

**TARTU ÜLIKOOL  
ZOOLOOGIA JA HÜDROBIOLOOGIA INSTITUUT  
LOOMAÖKOLOOGIA ÕPPETOOL**

Jaanus Remm

**Puuõõnsuste tihedus, omadused ning  
asustatus loomade poolt  
eri tüüpi kaitsealustes ja majandusmetsades**

Magistritöö

Juhendaja: Asko Lõhmus, *PhD*

**TARTU 2004**

# Sisukord

<b>1. Sissejuhatus</b> .....	3
1.1. Õõneloomad, puuõõnsused ja metsamajanduse mõju neile .....	3
1.2. Töö eesmärgid .....	6
<b>2. Metoodika</b> .....	9
2.1. Uurimisalad .....	9
2.2. Välitööd .....	11
2.3. Õõnsuste sobivuse hindamine .....	14
2.4. Andmeanalüüs .....	14
<b>3. Tulemused</b> .....	17
3.1. Puuõõnsuste tüübid, sobivus loomadele ja ava suund .....	17
3.2. Puuõõnsuste tihedus .....	19
3.3. Puuõõnsuste esinemist määravad tegurid ja hävimine .....	21
3.4. Puuõõnsuste asustatus teiseste õõneloomade poolt .....	24
<b>4. Arutelu</b> .....	26
4.1. Puuõõnsuste hulk erinevates metsades .....	26
4.2. Puuõõnsuste teke .....	29
4.3. Ava suunad .....	30
4.4. Puuõõnsuste omavaheline paiknemine .....	32
4.5. Puuõõnsuste hävimine ja eluiga .....	33
4.6. Puuõõnsuste asustatus .....	34
<b>Kokkuvõte</b> .....	36
<i>Summary</i> .....	38
<b>Tänuõõnad</b> .....	40
<b>Kirjandus</b> .....	41
<b>Lisa 1.</b> .....	48

# 1. Sissejuhatus

## 1.1. Õõneloomad, puuõõnsused ja metsamajanduse mõju neile

Puuõõnsused on elupaigaks paljudele lindudele, imetajatele ja putukatele (Johnsson *et al.* 1993; Carlson *et al.* 1998). Lindudel on peetud suluspesitsemise eeliseks avaspesitsemise ees väiksemat pesariüüste ohtu (Purcell & Verner 1999) ja soodsamat mikrokliimat (Martin & Ghalambor 1999).

Puuõõnsuseid kasutavad loomad nii pesitsemiseks kui ka puhkamiseks või talvitumiseks (Rudolph *et al.* 1990). Õõneloomad jagunevad primaarseteks (esmasteks), kes loovad ise õõnsusi, ja sekundaarseteks (teisesteks), kes kasutavad primaarsete õõneloomade poolt loodud või muul viisil tekkinud õõnsusi. Mõned autorid on eristanud veel „nõrku õõnerajajaid“ – näiteks puukoristajad (*Sitta* spp.) ja mõned tihaseligid (*Parus* spp.) suudavad pehmes või mädanenud puidus olevaid õõnsusi suuremaks uuristada (Li & Martin 1991; Isenmann & Martin 1996).

Ainsateks esmasteks õõneloomadeks Eestis on 8 liiki rähne (*Picinae*). Lisaks rähnide rajatud õõntele võib maastikes olla veel palju muul viisil tekkinud looduslike puuõõnsusi. Sellised õõned tekivad näiteks tüvelt murdunud okste kohtadele, kaugemalt murdunud jämedate oksatüügaste otsa, puulõhedesse ja muudesse vigastatud kohtadesse (Carlson *et al.* 1998; Lindenmayer *et al.* 2000). Näiteks Kesk-Rootsis on rähniõõnte osakaaluks vanades laialehistes lehtmetsades leitud ainult 24% (Carlson *et al.* 1998) ning segametsades 53% (Carlson 1994).

Esmased õõneloomad on metsades tugiliikideks, kes loovad pesitsusvõimalusi paljudele teistele õõneloomadele (Miller *et al.* 1998; Simberloff 1998), kusjuures viimastega on omakorda seotud veel teisedki loomad. Näiteks on leitud, et rändsete avaspesitsevate värvuliste tihedus sõltub boreaalsetes metsades tihaste (*Parus* spp.) asustustihedusest (Mönkkönen *et al.* 1990, 1997; Forsman *et al.* 1998). Tihaste arvukus omakorda sõltub puuõõnte hulgast maastikus (Newton 1994). Seega on õõnte olemasolu ja hulk oluline ka laiemalt metsa loomakoosluste struktuurile. Eestis pesitseb puuõõntes ka mitmeid haruldasi ja ohustatud liike nagu õõnetuvi (*Columba oenas*), karvasjalg-kakk (*Aegolius funereus*), siniraag (*Coracias garrulus*), lendorav (*Pteromys volans*) ja vapsik (*Vespa crabro*) (Lilleleht 1998). Sellepärast tuleks õõnsuste hulka ja paiknemist arvestada metsade säästlikul majandamisel. Näiteks tüügaspuude ja seenmädanikuga nakatunud

puude kõrvaldamine metsadest vähendab õõnelindude arvukust ja liigirikkust (Dickson *et al.* 1983; Li & Martin 1991; Schreiber & DeCalesta 1992; Inguld 1994; Steeger & Hichcock 1998; Haney & Lydic 1999).

Puuõõnsuse sobivus looma pesaks sõltub õõnsuse omadustest. Õõnsuse kvaliteeti määravad põhiliselt selle kättesaadavus võimalikele pesarüüstajatele ning mikrokliima sobivus pesitsemiseks. On näidatud, et lisaks pesarüüstele mõjutavad puuõõne omadused ka kurna suurust ning poegade suremust (Purcell *et al.* 1997). Õõnsuse ava peab olema piisavalt suur, et pesitsev loom ise sealt läbi pääseks (Peterson & Gauthier 1985; Johnsson *et al.* 1993), kuid samas piisavalt väike, et röövloomad sisse ei mahuks ning säiliks kaitse ebasoodsate väliste kliimatingimuste vastu. Ida-Poolas Bialowieza rahvuspargis on leitud, et salutihane (*Parus palustris*) eelistab asustada keskmisest väiksema lennuavaga õõnsuseid. See ei anna küll täielikku kaitset pesarüüste vastu, kuid hoiab edukalt ära suurte pesarüüstajate ligipääsu (Wesolowski 2002). Samuti on leitud, et maapinnast kõrgemal paiknevates õõntes olevaid linnupesi rüüstatakse harvem (Nilsson 1984<sup>a</sup>; Li & Martin 1991; Johnsson *et al.* 1993). Pesitsusedukust mõjutab mitmetel liikidel ka pesaõõne varjatus (Li & Martin 1991). Õõnsuse mikrokliima kujunemisel on oluline ava suund, sest puu pinna temperatuur võib puu eri külgedel erineda rohkem kui 12° C (Inouye 1976). See omakorda mõjutab õõnsuse sisetemperatuuri. Seetõttu kasutavad linnud külmemas kliimaga aladel soojemasse ilmakaarde avanevaid, ning soojemates piirkondades külmemasse ilmakaarde avanevaid õõnsuseid (Inouye 1976; Korol & Hutto 1984; Raphael 1985; Bergin 1991; Dobkin *et al.* 1995). Õõnsuse mikrokliima sõltub ka puu liigist. Näiteks Lõuna-Kanadas on leitud, et nahkhiir *Eptesicus fuscus* väldib okaspuudes olevaid õõnsuseid ja eelistab haabades olevaid, mille sisetemperatuur on päeval 5° C madalam (Kalcounis & Brigham 1998).

Enamik õõneloomade sigimisedukust ja asustustihedust kirjeldavad tööd on tehtud pesakastide abil. Näiteks Lääne-Soomes on pesakaste uuendades ja ümber paigutades leitud, et pesaõõne kvaliteet (ektoparasiitide hulk ja isoleeritus väliskliimast) või raskem leitavus pesa rüüstajatele ei mõjuta karvasjalg-kaku (*Aegolius funereus*) pesapaiga vahetust ega pesakastide asustamise sagedust (Korpimäki 1993). Lapimaal leiti, et metsa tüüp ei mõjuta must-kärbsenäpi (*Ficedula hypoleuca*) pesakasti valikut (Järvinen 1992). Samas on mitmed autorid leidnud pesakastide ja looduslike puuõõnte vahel erinevusi lindude pesitsusedukuses (Nilsson 1975, 1984<sup>a, b</sup>; Moller 1989, 1992, 1994; Kuitunen & Aleknonis 1992). On leitud, et võrreldes looduslike puuõõnsustega võib pesakastides pesitsevatel värvulistel [näiteks: porr (*Certhia familiaris*) tuhktihane (*Parus inornatus*), rasvatihane (*P.*

major) käblik *Troglodytes aedon*; lääne-sinilind (*Sialia mexicana*), must-kärbsenäpp (*Ficedula hypoleuca*)] olla madalam poegade suremus ja väiksem pesarüüste oht ning need linnud hakkavad varem munema (Nilsson 1984<sup>a,b</sup>; Kuitunen & Aleknonis 1992; Purcell *et al.* 1997). Samas on teistel liikidel [kodukakk (*Strix aluco*)] leitud pesakastides pigem väiksemat pesitsusedukusele kui puuõõnsustes (Lõhmus 2002<sup>a</sup>). Seega võib pesakastides pesitsevatel lindude sigimisedukus olla erinev puuõõntes pesitsevate lindude omast. Juhul, kui loomade valivus pesakastide või puuõõnte suhtes seostub isendi kvaliteedi ja omadustega oleks pesakastides pesitsevate lindudega tehtud uurimuse tulemused põhimõtteliselt erinevad puuõõntes pesitsevate lindudega tehtutest (Moller 1994). Seetõttu ei saa pesakastikatsetest saadud tulemusi alati üldistada kogu populatsioonile ning tuleks selgitada ka looduslike pesapaikade kvaliteeti ja muid omadusi ning loomade eelistust nende suhtes.

Paljudes töödes on näidatud, et puuõõnsuste hulk limiteerib õõneloomade asustustihedust. Selle näitamiseks on tehtud põhiliselt kahte tüüpi katseid. Esimese tüübi puhul on pesakaste lisades tõstetud saadavalolevate õõnsuste hulka. Teise tüübi puhul on blokeeritud olemasolevaid puuõõnsusi. Mõlemal juhul jälgitakse, kas loomade arvukus või liigirikkus katsealal muutub (Newton 1994). Juhul, kui puuõõnte hulk limiteeriks õõnevärvuliste arvukust, õnnestuks pesakaste lisades õõneloomade arvukust tõsta (nt. Haagvar *et al.* 1990). Kui õõnsuste hulk oleks optimaalsel tasemel, saaks õõnsusi sulgedes küll vähendada õõneloomade arvukust, kuid pesakastide lisamisel mõju ei oleks (nt. Brush 1983). Õõnsuste hulk on limiteerivaks teguriks enamasti majandatud metsades, kust on kõrvaldatud tüügaspuid (Newton 1994).

On ka mitmeid töid, kus on jõutud järeldusele, et puuõõnte hulk metsas ei ole õõneloomade arvukust piiravaks teguriks. Näiteks Lõuna-Walesi laialehistes metsades on puuõõnte madala asustatuse ja lindude ruumilise paiknemise alusel järeldatud, et õõnsuseid on piisavalt palju (Edington & Edington 1972). Õõnsusi on suletud näiteks tamme-männi segametsades, kus blokeeriti kahel aastal keskmiselt 1,8 ja 2,9 puuõõnsust hektaril kuid õõnelindude arvukus selle tagajärjel ei langenud (Waters *et al.* 1990). Lõuna-Carolinas (Ida-USA) jõeäärsetesse metsadesse paigutati pesakaste, tõstes nii lõunaliugurile (*Glaucomys volans*) sobivate pesapaikade hulka vähemalt 65% võrra. Kuid liugurite populatsiooni suurus pärast manipulatsiooni ei tõusnud. Sellest järeldati, et sobivate puuõõnte hulk ei limiteeri populatsiooni (Brady *et al.* 2000).

