

Juho Matala

Hirvieläintuhot muuttuvassa ilmastossa

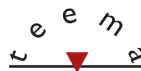
Matala J. (2020). Hirvieläintuhot muuttuvassa ilmastossa. Metsätieteen aikakauskirja 2020-10497.

Tieteen tori: Metsien terveys nyt ja tulevaisuudessa. 6 s. <https://doi.org/10.14214/ma.10497>

Yhteystiedot Luonnonvarakeskus (Luke), Luonnonvarat, Joensuu

Sähköposti juho.matala@luke.fi

Hyväksytty 12.12.2020



Metsien terveys nyt ja tulevaisuudessa

Johdanto

Ilmastonmuutos voi vaikuttaa metsätalouteemme monta kautta. Hiilidioksidipitoisuuden nousun ja ennustetun lämpötilan nousun vaikutuksia metsien kasvuun ja metsänhoitoon on Suomessa tutkittu jo pitkään. Viime vuosina on alettu kiinnittämään lisäntyvää huomiota ilmasto-olojen muuttumisen aiheuttamiin tuhoriskeihin. Hirvieläinten, toistaiseksi pääosin hirven (*Alces alces* L.), aiheuttamat tuhot ovat valtakunnan metsien inventoinnin (VMI) mukaan nykyisellään merkittävin taimikkovaiheen metsätuho.

Ilmastomallien ennakoimat muutokset etenkin talven pituudessa ja lumisuudessa voivat heijastua hirvieläinten elinpiirien käyttöön ja siirtymisiin uusille elinalueille, ja edelleen sitä kautta metsätuhojen määrään, laatuun ja alueelliseen jakaumaan. On arvioitu, että muuttuvat ilmasto-olosuhteet johtavat muutoksiin ravintoketjujen eri tasojen välisissä vuorovaikutuksissa. Nämä muutokset monimutkaistavat hirvieläinlajien kannan kehitykseen vaikuttavien tekijöiden arviointia ja siten vaikeuttavat myös metsätuhojen määrän ennustamista. Tässä kirjoituksessa käsittelen hirvieläintuhoissa jo näkyvissä olevia ja tulevaisuudessa mahdollisesti tapahtuvia muutoksia ja niiden yhteyksiä ilmastoon.

Hirvieläinten ja metsien vuorovaikutukset nykyilmastossa

Hirvieläinten ravinnonkäyttö muokkaa metsäekosysteemin rakennetta ja toimintaa. Suomessa hirvi vaikuttaa merkittävimmin mänty- ja lehtipuutaimikoiden kehitykseen: 2000-luvulla VMI:ssä laadultaan heikentyneitä on syöntituhojen vuoksi ollut noin 14 % mäntyvaltaisista taimikoista ja 17 % lehtipuuvallaisista taimikoista. Lisäksi erityisesti haapaan (*Populus tremula* L.) ja pihlajaan (*Sorbus aucuparia* L.) kohdistuva ravinnonkäyttö vaikuttaa metsien monimuotoisuuteen myös

luonnonsuojelualueilla. Hirvi hyötyi nykymuotoisesta metsikkötalouteen perustuvasta metsien hoidosta erityisesti talviravintoa tarjoavien männyn (*Pinus sylvestris* L.) taimikoiden kautta, kun niitä oli runsaasti tarjolla hirvikannan runsastuessa 1970-luvulla. Yhdessä säännellyn ja kannan kasvua tavoitelleen metsästyksen ja vähäisten petokantojen kanssa metsätalous siis osaltaan edisti hirvien runsastumista tuolloin.

Metsäkauriin (*Capreolus capreolus* L.) ja valkohäntäkauriin (*Odocoileus virginianus* Zimmermann) merkitys metsätuhonäkökuilmasta vahinkoeläiminä ja metsäekosysteemin muokkaajina on meillä toistaiseksi ollut hirveä pienempi ravinnonkäytön erilaisuuden vuoksi ja myös, koska kauriskannat ovat vasta olleet kasvu- ja levittäytymisvaiheessa. Kuitenkin myös metsä- ja valkohäntäkauriit hyödyntävät erityisesti pieniä taimikoita ravinnokseen ja ovat jo aiheuttaneet paikallisesti merkittäviä tuhoja. Ahvenanmaalla metsäkauris on 1980-luvun lopulta alkaen ollut alueellisesti merkittävin kuusen (*Picea abies* (L.) H. Karst.) ja männyn taimikoiden tuholainen.

