below) in Finland (black) and Norway (grey) during 1991–2006. Calf carcass mass is adjusted for variation in kill date.

suomalaisissa tuottoluvuissa (kuva 3). Tämä voi toisaalta olla seurausta 2000-luvun voimakkaasta kannan pienentämisestä, jolloin tiheystavoitteisiin pääsemiseksi myös aikuisia naaraita metsästettiin (Nygrén ym. 2000, Rusila ym. 2001, 2002, 2003, Pusenius ym. 2008).

Kiinnostavaa on, että korkeat tuottoluvut olivat yhteydessä tasapainoiseen lehmä-sonnisuhteeseen (Tiilikainen ym. 2012). Populaatioissa, joissa urosten lukumäärä ja/tai ikärakenne on nuori, naaraiden tuottavuuden tiedetään pienentyvän pääasiassa viivästyneen kiiman vuoksi (Mysterud ym. 2002, Solberg ym. 2002, Sæther ym. 2003, Milner ym. 2007). Lisäksi nuoret naaraat tulevat kiimaan myöhemmin, jolloin ne myös synnyttävät myöhemmin (Sæther ym. 2003). Vasojen painonkehitystä ajatellen olisi suotuisampaa, että naaraiden hedelmöitys tapahtuisi kiima-ajan alkuvaiheessa. Tällöin vasat syntyisivät aiemmin keväällä ja saisivat näin pidemmän kasvuajan ennen talvea. Mikäli vasat syntyvät hyvin myöhään keväällä, ne eivät ehkä enntä kasvaa riittävän hyväkuntoiseksi ennen talven tuloa (Geist 1999, Milner ym. 2007). Myöhään syntyneistä vasoista tulee todennäköisimmin pieniä aikuisia ja niiden selviäminen vaarantuu. Tällä voi pitkällä aikavälillä olla vaikutusta

kannan tuottavuuteen. Kannanhoitoa ja -seurainta ajatellen tutkimukseni osoitti kaksoasteen soveltuvan parhaiten alueellisten hirvikantojen ravitsemuksellisen tilan vertailuun. Kaksoaste on linkittynyt tiiviisti kelpoisuuteen eikä siihen juurikaan vaikuta kantavien hirvilehmien keskenmenot eikä metsästyskuolleisuus. Keskimääräiset saalisvasojen painot sen sijaan kuvastavat alueellisten elinolosuhteiden vaihtelua, sillä varhainen ruumiinpainon kasvu on hyvin herkkä ravinnon määrän ja laadun sekä muiden elinolosuhteiden vaihteluille (Tiilikainen ym. 2012).

### Johtopäätökset ja tulevaisuuden tutkimustarpeet

Hirvenmetsästyksessä tapahtuneiden muutosten myötä myös hirven kasvussa, lisääntymispanostuksessa ja kannan tuottavuudessa on tapahtunut muutoksia. Kestävän hirvenmetsästyksen ja kannanhoidon vuoksi olisikin hyödyllistä selvittää tarkemmin, mitkä tekijät ja mekanismit nyt havaittujen muutosten takana ovat. Tämä edellyttää saalishirvien iän määrittämistä, jotta iän vaikutus painoon ja sarvien kokoon voidaan sulkea selityksinä pois ja toisaalta, jotta kannan ikärakenteesta

Photo: Asko Hämäläinen



Metsästyksen seurauksena hirvisonnien ikärakenne on nuorentunut.

*Nowadays the mean age of male moose is rather low.*

voidaan saada tarkempi käsitys. Koska suomalaisen hirvikannan tiheys on suhteellisen alhainen muihin Pohjoismaihin verrattuna, eri syiden keskinäistä roolia nuorten urosten suurempaan ruumiin- ja sarvienkoon on vaikea arvioida. Mikä rooli metsästyksellä on esimerkiksi intensiivisen metsätalouden myötä mahdollisesti parantuneisiin ravinto-olosuhteita? Tähän vastaamiseen tarvittaisiin jatkotutkimuksia. Hirvikannan tuottavuus on kasvanut samaan aikaan kun nuorten uroshirvien koko ikään suhteutettuna (Tiilikainen ym. 2010). Voihan olla, että parantuneet ravinto-olosuhteet ovat vaikuttaneet nuorten uroshirvien kokoon positiivisesti. Koska sarvet ovat tärkeä lisääntymisornamentti ja muotoutuvat urosten välisen kilpailun ja naaraanvalinnan kautta, myös näiden tekijöiden suhteellinen merkitys hirven lisääntymisessä kaippaa lisätutkimusta. Kun huomioidaan, että hirvinaaraat suosivat suuria ja vanhempia hirvisonneja, herää kysymys millaista kumppanin valinta on hirvikannassa, joka on naarasvoittoinen ja urosten ikärakenne painottunut nuoriin ja pienempiin yksilöihin. Pohjoismaisesta hirvikannasta on tullut yhä naarasvoittoisempi ja urosten ikärakenteesta nuoria sonneja painottava. Nuorten hirvisonnien rooli lisääntymisessä on siten keskeinen hirvikannan dynamiikalle. Valikoivalla metsästyksellä on osoitettu olevan myös useita demografisia sivuvaikutuksia kuten sonnien vähäisen lukumäärän tai urosten ikärakenteen aiheuttamaa vasomisajan viivästymistä, jotka voivat lopulta vaikuttaa riistalajin kannan dynamiikkaan ja alentaa tuottavuutta (mm. Milner ym. 2007).