## 1.2. Töö eesmärgid

Käesolevas töös selgitan õnelloomade pesitsustingimusi tüüpilisel Eesti metsamaastikul: hindan puuõõnsuste hulka ja sobivust õnelloomadele eri biotoopides ning võrdlen majandusmetsasid esinduslikule looduskaitsealale jäävatega.

- 1. Kirjeldan õõnevärvuliste eelistusi pesapaiga valikul erinevate õõne omaduste suhtes.** Varem on selliseid eelistusi hinnatud korraga vaid üksikute liikide puhul ja üksikute õõne omaduste kohta (nt. Johnsson *et al.* 1993; Kalcounis & Brigham 1998; Wesolowski 2002). Puuduvad uurimused, kus oleks hinnatud ühes piirkonnas korraga paljude tunnuste osas kogu õõnevärvuliste kooslust. Seega on teadmata eri omaduste suhteline olulisus. Käesolevas töös modelleeritakse õõnsuste asustatust arvestades korraga õõnsuste mõõtmeid ja tüüpi ning õõnepuude liiki, tüüpi ja paiknemist maastikus; samuti käsitletakse õõnsuse ava suuna olulisust.
- 2. Selgitan teistele õnelloomadele sobivate õõnsuste tihedust erineva koosseisuga metsades.** Hemiboreaalses metsades on sellealaseid töid tehtud vähe. Teada on kaks uurimust Rootsist (Sandström 1992 ja Carlson *et al.* 1998), millest üks on tehtud piirkonnale ebatüüpilises laialehises metsas (Carlson *et al.* 1998) ning üks Kanadast, kus kirjeldati vaid suuri, sõnnpea-sõtkastele (*Bucephala albeola*) sobivaid õõnsusi (Gauthier & Smith 1987). Eesti metsade kohta andmed puuduvad. Seega pole võimalik metsade majandamise käigus säästa õnelloomadele pesitsusbiotoobina soodsaid õõnerohkeid puustuid. Samuti pole uuritud kõiki erinevaid metsabiotoope, vaid üksnes teatud (enamasti mittejuhuslikult valitud) puustuid. Seega pole saadud esinduslikku läbilõiget metsamaastikust ega teata, kui suured on erinevused õõnte tiheduses eri tüüpi metsade vahel. Võib eeldada, et meie taimkattevööndis on lehtmetsades õnelloomadele sobivaid õõnsusi rohkem kui okasmetsades, sest lehtpuudesse tekib õõnsusi suhteliselt sagedamini (nt. Van Balen *et al.* 1982; Harestad & Keisker 1989; Li & Martin 1991; Sandström 1992; Carlson 1994; Stenberg 1996; Ivanchev 1998; Mazgajski 1998). Rähniõõnte tihedus võiks eriti suur olla haavikutes, sest haavad (*Populus* spp.) on tihti rähnide poolt pesa rajamisel eelistatuimaks puuliikideks (Harestad & Keisker 1989; Li & Martin 1991; Carlson 1994; Stenberg 1996; Ivanchev 1998; Mazgajski 1998). Õõnepuude tihedus peaks olema kõrge ka vanades metsades, mida eelistavad asustada rähnid (Virkkala *et al.* 1994; Fernandez & Azkona 1996) ning kus on ka muude

looduslike õõnte tekkeks soodsamad tingimused (Van Balen *et al.* 1982; Lindenmayer *et al.* 1993; Fan *et al.* 2003).

- 3. Kirjeldan seose pesitsevate rähnide ning rähniõõnte hulga ja tiheduse vahel.** Selline seos võimaldaks teistel sarnastel aladel lihtsamalt hinnata puuõõnte hulka teades või hinnates pesitsevate rähnide tihedust. Varasemast teaduskirjandusest sellise seose kirjeldust teada ei ole.
- 4. Hindan metsade majandamise mõju õõnsuste tihedusele.** Palju on uuritud küll metsamajanduse mõju lindude arvukusele ja liigirikkusele (hemiboreaalsel aladel nt. Nilsson 1979; Sandström 1992; Virkkala *et al.* 1994), kuid majandamise mõjust puuõõnsuste kui pesapaikade hulgale on tehtud vähe uurimusi (Sandström 1992 Kesk-Rootsi ja Graves *et al.* 2000 Lääne-Virginia, Ida-USA). Metsamajanduse mõju näitamine ei pruugi olla sugugi lihtne. Ühest küljest võib eeldada, et looduskaitsealal on puuõõnsusi rohkem. Majandusmetsade hooldamisel kõrvaldatakse sealt haiged ja surnud puud, milles on nii rähni- kui ka muid looduslike õõnsusi sagedamini kui elusates puudes (Harestad & Keisker 1989; Ivanchev 1998; Moorman *et al.* 1999). Samuti peaks kaitsealal olema rohkem vanu metsi ja jämedaid puid, kuhu võiks hulgaliselt õõnsusi tekkida (Van Balen *et al.* 1982; Fernandez & Azkona 1996). Teisalt võivad kaitsealad olla ebaesinduslikud õõnerikaste metsatüüpide osas. Seega tuleb majandamise mõju käsitleda eraldi maastiku ja samade omadustega puistute mastaabis.
- 5. Kirjeldan õõnsuste omavahelist agregeeritust,** mille kohta on varem antud küll hinnanguid (nt. Johnsson *et al.* 1993), kuid statistiliselt kontrollitud arvulisi näitajaid selle kohta ei ole. Õõnte grupeerumise korral paikneb enamus õõnsusi väikesel pindalal. Õõneloomade territoriaalsuse tõttu jääks suur osa õõnsusi kasutamata ning õõnte puudumise tõttu enamikul alal oleks suur osa metsa asustamata. Võib eeldada, et majandusmetsades on õõnepuud tugevamalt agregeeritud kui kaitsealal. See võib olla tingitud lageraietega majandamise käigus tekkinud olukorrast, kus enamik metsa on suhteliselt noor ning sobimatu õõnsuste tekkeks. Samuti võivad rähniõõned olla agregeerunud teisiti kui muud looduslikud õõned, sest rähniõõnte paiknemist mõjutab lisaks puudel olevate vigastustele (Harestad & Keisker 1989; Ivanchev 1998) ka rähnide territoriaalsus ja käitumuslikud omapärad (Rolstad *et al.* 1995).

**6. Selgitan õõnte eluiga, mis võimaldab prognoosida õõnsuste dünaamikat nii kaitstavates kui majandusmetsades.** Õõnsuste eluea ja hävimissageduse kohta on varem saadud piirkonniti väga erinevaid tulemusi (Nilsson *et al.* 1990; Sedgwick & Knopf 1991; Günther & Hellmann 1995; Wesolowski 1995), kusjuures pole eristatud eri omadustega õõnepuid. Eeldan, et surnud puud murduvad sagedamini kui elusad ning selle erinevuse kindlaksmääramine võimaldaks täpsemalt hinnata majandusmetsades säilitatavate elusate säilikpuude ja tüügaspuude tähtsust ja vajalikkust hulka .



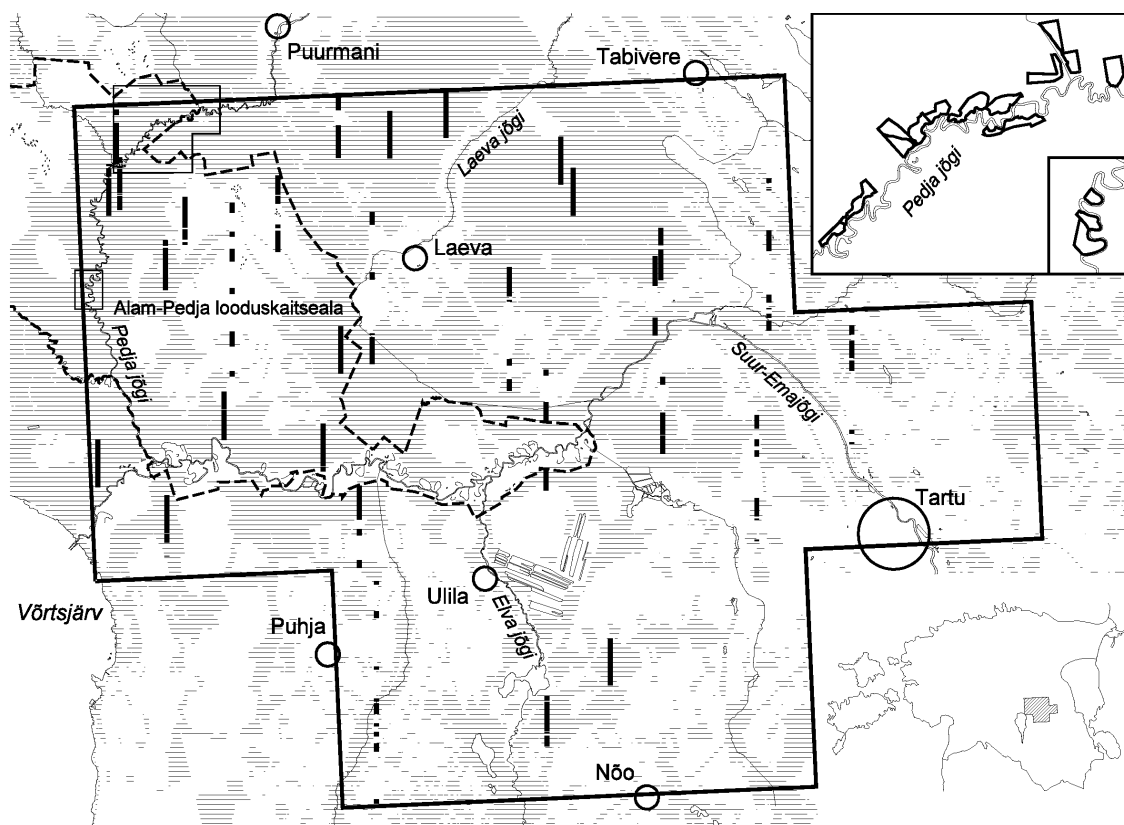
## 2. Materjal ja metoodika

### 2.1. Uurimisalad

Juhuslike piiridega vaatlusala, suurusega 900 km<sup>2</sup> (9 UTM-ruutu), paiknes Kesk-Eestis põhiliselt Loode-Tartumaal. Vaatlusala pindalast moodustasid metsad 49% (sellest pool soometsad), põllumajanduslik maa 36%, siirdesood ja rabad 8%, asulad 3%, jõeluhad 2% ning veekogud 2%. Puistute koosseisu kuulusid kased (*Betula pendula* ja *B. pubescens*; 46%), harilik mänd (*Pinus sylvestris*; 17%), harilik kuusk (*Picea abies*; 15%), harilik haab (*Populus tremula*; 9%), hall lepp (*Alnus incana*; 7%), sanglepp (*A. glutinosa*; 6%) ning muud puuliigid (1%). Uuritud maastiku biotoopide jaotus ja metsade vanuseline struktuur on üldiselt iseloomulik Eesti keskmisele, kuigi kase osakaal metsades oli kõrgem ja okaspuude oma madalam (Lõhmus 2002<sup>b</sup>). Kuna sama uurimisala on kasutatud ka mitmes varasemas töös (nt. Lõhmus 2002<sup>b</sup> 2003, 2004), siis võimaldab see edukalt seostada töö tulemusi varem saadutega.

Töös kasutatud andmed on kogutud kahes osas: 30 juhutransektil, et saada esinduslik läbilõige kogu metsamaastikust, ning Pedja jõe alamjooksu jõeäärsetes lammi- ja soometsades, mis kõrge õõnetihedusega majandamata piirkonnana võimaldas hinnata millised on õõnsuste omadused ja asustus looduslikele oludele lähedastes tingimustes (joonis 1).