Pienten hirvieläinten kantojen nousu ei hirven tavoin liity metsien rakenteessa tapahtuneeseen muutokseen, vaan niiden kohdalla kyse on pääsystä siirrettyinä niille luonnonolosuhteiden puolesta hyvin soveltuville alueille: valkohäntäkauris tuotiin Pohjois-Amerikasta 1930-luvulla, ja metsäkauriin maansisäisiä siirtoja tehtiin Perämeren rannikolta ja Ahvenanmaalta Etelä-Suomeen 1980- ja 1990-luvuilla. Leudot talvet 1990-luvulla ja 2000-luvun ensi vuosikymmeninä ja varsinkin valkohäntäkauriin osalta paikoin voimaperäinen talviruokinta ovat myös edistäneet lajien levittäytymistä ja kantojen runsastumista.

Ilmaston puolesta hirvi on hyvin sopeutunut Suomen nykyisiin olosuhteisiin, mutta metsä- ja valkohäntäkauriit elävät täällä levinneisyysalueensa rajalla. Esimerkiksi lumipeitteen paksuus vaikuttaa selvästi sekä valkohäntä- että metsäkauriin ravinnon ja elinympäristön valintaan sekä mahdollisuuksiin selvitä talvesta ja levittäytyä uusille alueille. Valkohäntäkauris on menestynyt parhaiten aluksi alkuperäisen istutusalueen lähialueilta Pirkanmaalta Lounais-Suomeen ja viimeksi vahvimmin levinnyt juuri vähälumisille Etelä- ja Länsi-Suomen rannikkoalueille. Nämä alueet vastaavat lumipeitteen paksuudeltaan ja kylmimmän kuukauden keskilämpötilaltaan melko hyvin aluetta, jolta laji Pohjois-Amerikasta tuotiin.

Ilmasto-olojen vaikutus hirvieläinkantoihin

Ilmasto voi vaikuttaa hirvieläimiin suoraan niiden elinoloissa tapahtuvien muutosten kautta, mutta myös epäsuorasti esimerkiksi ravintokasvilajiston ja sitä kautta ravinnonvalintamahdollisuuksien muuttumisen kautta. Molemmista löytyy maailmalta esimerkkejä, ja joitain mallinnukseen pohjautuvia arvioita on tehty. Tässä tarkastelussa on pääpaino suorissa elinoloihin vaikuttavissa tekijöissä, kuten lämpötiloissa ja lumipeitteessä tapahtuvissa muutoksissa, joita voi ehkä luotettavammin ennakoita nykytutkimusten valossa.

Hirvi on pohjoisen kylmiin olosuhteisiin hyvin sopeutunut suurikokoinen eläin. Tämän kylmään ilmanalaa sopeutumisen kääntöpuolena on herkkyyys energiaa kuluttavaan ja selviytymistä heikentävään lämpöstressiin, mikäli lämpötilat nousevat hirven kannalta liian korkeiksi. Hirvi pyrkii sopeutumaan tilanteeseen esimerkiksi elinympäristön valinnalla hakeutumalla viileämpiin maastonkohtiin. Pohjoisamerikkalaisen hirven on havaittu muuttavan käytöstään lämpöstressin vuoksi jo verraten alhaisilla lämpötiloilla: talvella muutoksia on havaittu, kun lämpötila on noussut yli $-5\text{ }^{\circ}\text{C}$:n; ja kesällä yli $+14\text{ }^{\circ}\text{C}$:n nousseet lämpötilat ovat saaneet hirvet reagoimaan. Suomessa tehdyssä tutkimuksessa hirvellä havaittiin elinympäristön valintamuutoksia, kun kesäaikana lämpötila nousi yli $+20\text{ }^{\circ}\text{C}$:n. Tällöin hirvet suosivat korkea- ja tiheälatvustoisia puustoja tai hakeutuivat rannikolla meren ääreen. Vaikutuksia ravinnonkäyttöön tai hirvien kuntoon ei tässä yhteydessä kuitenkaan tutkittu, joten johtopäätöksiä vaikutuksesta hirvikantaan ei ole tehtävissä.