Hirvikannan rakenteelliset tekijät onkin otettu huomioon myös valmisteilla olevassa hirvikannanhoitosuunnitelmassa (J. Pusenius ja T. Nygrén, suull. ilm.). Nämä, yhdessä evolutiivisten vaikutusten huomioimisen kanssa ovat tärkeitä tekijöitä kestävässä hirvikannan hoidossa ja metsästyksessä. Yksilötasolla ikä ja ruumiinkoko lisääntymishetkellä ovat tärkeitä tekijöitä yksilön koko elinajan lisääntymismenestystä määritettäessä, mikä populaatiotasolla vaikuttaa ratkaisevasti kannan kasvunopeuteen. Lisäksi muutokset elinkierto-ominaisuuksissa vaikuttavat hirvikannan kestävään tuottoon, ja ovat siksi keskeisiä ja äärimmäisen tärkeitä kestävää kannanhoitoa ja metsästystä suunniteltaessa.

#### **Summary: The effects of selective harvesting on body and antler size and population productivity of moose**

Exploitation by humans has multifaceted consequences for wildlife. Selective harvesting regimes affect the demography of the remaining population, and increased mortality shortens life expectancy, affecting the optimal life history strategies. Moose populations are subject to intense harvesting (predominantly on juveniles and males) in order to maximise the annual harvesting yield. This article is based on my doctoral thesis. The aim of the thesis was to study the possible life history consequences of this selective harvesting.

Along with major changes in hunting practices, Finnish male moose growth patterns in terms of both body weight (Fig. 1) and antler size have increased. Furthermore, the results indicate that the reproductive investment of young males has increased in Finland (Fig. 2). This suggests that in female-biased populations

with a young male age structure, hunting may increase the reproductive investment of males favouring current reproductive investment over reproduction in the future. In general, the average moose body condition seems to be relatively good in Finland compared to other Scandinavian (e.g. Norwegian) moose populations (Fig. 3). There is a positive relationship between the body weights of female calves and population productivity, as large calves often become large and more fecund adults, and more fecund females create a more productive population. As body mass is a key life history trait, the body weight of moose calves is important, not only at an individual level but also at a population level. In populations of moose in poor condition, the variation in recruitment is more often due to varying environmental conditions than to varying body condition. Finnish moose population size and structure is regulated by harvesting.

The results suggest that young males have become an increasingly important factor in the Finnish moose population. As in the long term, young male age structure has been associated in other moose populations with several demographic side effects. This underlines the importance of monitoring moose populations and of evolutionarily enlightened management.

#### Kirjallisuus/References

Albon, S. D., Clutton-Brock, T. H. & Guinness, F. E. 1987: Early development and population dynamics in red deer: II. Density-independent effects and cohort variation. – *J. Anim. Ecol.* 56: 69–81.

Alvarez, F. 1994: Bone density and breaking stress in relation to consistent fracture position in fallow deer antlers. – *Acta Vertebrata* 21: 15–24.

Carranza, J. 1996: Sexual selection for male body mass and the evolution of litter size in mammals. – *Am. Nat.* 148: 81–100.

Clutton-Brock, T. H. & Albon S. D. 1982: Parental investment in male and female offspring in mammals. – Teoksessa/In: King's College Sociobiology Group (toim./eds.), *Current problems in sociobiology*, pp. 223–247. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Clutton-Brock, T. H., Albon, S. D. & Guinness, F. E. 1984: Maternal dominance, breeding success and birth ratios in red deer. – *Nature* 308: 358–360.