**Juhutransektide** piiritlemiseks genereeriti metsamaale (mets ja raiesmikud) juhusliku asetusega punktid. Kuna Alam-Pedja looduskaitseala metsad hõlmasid uurimisalale jäänud metsamaast väiksema osa (23%), asetati sinna 10 punkti ning majandusmetsadesse 20 punkti. Igast punktist pikendati põhja ja lõuna suunas 1 km sirge, millest sai transekti keskjoon. Kindel suund valiti selleks, et vältida transektide ristumist. Kui transekt jõudis metsa servani, siis katkestati see ja jätkati teisel pool avamaastikku olevas metsas. Samuti võis looduskaitseala katkestada majandusmetsas oleva transekti. Kui transekt jõudis uurimisala piirini, pikendati seda vastavalt teises suunas. Juhupunktide genereerimisel ja transekti keskjoonte paigutamisel võeti metsamaa aluseks Eesti Põhikaart ning vajadusel korrigeeriti transektide paiknemist vastavalt tegelikule metsamaa paiknemisele välitööde käigus. Lõpuks jäid transektide pikkused vahemikku 1340 - 2010 m. Transektide laiuks oli 100 m (50 + 50m keskjoonest) ja uuritud ala kogupindalaks 598,2 ha.



**Joonis 1.** Vaatlusalade paiknemine 900 km<sup>2</sup> suurusel (9 UTM-ruutu) uurimisalal. Näidatud on Alam-Pedja looduskaitseala (piiratud katkendjoonega), metsamaa (viirutatud ala, vastavalt Eesti Baaskaardile), tähtsamad veekogud (peened jooned) ja asulad (ringid). Jämedad vertikaaljooned tähistavad 30 kahekilomeetrist juhutranssekti ning joonise paremas ülanurgas on toodud Pedja jõe alamjooksu jõeäärsetes metsades oleva 16 vaatlusala paiknemine.

Transektidele jäänud metsamaa jagati suktsessioonistaadiumi järgi kolmeks 1) raiesmik ja võsa (kuni 25-aastane), 2) noor või keskealine mets, ning 3) vana mets (vähemalt 80-aastane). Metsa vanus määrati riigimetsa osas puistu takseerandmete põhjal, erametsade osas visuaalselt või (üksikjuhtudel) puude vanuse määramisel juurdekasvupuuriga. Metsad (va. raiesmikud ja võsa) jagati biotoobi järgi neljaks: 1) arukuusikud ja -okasmetsad (kuuse-männi metsad), 2) aru-sega- ja -lehtmetsad, 3) aru- ja soomännikud ning 4) soo-leht- ja -segametsad. Sellise jaotuse aluseks oli täpsemalt jagatud biotoopide grupeerimine metsa struktuurielementide sarnasuse järgi, et saavutada iga biotoobi jaoks üldistusteks piisavat pindala (Lõhmus *et al.*, koostamisel).

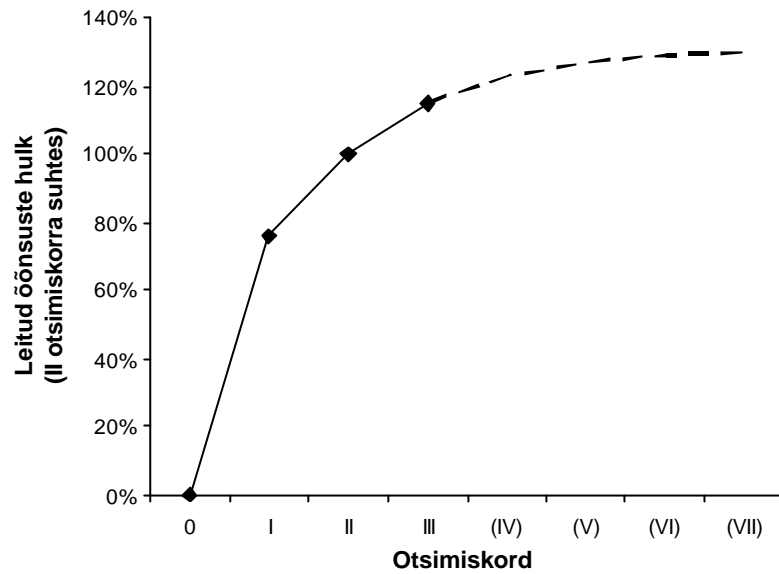
**Pedja jõe äärsetes majandamata metsades** piiritleti metsa koosseisule tuginedes 16 uurimisala, kogupindalaga 104,2 ha. Uurimisaladeks valiti 13 lammahaavikut, mille puhul võis varasemate tööde põhjal eeldada kõrget õõnetihedust (Li & Martin 1991; Stenberg 1996; Carlson *et al.* 1998), ning haavikutega piirnevad sookaasikud (N = 6) ja muud metsad (kuusikud ning hall- ja sanglepikud; N = 6). Puistud olid 50 - 110 aasta vanused ning hõlmasid angervaksa, naadi, lodu ja sõnajala kasvukohatüüpe.

## 2.2. Välitööd

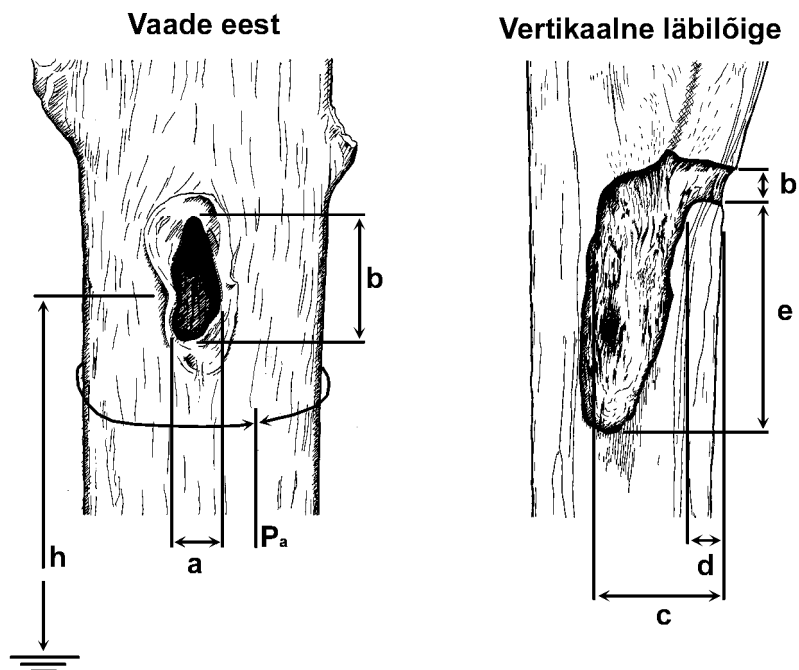
Jõeäärsetes metsades olnud uurimisaladel püüti leida kõik puuõõnsused. Selleks otsiti õõnsusi ajavahemikus 1998. a. oktoober kuni 2001. a. oktoober igal alal vähemalt viiel korral. Samuti jälgiti leitud õõnsuste asustatust ja hävimist, mida viidi läbi 2003. aasta juunini. Õõnsusi otsiti enamasti sügisel ja talvel, sest raagus puudega on nähtavus parem. Õõnsuste asustatuse määramiseks jälgiti kevadel ja suvel (pesitsusperioodil) maapinnalt õõneloomade pesitsemisele viitavat käitumist ja sisenemist õõnsustesse.

Juhutranssektidel otsiti õõnsusi 2002. a. sügisel ning 2003. a. kevadel. Enamikel transektidel otsiti õõnsusi kahel korral. Õõnsusi vaadeldi ainult maapinnalt kasutades binoklit ega mõõdetud nende sisemõõtmeid. Kuna kõik puudes olevad augud ei pruugi olla loomadele kasutuskõlblikud õõnsused, siis tugineti õõnte sobivuse hindamisel jõeäärsetes metsades õõnsuste mõõtmisel omandatud kogemusele. Hindamaks õõnte leidmise efektiivsust ning tegelikku koguhulka, otsiti õõnsusi kahel looduskaitseala ja neljal majandusmetsa kõige õõnerohkemal transektil ka kolmandat korda 2003. a. sügisest talveni. Peeti silmas, et õõnsuste otsimisele kulutatud aeg kõigil kordadel oleks võimalikult võrdne. Võrreldes teiseks otsimiskorraks leitud õõnepuude hulgaga leiti esimesel korral 76% ning kolmandaks korraks 115% õõnepuid. Kuna puuõõned ei ole võrdselt märgatavad, siis pole nii väheste otsimiskordade hulga korral võimalik koostada standardsele valemile vastavat leitavuskõverat. Umbkaudse kõvera sobitamisel ei tõusnud õõnsuste tegelik hulk kõrgemale kui 130% teise otsimiskorra tulemusest (joonis 2). Sellest järeldati, et kahe otsimiskorraga leiti keskmiselt üles vähemalt kolm neljandikku ( $100/130 = 77\%$ ) õõnepuudest.

Nii jõeäärsetes metsades kui ka juhutranssektidel leitud õõnepuud tähistati maastikus ja märgiti kaardile, määrati puu liik ja tüüp (elus või surnud) ning mõõdeti rinnasümbermõõt. Puuõõned jagati kaheks tüübiks – rähniõõned ja muud looduslikud õõned (peamiselt oksaaugud ja puulõhed; edaspidi: looduslikud õõned) – ning mõõdeti ava suund ja kõrgus maapinnast. Jõeäärsetes metsades mõõdeti enamuse õõnte ava läbimõõt, tagaseina kaugus, „läve“ paksus, õõne sügavus ja puu ümbermõõt ava kõrgusel (joonis 3). Õõnsustele ligipääsemiseks kasutati kokkupandavat redelit ja ronimisraudu. Õõned, mille puhul mõnda üksikut mõõdet ei õnnestunud mõõta, leiti see vastavalt mitmesele regressioonile mõõdetud mõõtude järgi, sest õõnsuste mõõdud korreleerusid omavahel. Juhutranssektidel leitud õõnsused jagati jõeäärsetes metsades omandatud mõõtmiskogemusele tuginedes ava läbimõõdu järgi nelja suurusklassi (tabel 1).



**Joonis 2.** Juhutransektidel õõnsuste leitavuse hindamiseks kasutatud umbkaudne seos (katkendjoon) otsimiskordade hulga ja leitud õõnsuste suhtelise hulga vahel. Kahe otsimiskorra tulemus on võetud 100%-ks. Andmed pärinevad I ja II otsimiskorra osas 30 transektilt ning III otsimiskorra osas 6 transektilt.



**Joonis 3.** Pedja jõe äärses metsades leitud õõnsuste mõõtmine: ava läbimõõt horisontaalselt (**a**), ava läbimõõt vertikaalselt (**b**), tagaseina kaugus (**c**), läve paksus (**d**), õõnsuse sügavus (**e**), puu ümbermõõt ava kõrguselt (**P<sub>a</sub>**) ning ava kõrgus maapinnast (**h**).

**Tabel 1.** Juhutransektidel puuõõnte suurusklassidesse jagamisel aluseks võetud õõne ava umbkaudne minimaalne läbimõõt, võimalik õõne rajanud rähniliik ning näited võimalikest teisestest pesitsejatest. Kõikide suurusklasside puhul võib olla tegu lisaks rähniõõntega ka muude looduslike õõntega. Vt. ka Lisa 1.

Suurus-klass	Umbkaudne ava väikseim läbimõõt (cm)	Võimalik rajaja	Näited võimalikest teisestest pesitsejatest
Väike	1 - 4	väike-kirjurähn,	õõnevärvulised, ühiselulised putukad
Keskmine	4 - 6,5	keskmise suurusega rähnid <sup>a</sup>	õõnevärvulised, värbkakk, ühiselulised putukad
Suur	6,5 - 11	musträhn,	sõtkas, õõnetuvi, karvasjalg-kakk, kodukakk, orav, ühiselulised putukad
Väga suur	>11	–	kodukakk, händkakk, nahkhiired, ühiselulised putukad

<sup>a</sup> hallpea-rähn, laanerähn, suur-kirjurähn ja valgeselg-kirjurähn.

Leidmaks õõnsuste ja rähnide hulga vahelist seost kaardistati 1999 - 2001 aastatel jõeäärsetel uurimisaladel pesitsevad rähnid. Linde kaardistati igal aastal kolmel korral mais ja juunis. Analüüsis kasutati õõnsuste arvu kohta 2001. aasta seisuga andmeid, kui oli teada kõige rohkem õõnsusi. Siinjuures eeldati, et õõnsuste hulk erinevatel aastatel on enam-vähem samal tasemel. Seega oli sellel aastal üles leidmata kõige vähem õõnsusi. Rähnide hulgaks arvestati kolme aasta keskmist.