Pohjois-Amerikassa on havaittu hirvien runsastuvan levinneisyyden pohjoisrajalla, mihin on ilmeisesti syynä metsänrajan siirtyminen pohjoisemmaksi ja ylemmäksi vuoristoissa, jolloin on syntynyt uusia hirville sopivia habitaatteja. Toisaalta hirvipopulaatioissa on havaittu ongelmia levinneisyysalueen eteläosissa sekä Pohjois-Amerikassa että Euroopassa. Hirvillä on esimerkiksi aiempaa enemmän loisia ja tauteja ja niiden vasatuotto on alhainen. Myös Suomessa etelän rannikkoalueilla on havaintoja hirvien heikentyneestä vasatuotosta. Ilmiön syistä ei kuitenkaan ole tutkimustietoa. Yleensä tällaiset muutokset ovat merkkejä siitä, että elinalue ei ole olosuhteiltaan optimaalinen. Tähän ovat voineet johtaa sekä lisääntyvän lämpöstressin kaltaiset tekijät tai muutokset elinympäristössä. Myös paremmin kyseisiin oloihin sopeutuneiden hirvieläinten määrien kasvu (Pohjois-Amerikassa valkohäntäkauris ja Euroopassa metsäkauris, täpläkauris (*Dama dama* L.) ja isokauris (*Cervus elaphus* L.)) lisää lajeille yhteisten parhaiden ravintokasvien kulutusta. Tämä ravintokilpailu voi hirven kannalta tarkoittaa sitä, että se joutuu siirtymään heikompilaatuiseen ravintoon, mikä voi edelleen johtaa edellä mainittuihin ongelmiin.

Sekä metsä- että valkohäntäkauris eivät ole kovin hyvin sopeutuneita kylmiin oloihin, ja varsinkin lumipeite tuottaa niille ongelmia jo yli 30–50 cm:n lumensyvyyden ylittyessä. Pohjois-Amerikassa valkohäntäkauriin populaatiot ovat leikkautuneet kovien talvien aiheuttamalla joukko-kuolemilla ja Suomessakin tästä saatiin esimerkki 1960-luvulla. Norjalaisessa tutkimuksessa taas havaittiin, ettei metsäkauriin populaatio kasva, kun maaliskuun lumensyvyys ylittää 30 cm. Metsä- ja valkohäntäkauriiden seuranta tutkimuksessa on Suomessakin havaittu lumensyvyydellä olevan selkeä yhteys elinpiirien kokoon. Erityisen selvästi lumensyvyyden kasvu pienensi elinpiiriä pohjoisimmilla yksilöillä. Tällöin lumensyvyys voi muodostua kriittiseksi tekijäksi talvesta selviytymisessä, kun ravintoresurssit ovat muutoinkin huonommat pohjoisemmissa oloissa ja niiden tehokas hyödyntäminen edellyttäisi liikkumista laajemmalla alueella, kuin lumiolojen puolesta on mahdollista. Toki talviaikainen ruokinta voi myös vaikuttaa elinpiirin keskittymiseen ruokinnan lähialueelle, jolloin talvesta selviytyminen päinvastoin helpottuu. Mittava talviruokinta parantaakin Suomessa molempien lajien selviytymistä talvesta ja on myös nostanut niiden tuotavuuden korkealle tasolle.

Ilmastonmuutoksen vaikutuksena voi Suomessa olla hirven kannalta parhaiden olojen ja hirvikannan painopisteen siirtyminen pitkällä aikavälillä pohjoisemmaksi. Tällä hetkellä arvioituna todennäköisin ilmastonmuutoksen vaikutus hirvieläimiin aiheutuu talvien lauhtumisesta, lumipeitteen ohentumisesta ja lumipeitteisen ajan lyhenemisestä, jolloin metsä- ja valkohäntäkauriille ilmastollisesti suotuisa alue laajenee. Tällöin on odotettavissa näiden lajien levittäytymisen edelleen pohjoisemmaksi ja edelleen runsastuminen etelässä. Kaikkien lajien osalta metsästyks on kuitenkin ratkaisevassa roolissa niiden runsastumisen ja levittäytymisen kannalta.