Clutton-Brock, T. H. 1991: The evolution of parental care. – *Monographs in behaviour and ecology*. Princeton University Press, New Jersey, US.

Coltman, D. W., O'Donoghue, P., Jorgenson, J. T., Hogg, J. T., Strobeck, C. & Festa-Bianchet, M. 2003: Undesirable evolutionary consequences of trophy hunting. – *Nature* 426: 655–658.

Coltman, D. W. 2008: Evolutionary rebound from selective harvesting. – *Trends Ecol. Evol.* 23: 117–118.

Ericsson, G. 1999: Demographic and life history consequences of harvest in a Swedish moose population. – Ph. D. thesis, Univ. of Umeå, Sweden 1999.

Ericsson, G., Ball, J. P., Wallin, K. & Broberg, M. 2001: Age-related reproductive effort and senescence in free-ranging moose, *Alces alces*. – *Ecology* 82: 1613–1620.

Ericsson, G., Ball, J. P. & Danell, K. 2002: Body mass of moose calves along an altitudinal gradient. – *J. Wildl. Manage.* 66: 91–97.

Fenberg, P. B. & Roy, K. 2008: Ecological and evolutionary consequences of size-selective harvesting: how much do we know? – *Mol. Ecol.* 17: 209–220.

Festa-Bianchet, M. 2003: Exploitative wildlife management as a selective pressure for the life-history evolution of large mammals. – Teoksessa/In: Festa-Bianchet, M. & Apollonio, M. (toim./eds.), *Animal Behaviour and Wildlife Conservation*, pp. 197–207. Island Press, Washington, USA.

Garel, M., Solberg, E. J., Sæther, B.-E., Herfindal, I., & Høgda, K.-A. 2006: The length of growing season and adult sex ratio affect sexual size dimorphism in moose. – *Ecology* 87: 745–758.

Gaillard, J.-M., Sempere, A. J., Boutin, J.-M., Laere, G. V. & Boisauvert, B. 1992: Effects of age and body weight on the proportion of females breeding in a population of roe deer (*Capreolus capreolus*). – *Can. J. Zool.* 70: 1541–1545.

Gaillard, J.-M., Festa-Bianchet, M., Delorme, D. & Jorgenson, D. 2000: Body mass and individual fitness in female ungulates: bigger is not always better. – *Proc. R. Soc. Lond. B* 267: 471–477.

Geist, V. 1999: Moose. Behavior, ecology, conservation. – Voyager Press, Stillwater, USA.

Ginsberg, J. R. & Milner-Gulland, E. J. 1994: Sex-biased harvesting and population dynamics in ungulates: implications for conservation and sustainable use. – *Conserv. Biol.* 8: 157–166.

Gordon, I. J., Hester, A. J. & Festa-Bianchet, M. 2004: The management of wild large herbivores to meet economic, conservation and environmental objectives. – *J. Appl. Ecol.* 41: 1021–1031.

Herfindal, I., Sæther, B.-E., Solberg, E. J., Andersen, R. & Høgda, K. A. 2006a: Population characteristics predict responses in moose body mass to temporal variation in the environment. – *J. Anim. Ecol.* 75: 1110–1118.

Herfindal, I., Solberg, E. J., Sæther, B.-E., Høgda, K. A. & Andersen, R. 2006b: Environmental phenology and geographical gradients in moose body mass. – *Oecologia* 150:13–224.

Jönsson, K. I. 1997: Capital and income breeding as alternative tactics of resource use in reproduction. – *Oikos* 78: 57–66.

Kokko, H., Lindström, J. & Ranta, E. 2001: Life histories and sustainable harvesting. – Teoksessa/In: Reynolds, J. D., Mace, G. M., Redford, K. H. & Robinson, J. G. (toim./eds.), *Conservation of exploited species*, pp. 301–322. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Laurian, C., Ouellet, J.-P., Coutois, R., Breton, L. & St-Onge, S. 2000: Effects of intensive harvesting on moose reproduction. – *J. Appl. Ecol.* 37: 515–531.

Lavsund, S., Nygrén, T. & Solberg, E. J. 2003: Status of moose populations and challenges to moose management in Fennoscandia. – *Alces* 39:109–130.

Loehr, J., Carey, J., Hoefs, M., Suhonen, J. & Ylönen, H. 2007: Horn growth and longevity: Implications for natural and artificial selection in thinhorn sheep (*Ovis dalli*). – *J. Evol. Biol.* 20: 818–828.