Võrdlemaks õõnepuude liigilist ja tüübilist koosseisu metsas saadaval olevaga kirjeldati Pedja jõe äärsetel uurimisaladel 41 juhupuud. Uuritud haavikutesse ja kaasikutesse asetati juhusliku paigutusega punktid. Punktide hulk igas eralduses oli võrdeline ruutjuurega eralduse pindalast, arvestades, et kõige väiksemasse eraldusse jääks üks punkt. Sellisel viisil saadud juhupunktide hulk oli võrreldav jõelammi pikkusega. Kirjeldati juhupunktile lähim puu: määrati puu liik ja tüüp ning mõõdeti rinnasümbermõõt. Kirjeldamata jäeti puud, mille ümbermõõt oli väiksem kui 20 cm ja tüükad, mis olid madalamad kui 1,5 m. Selliste puude puhul eeldati, et need on sobimatud pesitsemiskõlbulike õõnte tekkeks, kuna õõnsusi sellistest puudest ei leitud. Juhupuude kaugus avamaastikuni mõõdeti kaardilt.

### 2.3. Õõnsuste sobivuse hindamine

Pedja jõe äärsetest metsades mõõdetud õõnsuste sisemõõtude järgi eristati õõneloomadele pesitsemiseks teoreetiliselt sobivad õõnsused. Aluseks võeti asustatud õõnsuste mõõtude minimaalsed ja maksimaalsed väärtused (lisa 1). Sobivateks loeti õõnsused, mille mõõtmed olid (vt. joonis 3): ava minimaalne läbimõõt (min. [a, b]) 2,1 - 3,5 cm (kõik õõneloomad) või 2,1 - 5 cm (õõnevärvulised); õõne horisontaalne läbimõõt ehk tagaseina kauguse ja läve paksuse vahe (c – d) 3,5 - 33 cm; õõne sügavus (e) 1 - 120 cm (kõik õõneloomad) ja 5 - 67 cm (õõnevärvulised). Analüüsis kasutati neile mõõtudele vastavaid õõnsusi.

### 2.4. Andmeanalüüs

Andmeanalüüsis teisendati õõnepuude ümbermõõt läbimõõduks, mis on metsanduses puude jämeduse standardmõõt. Samuti arvutati Pedja jõeäärsetes metsades mõõdetud õõntele ruumala (**V**). See leiti vastavalt eeldatavale silindrilisele kujule, mille läbimõõt oleks õõnsuse tagaseina kauguse (**c**) ja läve paksuse (**d**) vahe ning kõrgus õõnsuse sügavuse (**e**) ja ava vertikaalse läbimõõdu (**b**) summa (vt. joonis 3):

$$V = \pi \left( \frac{c - d}{2} \right)^2 (e + b)$$

Õõnsuste ava keskmise suuna leidmisel kasutati iga ava kohta vektorit, mille suund vastas ava asimuudile ja pikkus (kaal;  $w$ ) võrdus ühega (100%). Saadud vektorite suundade aritmeetilise keskmise leidmisel saadi keskmine ava asimuut, millele leiti 95%-usalduspiirid (Upton & Fingleton 1989). Vektorite keskmist pikkust (keskmist kaalu,  $w$ ) kasutati juhuslikust jaotusest erinevuse kontrollimiseks. Viimase puhul eeldati, et kõikide suundade esinemise tõenäosus on võrdne, mille puhul vektorite keskmine pikkus võrduks nulliga. Juhuslikule jaotusele 95%-usalduspiiri leidmiseks genereeriti Monte Carlo simulatsioonil 1000 korduses õõnsustega sama hulk juhusliku suunaga vektoreid, mille pikkuseks oli nagu õõnsustegi puhul üks. Iga korduse puhul leiti keskmine vektori pikkus. Usalduspiiri määramiseks jäeti kõrvale 5% keskmiselt kõige pikemate vektoritega kordustest.

Teiseste õõnelindude pesaõõne ava suuna eelistuse kontrollimiseks jagati suunad vastavalt põhiilmakaartele neljaks. Võrreldi asustatud õõnsuste ava suundade jaotust asustamata, kuid sisemõõtmete alusel eeldatavasti sobivate õõnsuste jaotusega.

Puistute majandamise mõju (majandusmetsadele omaste hooldus- ja sanitaarraiete) analüüsimiseks võrreldi paarilise *t*-testiga õõnepuude tihedusi erinevates biotoobi ja metsa arengustaadiumi kombinatsioonides, mida peeti kõige olulisemateks õõnsuste tihedust määravateks tunnusteks (Fan *et al.* 2003). Analüüsi võeti kombinatsioonid, mille pindalad nii looduskaitsealal kui majandusmetsas oli vähemalt 1 hektarit, et vältida võimaliku juhusliku viga tingitult väga väiksest pindalast. Ühendades kombinatsioonideks erinevad biotoobid ja arengustaadiumid õnnestus vältida viga, mis oleks tulnud erinevast biotoopide ja vanuselisest jaotusest kaitseala ja majandusmetsa vahel.

Õõnsuste rajamise või tekkimise seaduspärasuste uurimiseks võrreldi õõnsuste omadusi juhupuude või eeldatavalt juhuslikule vastavate väärtustega. Õõnevärvuliste pesapaigaelistuste uurimiseks võrreldi nende poolt asustatud õõnsusi asustamata, kuid mõõtmel eeldatavalt neile sobivate (ptk. 2.3) õõnsustega. Mõlemal juhul kasutati logistilist regressioonanalüüsi, vastavalt Hosmeri ja Lemeshow (1989) soovitatud protseduurile. Kõigepealt tehti ühetunnuseline analüüs iga sõltumatu tunnusega eraldi. Seejärel koostati esialgne mitmetunnuseline mudel, kuhu võeti ühetunnuselises analüüsis faktorid, mis osutusid ühetunnuselistes analüüsis olulisteks. Lõplikusse mudelisse võeti tunnused, mis osutusid esialgses mitmetunnuselises analüüsis olulisteks. Ühetunnuselises ja esialgses mitmetunnuselises analüüsis kasutati usaldusnivood ( $\alpha$ ) 0,25 ning lõplikus mitmetunnuselises mudelis usaldusnivood 0,05. Mitmetunnuselitest analüüsides võidi välja jätta ka omavahel oluliselt korreleeruvatest faktoritest statistiliselt vähem oluline.

Puuõõnte eluea määramiseks jälgiti jõeäärsetes metsades viie aasta (1999 - 2003) jooksul teada olevate õõnte hävimist. Iga aasta kohta leiti, kui suur osa sellel aastal teada olnud õõntest oli alles ka järgmisel aastal, millest arvutati keskmine aastane säilivus. Õõnte keskmine eluiga ( $E$ ) on negatiivne pöördväärtus aastase säilivuse ( $s$ ) naturaallogaritmist (Forsman & Giese 1997):

$$E = - \frac{1}{\ln(s)}$$

Õõnepuude omavahelist paiknemist kirjeldati jõeäärsetes metsades eraldi rähni- ja muudel looduslikel õõnepuudel, kasutades naabrisageduse meetodit (Remm & Luud 2003). Selleks mõõdeti igast õõnepuust kaugus teiste sama tüüpi õõnsustega puudeni 200 m

ulatuses ning leiti naaberõõnsuste tihedus 10 m laiustes kaugusvööndites. Kaugusvööndite pindaladesse arvati ainult uurimisalale jääv metsamaa. Naaberõõnsuste juhusliku paiknemise 95% usaldusvahemik kaugusvööndite kaupa leiti Monte Carlo simulatsioonil, kus genereeriti igale õõnsusele 1000 korduses sama tüüpi naaberõõntega sama hulk ( $N - 1$ ) juhuslikult paiknevaid naaberpunkte (kokku  $1000N$  korda). Iga korduse puhul leiti kõigi õõnsuste keskmine naabrisageduse jaotus. Seejärel jäeti igas kaugusvööndis kõrvale 2,5% kõige suurema ja 2,5% kõige väiksema keskmise tihedusega kordusi.

Õõnepuude agregeerituse kirjeldamiseks juhutransektidel jagati majandusmetsades ja looduskaitsealal paiknevad transektid 100 m pikkusteks „kastideks“ (pindalaga kuni 1 ha). Vajadusel, näiteks kui transekti pikkus või paiknemine maastikus seda ei lubanud, moodustati lühemad „kastid“. Iga „kasti“ kohta leiti õõnepuude tihedus. Seejärel sorteeriti „kastid“ õõnepuude tiheduse järgi. Leiti, kui suur osa õõnepuudest on võimalik hõlmata 10% kõige õõnepuutihedama ja tiheduselt järgmise 40% (10 - 50%) pindalaga ning kui suurele osale pindalast mahuvad kõik leitud õõnepuud. 10% künnis võeti umbkaudsest arvestusest, et vähemalt 10% Eesti metsamaast võiks olla rangelt kaitstud (Lõhmus *et al.* 2004), s.t. seal saaks vältida õõnepuude hävimist raiete käigus.

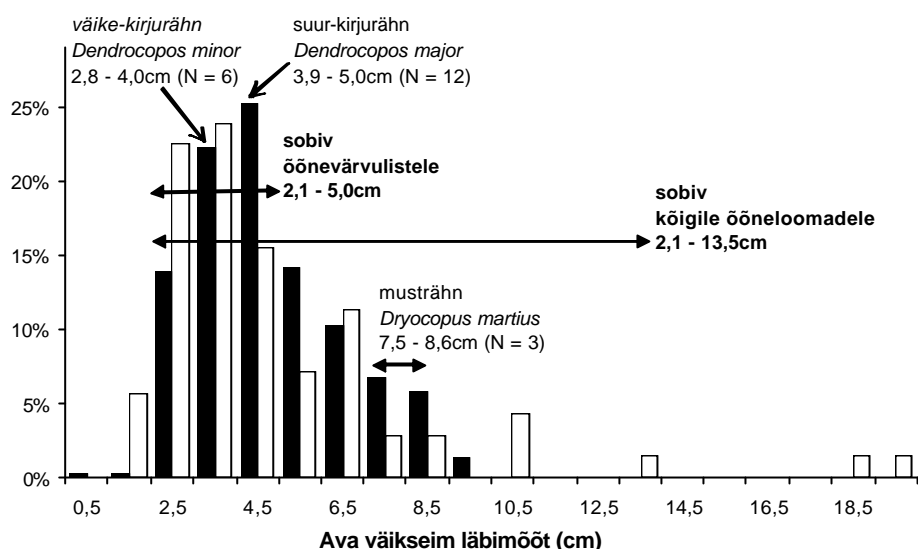


### 3. Tulemused

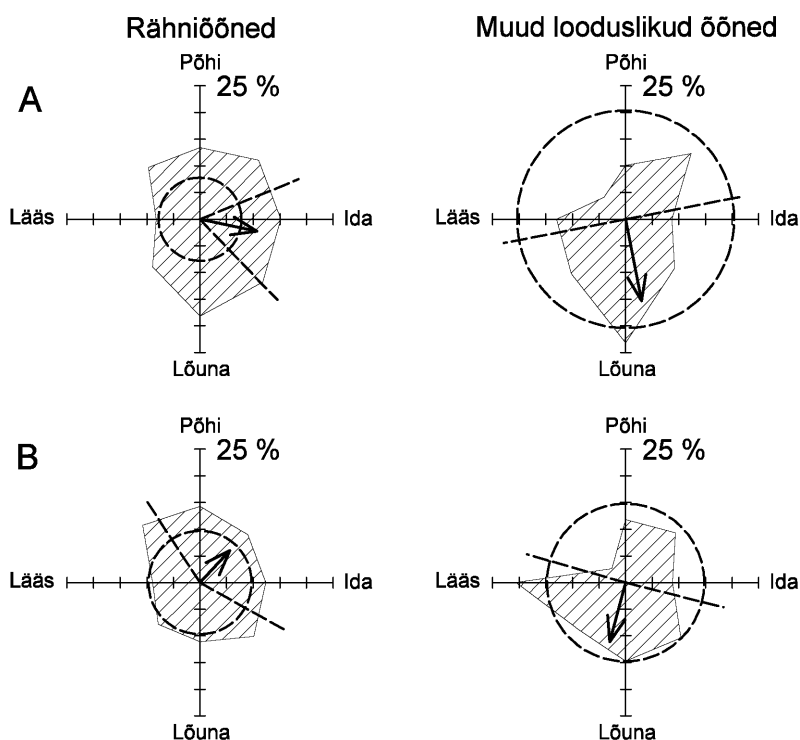
#### 3.1. Puuõõnsuste tüübid, sobivus loomadele ja ava suund