Hirvituhot ja lumiolojen muutos

Lumipeitteen paksuudella on todettu olevan merkitystä hirvituhojen syntyyn: paksun lumen aikaan hirvet liikkuvat vähän ja keskittyvät syömään pienen oleskelualueensa ravintoa suosien mäntytaimikoita. Tällöin tietylle alueelle keskittyneen syöntipaineen takia metsätaloudellinen tuhkokynnyks helposti ylittyy. Vastaavasti, jos sama hirvimäärä hankkisi ravintoa ilman lumen aiheuttamaa liikkumisrajoitetta, syöntikulutus kohdistuisi laajemmalle alueelle ja tuhkokynnyksen ylittyminen ei olisi niin todennäköistä. Voi siis spekuloida, että mikäli lumipeitteinen aika lyhenee ja lunta on vähemmän, etsii hirvi talviravintonsa laajemmalla alueella ja monipuolisemmasta lajistosta (varvut) eli metsätuhot vähenisivät.

Syntyvien metsätuhojen määrä on toki laajemmin katsottuna riippuvainen hirvimäärästä. Ja jos lumen vähenemisen myötä hyvälaatuisen ravinnon saatavuus paranisi, niin se toisaalta paran-

taisi hirvikannan tuottavuutta ja voisi ilman rajoittavia tekijöitä, kuten metsästys tai pedot, johtaa hirvikannan kasvuun ja lisääntyviin tuhoihin. Pohjoisessa ilmastonmuutoksen myötä lisääntyvä sadanta tulee todennäköisesti jatkossakin lumena, jolloin tuhot voivat myös lisääntyä. Eteläisissä oloissa taas hirvituhojen ja lumipeitteen välillä ole nykyoloissa voitu havaita selkeää yhteyttä, koska hirvikanta on ollut riittävän runsas aiheuttamaan tuhoja joka tapauksessa. Lisäksi lumettomissa oloissa hirvituhot kohdistuvat yleensä pienempiin taimikoihin, joissa on vähemmän syötävää pinta-alaa kohden. Lumipeitteen muutoksen suoraa vaikutusta metsätuhojen syntyyn on siis kaikkiaan vaikea ennakoida.

Metsä- ja valkohäntäkauriit metsätuholaisina

Yleisessä keskustelussa meillä metsäkaurista pidetään erityisesti pienten kuusen taimikoiden vahinkoeläimenä. Tämä todennäköisesti johtuu siitä, että hyvin tunnettuihin hirven syöntikohteisiin verrattaessa kuusi todella on enemmän metsäkauriin ruokalistalla talviaikaan. Ja alueilla, joilla molempia hirvieläinlajeja esiintyy, metsäkauriit todennäköisesti suosivat rehevämpiä ja useimmin nimenomaan kuuselle uudistettuja alueita. Pienten kuusen tai männyn taimien syömisen yleisyys metsäkauriilla näyttääkin riippuvan niiden alueittain vaihtelevasta saatavuudesta, ja useimpien tutkimusten mukaan mänty on suosittumpaa myös metsäkauriille, ja männyntaimien kannalta syönti on myös haitallisempaa. Hirven tapaan myös metsäkauriit käyttävät ravinnokseen nuoria lehtipuita (koivut (*Betula* spp.), haapa) paitsi talvella kasvaimia syöden myös kesällä riipien lehtiä ja syöden versoja.

Metsätalouden kannalta metsäkauriin tuhoriski rajoittuu muutamaan ensimmäiseen vuoteen heti uudistamisen jälkeen. Erityistä on, että riski on olemassa kaikille meillä viljellyille puulajeille erityisesti istutustaimilla. Talviruokinnan on meillä arvioitu vähentävän talviaikaisia metsätuhoja. Tästä ei kuitenkaan ole tutkimusnäyttöä, ja esimerkiksi hirtellä talviruokinnan on tutkimuksissa päinvastoin havaittu lisäävän myös metsätuhoja. Tämä johtuu sekä ruokinnan avulla luontaista tasoa korkeammalla pidetystä eläinmäärästä että liian ravintopitoisen lisäruokinnan aiheuttamasta tarpeesta tasapainottaa ruuansulatusta luontaisella puuvartisella ravinnolla. Metsäkauriskannan kasvun myötä sen aiheuttamat metsätuhot tullevat lisääntymään, ja niiden merkityksestä ja suhteesta muiden hirvieläinten vaikutuksiin tarvitaan meidän oloihimme soveltuvaa tietoa. Myös talviruokinnan todellinen merkitys metsätuhoriskille tulisi selvittää.