Loison, A., Gaillard, J.-M., Pelabon, C. & Yoccoz, N. G. 1999: What factors shape sexual size dimorphism in ungulates? – *Evol. Ecol. Res.* 1: 611–633.

Luoma, A. 2002: Moose hunting in Finland – management of a heavily harvested population. – Ph. D. thesis, Univ. of Helsinki, Helsinki 2002.

Meikle, D. B., Tilford, B. L. & Vessey, S. H. 1984: Dominance rank, secondary sex ratio and reproduction of offspring in polygynous primates. – *Am. Nat.* 124:173–188.

Metsästyslaki 615/1993: [Http://www.finlex.fi/fi/laki/ajantasa/1993/19930615](http://www.finlex.fi/fi/laki/ajantasa/1993/19930615)



- Milner, J. M., Nilsen, E. B. & Andreassen, H. P. 2007: Demographic side effects of selective hunting in ungulates and carnivores. – *Conserv. Biol.* 21: 36–47.
- Milner-Gulland, E. J., Bukreeva, O. M., Coulson, T., Lushchekina, A. A., Kholodova, M. V., Bekenov, A. B. & Grachev, I. A. 2003: Reproductive collapse in saiga antelope harems. – *Nature* 422: 235.
- Mysterud, A., Coulson, T., & Stenseth, N. C. 2002: The role of males in the dynamics of ungulate populations. – *J. Anim. Ecol.* 71: 907–915.
- Mysterud, A., Solberg, E. J. & Yoccoz, N. G. 2005: Ageing and reproductive effort in male moose under variable levels of intrasexual competition. – *J. Anim. Ecol.* 74: 742–754.
- Nilsen, E. B. & Solberg, E. J. 2006: Patterns of hunting mortality in Norwegian moose (*Alces alces*) populations. – *Eur. J. Wildl. Res.* 52: 153–163.
- Nygrén, T. & Pesonen, M. 1993: The moose population (*Alces alces*) and methods of moose management in Finland 1975–89. – *Finnish Game Res.* 48: 46–53.
- Nygrén, T., Tykkyläinen, R. & Wallén, M. 2000: Syksyn suurjahdin kohteena erittäin tuottava, nopeasti kasvanut hirvikanta. – *Riistantutkimuksen tiedote* 168:1–16 (in Finnish).
- Nygrén, T. 2003: The potential for multiple fecundity of moose in Finland. – *Alces* 39: 89–107.
- Nygrén, T., Puseenius, J., Tiilikainen, R. & Korpelainen, J. 2007: Moose antler polymorphism: age and weight dependent phenotypes and phenotype frequencies in space and time. – *Ann. Zool. Fennici* 44: 445–461.
- Nygrén, T. 2009: Suomen hirvikannan säätely – biologiala ja luonnonvarapolitiikkaa. – Ph. D. Thesis, Univ. of Joensuu, Joensuu 2009 (in Finnish).
- Proaktor, G., Coulson, T. & Milner-Gulland, E. J. 2007: Evolutionary responses to harvesting in ungulates. – *J. Anim. Ecol.* 76: 669–678.
- Puseenius, J., Pesonen, M., Tykkyläinen, R., Wallén, M. & Huittinen, A. 2008: Hirvikannan koko ja vasatuotto vuonna 2006. – *Teoksessa/In: Wikman, M. (toim./ed.), Monitoring game abundance in Finland in 2007. Riista- ja kalatalous, Selvityksiä 5/2008* (in Finnish).
- Ruusila, V., Pesonen, M., Tykkyläinen, R. & Wallén, M. 2001: Hirvikannan kasvu pysähtyi, mutta naaraista säästävää verotus pitänyt vasatuoton korkeana. – *Riistantutkimuksen tiedote* 173 (in Finnish).
- Ruusila, V., Pesonen, M., Tykkyläinen, R. & Wallén, M. 2002: Hirvikanta lähes ennallaan suurista kaatomääristä riippumatta. – *Riistantutkimuksen tiedote* 180 (in Finnish).
- Ruusila V, Pesonen M, Tykkyläinen R ja Wallén M 2003: Etelä-Suomen hirvikanta pieneni – Pohjois-Suomessa kasvu jatkui. – *Riistantutkimuksen tiedote* 187.
- Sand, H. 1996a: Life history strategies in moose (*Alces alces*): geographical and temporal variation in body growth and reproduction. – Ph. D. thesis, Univ. of Umeå, Umeå 1996.
- Sand, H. 1996b: Life history patterns of female moose (*Alces alces*): the relationship between age, body size, fecundity and environmental conditions. – *Oecologia* 106: 212–220.