Pedja jõe äärsetes metsades leiti ja kirjeldati kokku 713 puuõõnsust, juhutransektidelt leiti kokku 451 õõnt. Ühes õõnepuus leiti juhutransektidelt kuni 9, keskmiselt  $1,4 \pm 0,1$  õõnsust ( $\pm 95\%$  usalduspiirid;  $N = 332$ ). Tuginedes ava väiksemaile läbimõõdule ning õõne läbimõõdule ja sügavusele (ptk. 2.3) hinnati 483 jõeäärsetest metsadest leitud õõnsust õõneloomadele pesitsemiseks sobivaks (edaspidi: sobivad õõned) ning 146 õõnsust tunnistati sobimatuks. Kaheksakümmend nelja jõeäärsetest metsadest leitud õõnsust ei õõnestunud mõõta ning neid käsitleti edaspidises analüüsis pesitsemiseks sobimatutena. Sobivatest õõntest 87,8% olid rähniõõned ja 12,2% olid muud looduslikud õõned (oksaaugud ja puulõhed); juhutransektidel olid vastavad näitajad 69,8% ja 30,2%. Õõnevärvuliste sobivate mõõtmatega õõnsusi leiti jõeäärsetest metsadest kokku 236, millele vastas juhutransektidelt 359 väikse või keskmise ava läbimõõduga õõnsust. Nii rähniõõnte kui muude looduslike õõnte hulgas oli selliseid õõnsusi kõige sagedamini (joonis 4).

Rähniõõnte keskmine ava suund jõeäärsetes metsades oli itta ( $112^\circ \pm 34^\circ$ ; 95% usalduspiirid) ning juhutransektidel kirdesse ( $43^\circ \pm 76^\circ$ ). Looduslike õõnte keskmine ava suund oli nii jõeäärsetes metsades kui juhutransektidel lõunasse (vastavalt  $169^\circ \pm 90^\circ$  ja  $195^\circ \pm 91^\circ$ ). Nii rähniõõnte kui muude looduslike õõnte puhul kattusid mõlema valimi keskmiste 95% usalduspiirid (joonis 5). Juhuslikust jaotusest erines oluliselt vaid rähniõõnte ava keskmine suund jõeäärsetes metsades. Looduslike õõnte ning juhutransektidel rähniõõnte puhul statistiliselt olulist erinevust juhuslikust jaotusest ei leitud. Empiirilisel oli mõlemas valimis looduslike õõnte suund juhuslikust isegi erinevam ( $w = 15,6\%$  ja  $11,5\%$ ) kui rähniõõnte oma ( $w = 10,9$  ja  $8,2\%$ ), kuid ka testimiseks kasutatavad valimid olid selle õõnetüübi osas väiksemad.



**Joonis 4.** Kõigi mõõdetud rähniõõnte (N = 472; mustad tulbad) ja muude looduslike õõnte (N = 71; viirutatud tulbad) jaotus ava minimaalse läbimõõdu järgi Pedja jõe äärsetes metsades. Näidatud on ka teistele õõneloomadele pesitsemiseks sobivate õõnte suurus vahemikud ja kolme põhilise rähniligi leitud pesade asetus jaotusel.



**Joonis 5.** Puuõõnsuste ava suundade jaotus (viirutatud ala) ja keskmine ava suund (nool) Pedja jõe äärsetes metsades (A) ja juhutransektidel (B). Sirged katkendjooned märgivad keskmise 95% usalduspiire, noole pikkus keskmise ava suuna domineerimist (kaalu,  $w$ ) ja ring 1000 Monte Carlo simulatsioonil saadud juhusliku suundade jaotuse 95% usalduspiiri.

Jõeäärsetes metsades rähniõõnte puhul N = 525; asimuut =  $112^\circ \pm 34^\circ$ ;  $w = 10,9\%$ ;  $P = 0,002$  ja muude looduslike õõnte puhul N = 73; asimuut =  $169^\circ \pm 90^\circ$ ;  $w = 15,6\%$ ;  $P = 0,160$ .

Juhutransektidel rähniõõnte puhul N = 315; asimuut =  $43^\circ \pm 76^\circ$ ;  $w = 8,2\%$ ;  $P = 0,119$  ja muude looduslike õõnte puhul N = 136; asimuut =  $195^\circ \pm 91^\circ$ ;  $w = 11,5\%$ ;  $P = 0,150$ .

### 3.2. Puuõõnsuste tihedus

Sobivate õõnte keskmine tihedus 16 jõeäärse uurimisalal 2001. aastal, kui oli teada kõige rohkem õõnsusi, oli  $4,1 \pm 3,0$  ( $\pm$  S.D.; vahemikus 1,4 - 13,4) õõnsust hektaril. Nendest õõnevärvulistele sobivate õõnte keskmine tihedus oli  $2,0 \pm 1,3$  (0,4 - 5,1) õõnsust hektaril. Lammahaavikutes oli õõnte keskmine tihedus rohkem kui neli korda kõrgem kui neid ümbritsevates sookaasikutes (tabel 2). Juhutransektidel oli kõigi õõnte keskmine tihedus  $0,7 \pm 0,5$  (0,2 - 1,6) ning värvulistele sobivate väikese ja keskmise avaga õõnte tihedus  $0,6 \pm 0,4$  (0,1 - 1,5) õõnt hektaril. Võrreldes jõeäärsete metsadega oli juhutransektidelt leitud puuõõnte tihedus küll lähedasem suhteliselt õõnevaestele sookaasikutele, juhutransektidel oli õõnsuseid siiski oluliselt vähem (kõigile õõneloomadele sobivate õõnte puhul:  $t = -3,21$ ;  $df = 38$ ;  $P < 0,001$ ).

**Tabel 2.** Teistele õõneloomadele sobivate õõnte keskmised tihedused 2001 aastal Pedja jõe ääretes lammahaavikutes (N = 13) ja nendega piirnevates sookaasikutes (N = 10).

Õõne sobivus	Õõnsuste arv ha <sup>-1</sup> (keskm. $\pm$ S.D.)		t-test	
	Haavikud	Kaasikud	t <sub>21</sub>	P
Sobiv kõigile õõneloomadele	7,5 $\pm$ 4,3	1,6 $\pm$ 1,3	4,2	0,0004
Sobiv õõnevärvulistele	3,9 $\pm$ 2,5	0,9 $\pm$ 1,0	3,5	0,0021

Õõnepuude tihedust mõjutas oluliselt metsa vanus – juhutransektide vanades metsades oli õõnsusi keskmiselt 3 korda rohkem, kui noortes ja keskealistes metsades ning 24 korda rohkem kui raiesmikel ja võsades. Statistiliselt olulist erinevust õõnepuude tiheduses erinevate biotoopide vahel ei leitud, kuid rohkem kaldus õõnepuid olema leht- ja segametsades (tabel 3). Kui biotoobid liideti kokku kaheks grupiks – okasmetsadeks ning leht- ja segametsadeks – saavutati statistiliselt oluline erinevus ( $t = -2,26$ ;  $df = 55$ ;  $P = 0,028$ ) Keskmise õõnsuste tiheduse osas looduskaitseala ( $0,8 \pm 0,6$  ha<sup>-1</sup>;  $\pm$  95% usalduspiirid) ja majandusmetsa transektid ( $0,7 \pm 0,2$ ) oluliselt ei erinenud. Võrreldes samu biotoope, oli õõnsuseid majandatud metsades keskmiselt 42% vähem kui kaitsealal, kuid ka see erinevus ei olnud statistiliselt oluline (tabel 4). Oluline erinevus esines eri tüüpi õõnsuste jaotuses looduskaitseala ja majandusmetsade vahel. Majandusmetsas oli rähniõõnsuste osakaal oluliselt suurem (75%; N = 265) kui kaitsealal (51%; N = 141;  $\chi^2 = 23,5$ ;  $df = 1$ ;  $P < 0,001$ ).

**Tabel 3.** Õõnepuude keskmine tihedus juhutransektide metsatüüpides ja metsa arengustaadiumites. Metsatüüpide analüüsist on vaadeldud vähemalt 25 aastaseid puustuid, välja on jäetud raiesmikud ja võsa. Keskmiste võrdlemisel on biotoobi puhul kasutatud ühetunnuselise dispersioonanalüüsi ning arengustaadiumi puhul Kruskal-Wallis testi. Vaatluste arv (N) tähistab transektide hulka, kus vastava metsatüübi või arengustaadiumi pindala oli suurem kui 2,5 ha.

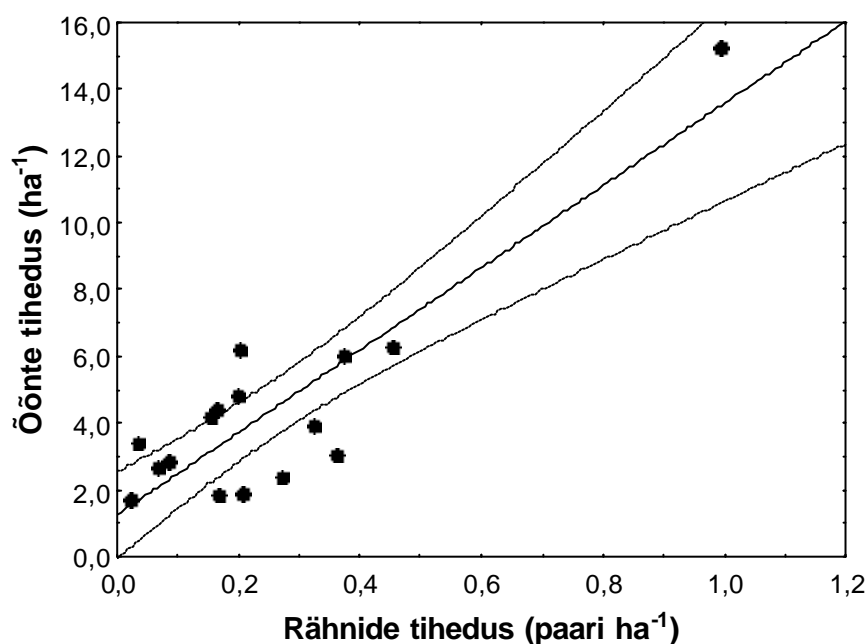
	Õõnepuid ha <sup>-1</sup> (keskmine ± S.D.)	N	Kogupindala (ha)
<b>Metsatüüp</b> (F = 1,8; P = 0,157)			
arukuusik ja -okasmets	0,4 ± 0,3	6	35
aru- ja soomännik	0,4 ± 0,3	11	79
aru-leht- ja -segamets	0,8 ± 0,7	23	180
soo-leht- ja -segamets	0,7 ± 0,7	17	176
<b>Arengustaadium</b> (H = 32,2; P < 0,001)			
raiesmik ja võsa	0,07 ± 0,13	17	97
noor või keskealine mets	0,5 ± 0,4	30	433
vana mets	1,7 ± 0,9	5	35

**Tabel 4.** Õõnepuude summaarsed tihedused erinevates biotoobi ja arengustaadiumi kombinatsioonides looduskaitsealal ja majandusmetsades. Indeksiga on näidatud vastava kombinatsiooni pindala (ha) juhutransektidel Metsade majandamise mõju arvestamiseks (paariline *t-test*) kasutati biotoobi ja arengustaadiumi kombinatsioone, mille pindala nii looduskaitsealal kui ka majandusmetsades oli vähemalt 1 ha.