Valkohäntäkauriin alkuperäisellä levinneisyysalueella Pohjois-Amerikassa on niiden todettu voivan vaikuttaa metsäpuiden uudistumiseen sen mukaan, miten hyvin eri puulajit kelpaavat valkohäntäkauriille. Pitkään jatkunut syönti tai runsaat valkohäntäkauriskannat ovat vaikeuttaneet sekä luonnonmetsissä että talousmetsissä erityisen hyvin kelpaavien havupuulajien, kuten kanadanmarjakuusen (*Taxus canadensis* Marshall), kanadanhemlokin (*Tsuga canadensis* (L.) Carr.), kanadantuijan (*Thuja occidentalis* L.), balsamipihdan (*Abies balsamea* (L.) P. Mill.) ja strobuserikannan (*Pinus strobus* L.) uudistumista. Myös lehtipuista esimerkiksi tammien (*Quercus* spp.), koivujen ja amerikanhaavan (*Populus tremuloides* Michx.) uudistumisen on todettu heikentyneen runsaiden valkohäntäkauriskantojen vaikutuksesta. Ainoan Suomessa tehdyn tutkimuksen mukaan valkohäntäkauriin luontaiseen talviravintoon täällä kuuluvat mänty, kuusi ja lehtipuut, joista suosituimpina haapa ja pihlaja.

On siis ilmeistä, että mikäli valkohäntäkauriita on runsaasti suhteessa ravintovaroihin, voi suosituimpiin puulajeihin kohdistuva syönti aiheuttaa Suomessakin metsätalousnäkökulmasta merkityksellisiä metsätuhoja. Viime vuosina valkohäntäkauriskanta on Etelä- ja Lounais-Suomessa kasvanut hyvin voimakkaasti, ja tämän uuden tilanteen vaikutuksia sekä metsätuhoihin yleisesti että erityisesti lehtipuulajien sekametsien uudistumisen edellytysten suhteen olisi tarpeen selvittää.

tää. Tammen (*Quercus robur* L.) uudistumisen ongelmista on jo paikallisia havaintoja. Samoin kuin metsäkauriilla, myös valkohäntäkauriilla talviruokinnan todellinen merkitys metsätuhojen kannalta tulisi myös selvittää.

Hirvieläinkantojen koko ja metsätuhojen määrä

Hirvieläinten aiheuttamien metsätuhojen näkökulmasta hirvieläinten määrä on keskeinen kysymys. Hirven osalta saimme VMI:n hirvituho- ja metsävaratietoja hirvikantatietoihin yhdistäneessä tutkimuksessamme selkeitä tuloksia siitä, että hirvien määrä on keskeinen metsätuhojen pinta-alan selittäjä. Etelä-Suomea lukuun ottamatta parhaiten alueellisia tuhoja saatiin ennustettua, kun selittäjänä käytettiin hirvien määrää suhteessa niiden tärkeimpään talviravintoresurssiin eli männyntaimikoiden pinta-alaan. Koko maahan tuon tutkimuksen tuloksia yleistäen voi todeta, että alueellisen hirvitiheyden noustessa tasolta 2 hirveä per 1000 hehtaaria tasolle 6 hirveä per 1000 hehtaaria nousee kyseisen alueen hirvituhojen pinta-ala kaksinkertaiseksi.

Metsä- ja valkohäntäkauriin osalta ei toistaiseksi ole meidän pohjosiin oloihimme soveltuvia arvioita eläinmäärien ja metsätuhojen suhteesta. Keski-Euroopan oloissa on arvioitu jopa 80–100 kaurisyksilön per 1000 ha olevan mahdollinen ilman, että metsien kantokyky ylittyy, mutta metsätalousnäkökulmasta tuhoja tulee pienemmälläkin eläinmäärillä. Ahvenanmaalla on 1990-luvulla todettu noin 45 % havupuuntaimikoista olleen metsäkauriin syöntituhojen vuoksi laadultaan alentuneita, kun kaurismäärä tuolloin oli noin 100 yksilöä per 1000 ha. Pohjois-Amerikan boreaalisissa osissa valkohäntäkauriin on todettu vaikuttavan metsien uudistumisessa puulajisuhteisiin yli 30–50 yksilön per 1000 ha tiheyksillä. Yllä mainittuja tiheyksiä alkaa tällä hetkellä jo Etelä-Suomesta löytymään varsinkin, kun arvioidaan metsä- ja valkohäntäkauriiden yhteismäärää.