- Sand, H., Cederlund, G. & Danell, K. 1995: Geographical and latitudinal variation in growth patterns and adult body size of Swedish moose (*Alces alces*). – *Oecologia* 102: 433–442.
- Sæther, B.-E. 1985: Annual variation in carcass weight of Norwegian moose in relation to climate along a latitudinal gradient. – *J. Wildl. Manage.* 49: 977–983.
- Sæther, B.-E. 1987: Patterns and processes in the population dynamics of the Scandinavian moose (*Alces alces*): some suggestions. – *Swed. Wildl. Res.* 2: 525–537.
- Sæther, B.-E. & Haagenrud, H. 1985: Geographical variation in body weight and sexual size dimorphism of Norwegian moose (*Alces alces*). – *J. Zool.* 206:83–96.
- Sæther, B.-E., Engen, S. & Solberg, E. J. 2001: Optimal harvest of age-structured populations of moose *Alces alces* in a fluctuating environment. – *Wildl. Biol.* 7:171–179.
- Sæther, B.-E., Solberg, E. J. & Heim, M. 2003: Effects of altering sex ratio structure on the demography of an isolated moose population. – *J. Wildl. Manage.* 67:455–466.
- Solberg, E. J. & Sæther, B.-E. 1994: Male traits as life-history variables: annual variation in body mass and antler size in moose (*Alces alces*). – *J. Mammal.* 75:1069–1079.
- Solberg, E. J., Loison, A., Ringsby, T. H., Sæther, B.-E. & Heim, M. 1999: Dynamics of a harvested moose population in a variable environment. – *J. Anim. Ecol.* 68:186–204.
- Solberg, E. J., Loison, A., Ringsby, T. H., Sæther, B.-E. & Heim, M. 2002: Biased adult sex ratio can affect fecundity in primiparous moose *Alces alces*. – *Wildl. Biol.* 8:117–128.
- Solberg, E. J., Loison, A., Gaillard, J. M. & Heim, M. 2004: Lasting effects of conditions at birth on moose body mass. – *Ecography* 27:677–687.
- Solberg, E. J., Rolandsen, C. M., Heim, M., Grøtan, V., Garel, M., Sæther, B.-E., Nilsen, E. B., Austrheim, G. & Herfindal, I. 2006: Elgen i Norge sett med jegeberøyne. En analyse av jaktmateriale fra overvåkningsprogrammet for elg og det samlede sett elg-materialet for perioden 1966–2004. – *NINA Rapport 125* 197 pp (In Norwegian with English abstract).
- Solberg, E. J., Heim, M., Grøtan, V., Sæther, B.-E. & Garel, M. 2007: Annual variation in maternal age and calving date generates cohort effects in moose (*Alces alces*) body mass. – *Oecologia* 154:259–271.
- Solberg, E. J., Garel, M., Heim, M., Grøtan, V. & Sæther, B.-E. 2008: Lack of compensatory body growth in a high performance moose *Alces alces* population. – *Oecologia* 158:485–498.
- Stearns, S. C. 1992: The evolution of life histories. – Oxford Univ Press, Oxford, UK.
- Stubsjøen, T., Sæther, B.-E., Solberg, E. J., Heim, M. & Rolandsen, C. M. 2000: Moose (*Alces alces*) survival in three populations in northern Norway. – *Can. J. Zool.* 78:1822–1830.
- Sylvén, S. 1995: Moose harvest strategy to maximise yield value for multiple goal management – A simulation study. – *Agri. Synthesis* 49:277–298.
- Tiilikainen, R. 2010: The effects of selective harvesting on life history traits of moose *Alces alces*. – Ph. D. thesis, Univ. of Eastern Finland, Joensuu 2010.
- Tiilikainen, R., Nygrén, T., Puseenius, J. & Ruusila, V. 2010: Variation in growth pattern of male moose after two contrasted periods of hunting. – *Ann. Zool. Fenn.* 47:159–172.
- Tiilikainen, R., Solberg, E. J., Nygrén T. & Puseenius, J. 2012: Spatio-temporal covariation in mean calf body mass and population productivity in Fennoscandinavian moose (*Alces alces*). – *Wildl. Biol.* 18:1–14.

Hyväksyty/Accepted 18.9.2012

Raisa Tiilikainen  
 Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos  
 Finnish Game and Fisheries Research Institute  
 Viikinkaari 4, P.O. Box 2  
 FI-00790 Helsinki, Finland  
 E-mail: raisa.tiilikainen@rktl.fi