Metsa tüüp ja arengustaadium <sup>a</sup>	Õõnepuid ha <sup>-1</sup>	
	Looduskaitseala	Majandusmets
Arukuusik ja -okasmets (N + K)	– 0	0,27 <sub>30,0</sub>
(V)	5,13 <sub>0,4</sub>	0,95 <sub>4,2</sub>
Aru- ja soomännik (N + K)	0,18 <sub>51,1</sub>	0,33 <sub>18,2</sub>
(V)	1,22 <sub>4,9</sub>	0,90 <sub>4,5</sub>
Aru-leht- ja -segamets (N + K)	0,97 <sub>28,7</sub>	0,57 <sub>133,4</sub>
(V)	– 0,8	2,39 <sub>16,8</sub>
Soo-leht- ja -segamets (N + K)	0,61 <sub>84,0</sub>	0,64 <sub>87,7</sub>
(V)	4,35 <sub>2,1</sub>	2,15 <sub>1,9</sub>
Raiesmik ja võsa	0,03 <sub>5,3</sub>	0,57 <sub>92,2</sub>
<b>Metsamajanduse mõju</b>		
Keskmine erinevus	0,55 (42%)	
Test	$t = -1.57; df = 5; P = 0.18$	

<sup>a</sup> Arengustaadium: N + K – noor (vähemalt 25 a.) ja keskealine mets; V – vana mets (vähemalt 80 a.).

Teistele õneloomadele sobivate rähniõnsuste tihedus jõeäärsetel uurimisaladel oli keskmiselt  $3,5 \pm 2,8$  ( $\pm$  S.D.; vahemikus 1,4 - 12,2) õnsust hektaril. Pesitsevate rähnipaaride tihedus kirjeldas 78% rähniõnte tiheduse varieeruvusest ( $F_{1,14} = 48,4$ ;  $P < 0,001$ ; joonis 6). Kuue teistkümnel jõeäärsetel uurimisalal oli keskmiselt  $28 \pm 12$  ( $\pm$  95% usalduspiirid; vahemik 8 - 96) rähniõnt iga pesitseva rähnipaari kohta. Juhutransektidel on leitud pesitsemas keskmiselt 0,02 paari rähne  $\text{ha}^{-1}$  (Lõhmus 2004). Rähniõnte keskmine tihedus oli  $0,5 \pm 0,1 \text{ ha}^{-1}$ , mis teeb iga rähnipaari kohta keskmiselt 25 õnsust.



**Joonis 6.** Pesitsevate rähnipaaride ja rähniõnte tiheduse vaheline seos 16 Pedja jõe äärsel majandamata uurimisalal. Ära on toodud lineaarregressioon ( $y = 1,26 + 12,30x$ ;  $R^2 = 0,78$ ;  $F_{1,14} = 48,4$ ;  $P < 0,0001$ ; tõusu S.E. = 1,77) ja selle 95% usalduspiirid. Seos jäi oluliseks ka pärast eriti rähni- ja õnerohke vaatlusalala kõrvaldamist regressioonist.

### 3.3. Puuõnsuste esinemist määravad tegurid ja hävimine

Vastavalt ühetunnuseliste logistilise regressiooni mudelitele erinesid Pedja jõe äärsetes metsades õrnepuud juhupuudest oluliselt metsa tüübi, puu liigi ja tüübi ning rinnasläbimõõdu poolest (tabel 5). Lõplikult mitmetunnuselisest mudelist jäeti välja 1) lagendiku kaugus, mille mõju oli kõige ebaolulisem; 2) metsa tüüp, mis seostus oluliselt puu liigiga ( $N = 41$ ;  $\chi^2 = 177,9$ ;  $df = 4$ ;  $P < 0,001$ ). Kuna puuliigi mõju, võrreldes metsa tüübiga, oli olulisem nii rähniõntele kui looduslikele õntele, siis võeti mitmetunnuselise analüüsi ainult puu liik, puu tüüp ja rinnasläbimõõt. Kõik need tunnused seostusid väga oluliselt puuõnsuste esinemisega ka lõplikult mitmetunnuselises logistilise regressiooni

modelis (tabel 5). Puuliikide vaheliste erinevuste uurimisel Waldi statistiku alusel selgus, et rähnid eelistavad rajada õõnsusi haaba (*odds ratio* = 9,1) ja sangleppa (1,7) ning väldivad kask (0,4). Sanglepp on rikas ja kask vaene ka muude looduslike õõnte poolest (*odds ratio* vastavalt 7,3 ja 0,1). Nii rähniõõnsusi kui looduslike õõnsusi oli oluliselt sagedamini surnud puudes (rähniõõnte puhul: *odds ratio* = 11,7 ja muude looduslike õõnte puhul: 3,2) kui elusates. Seega määrasid mõlemat tüüpi õõnsuste esinemist sarnased faktorid. Ainuke selge erinevus oli rähnide tugev eelistus haabade suhtes, mis looduslike õõnte puhul puudus (tabel 6).

**Tabel 5.** Ühetunnuselised logistilise regressiooni mudelid rähniõõnte ja muude looduslike õõntega puude erinevuse kohta 41 juhupuust Pedja jõe äärsetel uurimisaladel. „LL“ on mudeli *log-likelihood*.

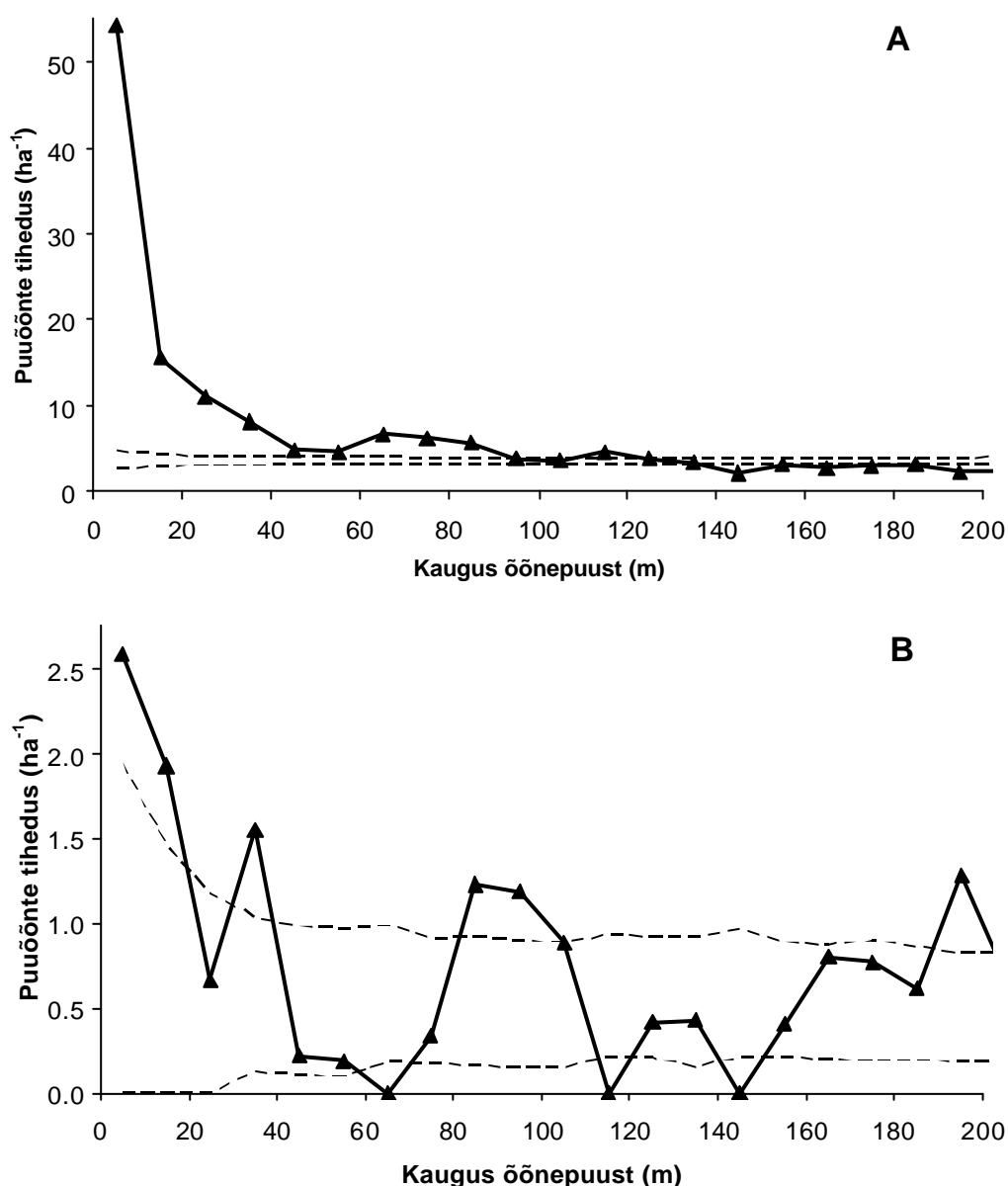
	Rähniõõned (N = 342)			Muud looduslikud õõned (N=55)		
	LL	$\chi^2$	P	LL	$\chi^2$	P
Konstant	-130,3			-65,5		
Metsa tüüp	-124,1	12,5	0,0004	-62,7	5,6	0,018
Puu liik	-99,0	62,6	<0,0001	-53,4	24,2	<0,0001
Puu tüüp	-112,5	35,6	<0,0001	-63,5	4,0	0,044
Rinnasläbimõõt	-111,9 <sup>a</sup>	33,0	<0,0001	-57,4	16,1	<0,0001
Kaugus lagedast	-128,7	3,4	0,067	-64,8	1,5	0,228

<sup>a</sup> N = 324; LL<sub>konstant</sub> = -128,4

**Tabel 6.** Mitmetunnuselised logistilise regressiooni mudelid rähnide rajatud ja muude looduslike õõntega puude erinevuse kohta 41 juhupuust Pedja jõe äärsetel uurimisaladel. Põhitunnuste (paksus kirjas) olulisust testiti *likelihood-ratio* testiga („LLmudel“ on kogu mudeli *log-likelihood*, „LL“ on mudeli *log-likelihood* ilma konkreetse tunnuset). Üksikute puuliikide puhul on toodud Waldi statistikud, kusjuures võrdlusgrupiks on teised (nimetamata) liigid (puu tüübi puhul surnud puud).

	Rähniõõned (N = 342; LLmudel = -57,8)				Muud looduslikud õõned (N = 55; LLmudel = -42,9)			
	Koefitsient ± S.E.	LL	Stat.	P	Koefitsient ± S.E.	LL	Stat.	P
Konstant	-0,95 ± 0,96		1,0	0,322	-1,57 ± 0,81		3,73	0,054
<b>Puu liik</b>		<b>-76,1</b>	<b>36,5</b>	<b>&lt;0,001</b>		<b>-53,6</b>	<b>21,4</b>	<b>&lt;0,001</b>
haab	2,12 ± 0,56		14,6	<0,001	0,03 ± 0,55		0,00	0,964
sanglepp	1,88 ± 0,78		5,9	0,016	2,39 ± 0,70		11,53	<0,001
hall lepp	-1,18 ± 0,82		2,1	0,151	-0,18 ± 0,76		0,06	0,810
kask	-1,21 ± 0,62		3,8	0,050	-1,56 ± 0,69		5,17	0,023
<b>Puu tüüp</b>		<b>-89,0</b>	<b>62,3</b>	<b>&lt;0,001</b>		<b>-46,6</b>	<b>7,4</b>	<b>0,006</b>
elus	-2,31 ± 0,43				-0,98 ± 0,40			
<b>Rinnas- läbimõõt</b>	<b>0,11 ± 0,04</b>	<b>-64,3</b>	<b>13,0</b>	<b>&lt;0,001</b>	<b>0,09 ± 0,03</b>	<b>-50,1</b>	<b>14,5</b>	<b>&lt;0,001</b>

Naabrisageduse jaotus näitas jõeäärsetes metsades puuõõnsuste tugevat agregeeritust (joonis 7). Rähnide rajatud õõnsustest moodustuvate gruppide raadius oli keskmiselt umbes 25 m, kusjuures naabrite tihedus tsoonis 0 - 10 m oli 12 korda kõrgem kui keskmine. Looduslikud õõned paiknesid samuti gruppidena, kuid nende puhul oli agregeeritus nõrgem – tihedus tsoonis 0 - 10 m oli keskmisest 4 korda kõrgem. Looduslike õõnsuste puhul täheldati õõnegruppide korrapäraselt paiknemist keskmise vahega umbes 90 m (joonis 7B).