Edellä on käsitelty arvioita hirvieläinmäärien ja niiden metsätuhojen suhteesta lajikohtaisesti. Pienten hirvieläinten voimakkaan runsastumisen ja edelleen levittäytymisen vuoksi entistä tärkeämmäksi kysymykseksi nousee monilajisen ja runsaslukuisen hirvieläimistön yhteisvaikutus metsätuhoihin. Pienten hirvieläinten epäsuorasta vaikutuksesta mielenkiintoisen viitteen antaa tuore ruotsalainen tutkimus, jossa havaittiin runsaiden kaurismäärien kuluttavan suosituimpaa varpukasvillisuutta niin paljon, että hirvi joutuu käyttämään entistä enemmän mäntyä ravintonaan, mistä luonnollisesti seuraa metsätuhojen kasvua. Se, että edellä mainitussa tutkimuksessamme nimenomaan Etelä-Suomen ”kaurisalueilla” hirvitiheys männyntaimikoita kohden ei kovin hyvin selittänyt tuhoja, herättää pohtimaan, olisiko jo nyt osaselityksenä vastaavasti valkohäntä- ja metsäkauriin ravintokilpailu. Mahdollinen osaselitys olisi myös kauriiden suora pieniin taimikoihin kohdistunut ravinnonkäyttö, joka ei tutkimuksessamme näkynyt, koska kyseisten lajien yksilömääriä ei analyyseissä ollut mukana. Tulevaisuuden hirvieläintuhojen ennakoinnin kannalta asian tarkempi selvittäminen olisi tutkimuksen väärti.

Johtopäätökset

Mikäli hirvieläinmäärä kokonaisuudessaan kasvaa, tuhojen lisääntyminen on ilmeistä erityisesti pienissä taimikoissa. Ilmaston muuttuessa keskeistä on hirvieläinkantojen pitäminen tasolla, jolla metsätuhot jäisivät siedettäväksi. Hirven lisäksi myös valkohäntä- ja metsäkauriin kannansäätelyn tehostaminen tulee entistä tärkeämmäksi niiden levittäytyessä yhä laajemmille alueille olosuhteiden muuttuessa niille suotuisammiksi. Runsaiden hirvieläinkantojen yhteisvaikutus voi muutoin vaikeuttaa monilajisen puulajirakenteen säilymistä ja kehittymistä, mikä olisi hyödyllistä

metsien ilmastomuutokseen sopeutumiskyvyn ja ilmastomuutokseen liittyvien muiden riskien hallinnan kannalta.

Kirjallisuutta

- Melin M., Matala J., Mehtätalo L., Tiilikainen R., Tikkanen O.-P., Maltamo M., Pusenius J., Packalen P. (2014). Moose (*Alces alces*) reacts to high summer temperatures by utilizing thermal shelters in boreal forests – an analysis based on airborne laser scanning of the canopy structure at moose locations. *Global Change Biology* 20(4): 1115–1125. <https://doi.org/10.1111/gcb.12405>.
- Mystlerud A., Yoccoz N.G., Langvatn R., Pettorelli N., Stenseth N.C. (2008). Hierarchical path analysis of deer responses to direct and indirect effects of climate in northern forest. *Philosophical Transactions of The Royal Society B* 363(1501): 2357–2366. <https://doi.org/10.1098/rstb.2007.2206>.
- Nikula A., Matala J., Hallikainen V., Pusenius J., Ihalainen A., Kukko T., Korhonen K.T. (2020). Modelling the effect of moose *Alces alces* population density and regional forest structure on the amount of damage in forest seedling stands. *Pest Management Science*, id 6081. <https://doi.org/10.1002/ps.6081>.
- Pfeffer S.E., Singh N.J., Cromsigt J.P.G.M., Kalén C., Widemo F. (2021). Predictors of browsing damage on commercial forests – a study linking nationwide management data. *Forest Ecology and Management* 479, id 118597. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118597>.
- White M.A. (2012). Long-term effects of deer browsing: composition, structure and productivity in a northeastern Minnesota old-growth forest. *Forest Ecology and Management* 269: 222–228. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.12.043>.