**Joonis 7.** Keskmise naabrisageduse jaotus (pidev joon) rähniõõnte (**A**, N = 357) ja looduslike õõnte puhul (**B**, N = 52). Punktirjooned tähistavad juhusliku paiknemise korral oleva keskmise 95%-usaldusvahemikku vastavalt 1000 Monte Carlo simulatsioonile. NB! ordinaattelgedel on erinevad väärtused.

Õõnepuude tugev agregeerumine esines ka juhutransektidel. Nii kaitseala kui ka majandatud metsade transektidel olid õõnepuud koondunud võrdsele määrale. Sorteerides eraldi kaitseala ja majandusmetsade transektidele genereeritud ca 100\*100 m (1 ha) „kastid“ õõnepuude tiheduse järgi selgus, et sõltumata metsade kaitstavusest hõlmas 10% kõige kõrgema õõnepuude tihedusega pindala 56% õõnepuudest. Järgmised 40% pindalast hõlmas ülejäänud 44% õõnepuudest. Kõik õõnepuud mahtusid ära 30% metsamaa pindalale.

Pedja jõe äärsetel uurimisaladel hävis õõnepuude murdumise tõttu elusates puudes olevaid õõnsusi aastas keskmiselt  $2,7 \pm 3,3\%$  ( $\pm 95\%$  usalduspiirid; vahemikus 0 - 6,7%) ja surnud puudes olnud õõnsusi  $15,6 \pm 8,6\%$  (vahemikus 4,7 - 22,5%). Erinevus oli statistiliselt oluline ( $t = -3,87$ ;  $df = 8$ ;  $P = 0,005$ ). Seega on õõnte keskmine eluiga elus puudes 36 aastat ja surnud puudes 6 aastat.

### 3.4. Puuõõnsuste asustatus teisete õõneloomade poolt

Peamiselt suvistel vaatlustel leiti Pedja jõe äärsetel uurimisaladel kokku 161 õõnsuste asustusjuhtumit (138 eri õõnsuses), millest 96 (81) puhul oli tegu värvulistega ja 39 (36) juhul rähnidega. Lisaks õõnevärvulistele ja rähnidele leiti õõnsuste asustajatena veel viis sõtkka *Bucephala clangula* ja kolm orava (*Sciurus vulgaris*) pesa ning 12 õõnsust olid asustanud ühiselulised kiletiivalised (lisa 1).

Õõnevärvuliste pesaõõne valikul ei õnnestunud ava suuna eelistust statistiliselt tõestada. Võrreldes asustamata, kuid värvulistele sobivate õõnsuste suundadega olid asustatud õõnsused suhteliselt sagedamini avatud läände (*odds ratio* = 1,7) ja põhja (1,2), suhteliselt kõige vähem kasutatud suund oli ida (0,6).

Ühetunnuselistes logistilistes regressioonides seostus õõnevärvuliste pesaõõne valik õõnepuu tüübiga (elus või surnud), õõne tüübiga (rähni rajatud või muu looduslik õõs), õõne kõrgusega maapinnast, õõnsuse ava läbimõõduga, läve paksusega ning õõne ruumalaga. Need tunnused pääsesid esmasesse mitmetunnuselisesse analüüsi, kust langesid välja kõrgus maapinnast, läve paksus ja õõne ruumala. Lõpliku logistilise regressiooni mudeli kohaselt eelistavad õõnevärvulised pesa rajamiseks väikse avaga looduslike õõnsusi mis asuvad elusates puudes. Olulisuse tõenäosust arvestades paistab kõige tugevam mõju olevat õõnsuse ava suurusel (tabel 7).



**Tabel 7.** Logistilise regressiooni mudelid puuõõnte asustatuse kohta õõnevärvuliste poolt (70 asustatud õõnsust ja 439 neile sobivat, kuid asustamata, õõnsust). Tunnuste edasi- viimiseks ühetunnuselise ja esmasest mitmetunnuselise analüüsist kasutati usaldus- nivood (a) 0,25.

	Koefitsient ± SE	LL	$\chi^2$	P
<i>1. Ühetunnuseline analüüs</i>				
Konstant		-203,8		
Metsa tüüp		-203,8	0,1	0,976
Puu liik		-203,2	1,3	0,865
Puu tüüp (elus)		-200,8	6,1	0,014
Õõne tüüp (rähniõõs)		-197,3	13,0	<0,001
Rinnasläbimõõt		-203,6	0,5	0,500
Kaugus lagedast		-203,8	0,0	0,915
Kaugus haavikust		-203,7	0,2	0,847
Kõrgus maapinnast		-202,1	3,5	0,061
Ava väikseim läbimõõt		-182,8	42,1	<0,001
Õõne läbimõõt		-203,6	0,4	0,535
Läve paksus		-202,3	3,1	0,079
Õõne ruumala		-203,0	1,7	0,189
<i>2. Esmase mitmetunnuseline analüüs</i>				
Konstant	1,01 ± 0,50		4,1	0,044
Puu tüüp (elus)		-177,6	5,6	0,018
Õõne tüüp (rähniõõs)		-176,6	3,6	0,057
Kõrgus maapinnalt	0,02 ± 0,05	-147,8	0,1	0,720
Ava väikseim läbimõõt	-0,58 ± 0,12	-191,0	23,4	<0,001
Läve paksus	-0,04 ± 0,07	-174,9	0,3	0,604
Õõne ruumala	0,002 ± 0,018	-174,8	0,0	0,929
<i>3. Lõplik mitmetunnuseline mudel (LLmudel)</i>				
Konstant	0,95 ± 0,45		4,4	0,036
Puu tüüp (elus)	0,38 ± 0,14	-178,4	7,0	0,008
Õõne tüüp (rähniõõs)	-0,37 ± 0,17	-177,2	4,5	0,035
Ava väikseim läbimõõt	-0,58 ± 0,11	-195,8	18,0	<0,001

## 4. Arutelu

### 4.1. Puuõõnsuste hulk erinevates metsades

Juhutransektidelt leiti keskmiselt 0,7 puuõõnsust hektarilt. Kui arvestada õõnte leidmise efektiivsust, mis oli kahe otsimiskorra puhul hinnanguliselt vähemalt 75%, siis võib õõnte tegelik keskmine tihedus selles maastikus olla kuni 1 õõnsus hektaril. Kuna uurimisala metsade vanuseline struktuur ja majandatus on üldiselt Eestile tüüpilised (Lõhmus 2002<sup>b</sup>), võiks tulemusi suhteliselt hästi üldistada kogu Eestile. Uurimisala metsades oli küll keskmisest kõrgem õõnevaeste kaskede osakaal, kuid samas oli väiksem samuti õõnevaeste okaspuude osakaal. Leitud tihedus on suhteliselt lähedane Lapimaa põhja-boreaalsete majandamata metsade omaga (0,5 ha<sup>-1</sup>; Pulliainen & Saari 2002; tabel 8). Selle juures tuleb arvestada, et Eesti metsades on õõnsuste tekkeks soodsate lehtpuude osakaal palju suurem. Puuõõnte madala keskmise tiheduse põhjuseks võib olla metsamajanduse suur mõju. Suhteliselt õõnevaesed noored ja keskealised majandatud metsad ning raiesmikud (tabel 3) moodustasid enamuse (66%) uurimisalale jäänud metsamaast. Samas oli õõnerohkete vanade loodusmetsade osakaal väike (2,4%; vt. ka tabel 4), nagu mujal Eestiski (Lõhmus 2002<sup>b</sup>).

Lammahaavikud olid õõneloomadele potentsiaalsete pesapaikade hulga poolest ülejäänud metsamaastikust kümme korda soodsamad, kuid vanades laialehistes metsades võib meie kliimavööndis puuõõnsuste tihedus olla veel mitu korda kõrgem. Kesk-Rootsis leiti tammikus keskmiselt 60 õõnt ha<sup>-1</sup>, kusjuures üle poole metsast oli 30 aastat varem harvendatud (Carlson *et al.* 1998). Väga sarnane tulemus võrreldes Pedja jõe äärsetes haavikutes leitud puuõõne keskmise tihedusega (7,5 õõnt ha<sup>-1</sup>) on saadud Oregoni (Loode-USA) jõeäärsetest haavikutest (7,7 ha<sup>-1</sup>; Dobkin *et al.* 1995; vt. ka tabel 8). Kesk-Rootsi vanas tammikus leitud puuõõntest vaid 24% olid rähniõõned. Rähnid eelistasid seal õõnte rajamisel haaba ning muud looduslikud õõned olid eelkõige tammedes (Carlson *et al.* 1998). Võrreldes Kesk-Rootsi uurimusega oli käesoleva töö uurimisala metsades palju vähem vanu laialehiseid puid (uuritud Kesk-Rootsi metsas koos haavaga 65%, Loode-Tartumaa uurimisalal 3%; Lõhmus *et al.*, koostamisel), millesse tekiks hulgaliselt oksaauke, puulõhesid ja muid looduslikke õõnsusi.

**Tabel 8.** Erinevates töödes kirjeldatud puuõõnsuste keskmised tihedused ning õõnerohkemad puuliigid.

Piirkond	Peapuuliigid	Puuõõnte keskmine tihedus (ha <sup>-1</sup> )	õõnerohkemad puuliigid	Allikas*
Kesk-Rootsi	harilik tamm ( <i>Quercus robur</i> )	60,4	harilik haab ( <i>Populus tremula</i> ) <sup>a</sup> , harilik tamm <sup>b</sup>	[1]
Oregon (Loode-USA)	ameerika haab ( <i>Populus tremuloides</i> )	7,7	–	[2]
Holland	harilik pöök ( <i>Fagus sylvatica</i> ), põhjatamm ( <i>Quercus rubra</i> )	6,2	arukask ( <i>Betula pendula</i> )	[3]
British Columbia (Edela-Kanada)	ameerika haab, harilik ebatsuuga ( <i>Pseudotsuga menziesii</i> )	2,3 <sup>c</sup>	ameerika haab	[4]
Kesk-Šveits	harilik pöök	2,3	–	[5]
Soome Lapimaa	harilik kuusk ( <i>Picea abies</i> )	1,1		
	segamets	0,7	–	[6]
	harilik mänd ( <i>Pinus sylvestris</i> )	0,3		
Wisconsin (Põhja-USA)	vahtrad ( <i>Acer</i> spp.)	0,65 <sup>c</sup>	–	[7]
Thüringen (Kesk-Saksamaa)	harilik mänd, harilik kuusk, harilik pöök	0,05 <sup>d</sup>	–	[8]
Pedja jõe alamjooksu jõeäärsed metsad	harilik haab sookask ( <i>Betula pubescens</i> )	7,5 1,6	harilik haab <sup>a</sup> , Sanglepp <sup>b</sup> ( <i>Alnus glutinosa</i> )	[9]
Loode-Tartumaa metsamaastik	kask ( <i>Betula</i> sp.), okaspuud	~1,0	–	[9]

\* Allikad: [1] - Carlson *et al.* 1998; [2] – Dobkin *et al.* 1995; [3] - Van Balen *et al.* 1982; [4] – Gauthier & Smith 1987; [5] - Weggler & Aschwanden 1999; [6] - Pulliainen & Saari 2002; [7] - Soulliere 1988; [8] - Kühlke 1985; [9] - käesolev uurimus.

<sup>a</sup> Rähniõõned

<sup>b</sup> Muud looduslikud õõned

<sup>c</sup> Ainult suured õõned

<sup>d</sup> Ainult musträhni õõned

Puuõõnsuste keskmise tiheduse erinevus looduskaitseala ja majandusmetsa vahel oli väga väike. Kuna võib eeldada, et kaitsealal peaks õõnte tihedus olema kõrgem (vt. ptk. 1.2.), siis on väike erinevus tingitud ilmselt õõnevaeste männikute suurest osakaalust ning kõige õõnerohkemate aru-leht- ja –segametsade väga väiksest hulgast kaitsealal (vt. tabel 3 ja 4). See näitab, et tähelepanu tuleks pöörata suurema hulga kuivade

leht- ja segametsade kaitsmisele, mida on looduskaitsealal ebaproportsionaalselt vähe. Võrreldes samade biotoopide keskmiseid majandusmetsades ja kaitsealal erinesid need keskmiselt 42% võrra, kuigi statistiliselt seda tõestada ei õnnestunud. Olulist erinevust ei leitud ka Kesk-Rootsi uurimuses, kuigi seal oli majandusmetsades keskmiselt 63% vähem õõnsuseid (Sandström 1992). Metsade majandamise mõju võib siiski olla bioloogiliselt oluline, kuna biotoopide erineva jaotuse arvestamiseks kaitsealal ja majandusmetsas ei saanud kasutada 30 juhutransekti üksikute vaatlustena. Tuli võrrelda paaridena eri tüüpi metsasid kaitsealal ja väljaspool seda, mille tõttu jäi valim väikseks (N = 6 paari). Suuremad erinevused paistsid olevat vanade metsade osas, kuid tingitult väikesest pindalast jäeti pooled neist biotoopidest analüüsist välja (tabel 4). Nii kaitsealal kui majandusmetsades on õõnerohked enam vähem samad biotoobid, kuid õõnevaese metsa tüübina moodustavad kaitsealal suure osa soomännikud samal ajal, kui majandusmetsades on suur osa raiesmike ja võsa (vt. tabel 4).

Looduskaitsealal oli rähniõõnsusi suhteliselt vähem (51%) kui majandusmetsas (75%). Seega võib õõnsuste suurem tihedus kaitsealal seisneda põhiliselt looduslike õõnte suuremas hulgas ning rähniõõnsusi on nii kaitsealal kui majandusmetsas enam-vähem samal määral. See tõstab looduskaitseala väärtust õõnevärvuliste elupaigana, kes eelistasid pesaõõne valikul looduslikke (mitte rähni-) õõnsusi. Erandiks looduskaitsealal olid lammi-metsad, kus rähniõõnsuste osakaal (88%) oli isegi kõrgem, kui majandusmetsades, kuid need metsad moodustasid väga väikse osa kaitsealast. Võrreldes teiste autorite tulemustega on rähniõõnte osakaal Loode-Tartumaal siiski suhteliselt suur. See on tingitud ilmselt uurimisalale jäänud metsade noorusest ja vanade laialehiste puude vähesusest. Näiteks Lõuna-Rootsi õõnerohketes kaitstavates lehtmetsades on looduslike õõnte osakaaluks 76% (Carlson *et al.* 1998) ning sama piirkonna majandusmetsades 53% (Carlson 1994).

Iga pesitseva rähnipaari kohta leiti jõeäärsetelt uurimisaladelt keskmiselt 28 rähniõõnsust. Seda kinnitab varasemat uurimust kasutanud (Lõhmus 2004) tulemus, mille põhjal oli juhutransektidel keskmiselt 25 rähniõõnsust iga pesitseva rähnipaari kohta. Siin juures tuleb arvestada, et väiksem numbriline väärtus on seotud ka sellega, et juhutransektidel ei leitud üles kõiki õõnsuseid (mis polnud ka eesmärgiks). Kuna rähniõõned moodustasid uuritud metsades suurema osa puuõõntest, siis võimaldab see tulemus suhteliselt lihtsalt (loendades või hinnates rähnide hulka) hinnata õõnsuste umbkaudset hulka ka teistes sarnastes metsades. Varasemas teaduskirjanduses sellise seose kohta andmeid ei ole. Seetõttu tuleks selle rakendamiseks leida seosele kinnitust ka teistsugustes metsades. Eesti keskmiseks rähnide asustustiheduseks on hinnatud 1,4 - 1,9 pesitsevat paari metsamaa km<sup>2</sup>

kohta (Lõhmus *et al.* 2000). Arvestades jõeäärsetest metsadest saadud tulemust oleks seega rähniõõnsusi Eesti metsades keskmiselt 39 - 53 km<sup>2</sup> (0,4 - 0,5 ha<sup>-1</sup>), mis on lähedane käesolevas töös saadud tulemusega. Arvestades, et rähniõõnte osakaal juhutransektidel oli 70% oleks kõigi õõnte keskmine tihedus Eesti metsades 0,6 - 0,8 ha<sup>-1</sup>.

#### 4.2. Puuõõnsuste teke

Logistilise regressiooni põhjal asusid puuõõned sagedamini haabades ja sangleppades ning surnud puudes. Rähnide eelistust rajada õõnsusi haabadesse saab põhjendada haava puidu pehmusega (247 kg/cm<sup>2</sup>; Valk & Eilart 1974) võrreldes õõnevaeste kaskedega (403 - 485 kg/cm<sup>2</sup>). Rähnide eelistust rajada õõnsused haabadesse on näidanud mitmed autorid (Harestad & Keisker 1989; Li & Martin 1991; Carlson 1994; Stenberg 1996; Ivanchev 1998; Mazgajski 1998). Samuti on leitud, et rähnide õõnepuu valik on oluliselt seotud puidu kõvadusega (Lõhmus 1998; Schepps *et al.* 1999). Huvitav tundub siinkohas suhteliselt kõva puiduga sanglepa (388 kg/cm<sup>2</sup>) eelistamine ja tendents pehme hall-lepa (233 kg/cm<sup>2</sup>) vältimisele. Sageli kasutavad rähnid õõne rajamisel puu vigastusi ja tüve pehkinud keskosa (Ivanchev 1998). Lääne-Kanadas on leitud, et rähnid eelistavad õõnsusi rajada elusatesse, kuid seenmädanikuga nakatunud haabadesse (Harestad & Kesker 1989). Seega võib õõne rajamiseks sobivate pehmete, vigastatud puude hulk piirata rähnide arvukust, mistõttu tekib maastikus vähem õõnsusi. Pesaks sobivate õõnte hulk võib olla limiteerivaks teiseste õõneloomade arvukusele (Brush 1983; Haagvar *et al.* 1990; Newton 1994; Lõhmus 2003). Seetõttu ei tohiks majandusmetsades kõiki haigeid, vigastatud või surnud puid välja raiuda. Kuid lisaks rähniõõnte suurele hulgale surnud puudes on oluline veel ka muude looduslike õõnte suur sagedus nendes ning tüügaspuude oluline roll lindude toitumispaigana. Mitmed varasemad tööd on näidanud, et surnud puude säilitamine majandusmetsas tõstab nii lindude arvukust kui ka liigirikust (Dickson *et al.* 1983; Zarnowitz & Manuwal 1985; Schreiber & DeCalesta 1992; Steeger & Hitchcock 1998).

Muid looduslike õõnsusi oli kõige sagedamini sangleppades. Looduslike õõnte suhteliselt väike hulk haabades võib olla tingitud sellest, et rähnid eelistavad õõnte rajamiseks haaba ning kasutavad murdunud oksakohtasid ja muid vigastatud kohtasid ise õõnte rajamiseks (Ivanchev 1998). Nii ei jõuagi oksa murdumiskohta õõnsus iseseisvalt välja kujuneda.

Nii rähniõõned kui ka muud looduslikud õõned tekivad sagedamini jämedamatesse puudesse. See näitab piisava hulga vähemalt 30 cm läbimõõduga säilikuude (eriti haava ja

sanglepa ning laialehiste puuliikide) olulisust majandusmetsades (vt. lisa 1). Oregonis (Loode-USA) on leitud, et õõnelindude optimaalse arvukuse ja liigirikkuse säilitamiseks tuleks raiutud metsades säilitada hektaril vähemalt 14 surnud puud rinnasläbimõõduga 28 - 128cm (Schreiber & DeCalesta 1992). Hollandi lehtmetsades ja puiesteedel leiti, et vähemalt 50 cm läbimõõduga puudes on õõnsusi umbes kaks korda sagedamini, kui 40 - 50 cm läbimõõduga puudes ning viis korda sagedamini, kui 20 - 40 cm läbimõõduga puudes (Van Balen *et al.* 1982). Samuti eelistavad rähnid asustada vanasid, suurte puudega puistuid (Virkkala *et al.* 1994; Rolstad *et al.* 1995; Fernandez & Azkona 1996).

Ühetunnuseline logistilise regressioonanalüüsi tulemusel oli rähniõõnte tiheduse seos kaugusega lagendikust statistiliselt peaaegu oluline ( $P = 0,067$ ). Colorados (Kesk-USA) on sellist rähniõõnte paiknemist põhjendatud suurema päikesekiirguse hulgaga metsa servas, mis võimaldab rähnidel saavutada pesaõõne kõrgema sisetemperatuuri (Inouye 1976). Lõplikust regressioonimudelist jäi lageda kaugus siiski välja ning servade „eelistuse“ põhjuseks võib olla pigem pesaõõnte rajamiseks soodsamate puude (suurte haabade ja surnud puude) paiknemine metsa servas.

### 4.3. Ava suunad

Rähniõõnte lennuavade keskmised suunad olid itta ja kirdesse, mis erines oluliselt juhujaotusest Pedja jõe äärsetelt uurimisaladelt leitud rähniõõnte puhul. Suunalt sarnane ja suhteliselt oluline oli ka juhutransektidelt leitud rähniõõnte jaotuse erinevus juhujaotusest ( $P = 0,12$ ). Sarnaseid suundi on leidnud ka teised autorid, kuid on ka vastupidiseid tulemusi (tabel 9). Üldiselt on ava suundade mittejuhuslikku jaotust põhjendatud erineva mikrokliimaga puu erinevatele külgedele avanevates õõntes (Inouye 1976; Raphael 1985; Dobkin *et al.* 1995). Pole aga selge, kas olulisem on ilmakaar või muud maastiku-parameetrid (valdav lagendiku suund, valdavate tuulte suund vms.). Näiteks Pedja jõe äärsetel vaatlusaladel avanesid rähniõõned keskmiselt itta ja muud looduslikud õõned lõunasse. Uurimisalad ise paiknesid peamiselt jõe paremkaldal ning enamik lagedat ala (jõe luht) jäi neist samuti itta ja lõunasse (vt. joonis 1).

Kuigi looduslike õõnte puhul oli erinevus juhujaotusest statistiliselt vähem oluline, oli selle absoluutne erinevus juhuslikust suurem kui rähniõõnte puhul. Nii jõeäärsetes metsades kui juhutransektidel olid looduslikud õõned suunatud keskmiselt enamvähem samasse suunda (lõunasse) ning on väga vähe tõenäoline, et niisugune kokkulangevus on juhuslik. Kuna looduslikud õõned tekivad eelkõige murdunud okste kohtadesse ja

puulõhedesse, siis võivad ebaproportsionaalse jaotuse põhjuseks olla erinevad mikro-kliimaatilised tingimused puu eri pooltel. Selle tulemusel võivad erinevatel puu külgedel murdunud oksa kohtadesse areneda õõnsused erineva kiirusega.

**Tabel 9.** Erinevates töödes kirjeldatud rähniõõnte domineerivad või keskmised lennuava suunad.

Piirkond	Rähniiliigid	Domineerivad ava suunad	Allikas*
Kalifornia (Lääne-USA)	männi-kirjurähn ( <i>Picoides borealis</i> )	lääs	[1]
Kalifornia	täpikrähn <i>Colaptes auratus</i> , <i>Melanerpes lewis</i>	põhi ja kirre <sup>a</sup>	[2]
Colorado (Kesk-USA)	ida-mahlarähn ( <i>Sphyrapicus varius</i> )	lõuna	[1]
Oregon (Loode-USA)	laane-mahlarähn ( <i>Sphyrapicus nuchalis</i> ), <i>Colaptes auratus</i>	ida <sup>a</sup>	[3]
Poola	suur-kirjurähn ( <i>Dendrocopos major</i> )	ida <sup>a</sup>	[4]
Poola	suur-kirjurähn	kagu	[5]
Ontario (Lõuna-Kanada)	ida-mahlarähn, <i>Colaptes auratus</i> kirjurähn <i>Picoides villosus</i> kirjurähn <i>Picoides pubescens</i>	kagu	[1]
Lääne-Norra	hallpea-rähn ( <i>Picus canus</i> ) roherähn ( <i>Picus viridis</i> ) suur-kirjurähn valgeselg-kirjurähn ( <i>Dendrocopos leucotos</i> ) väike-kirjurähn ( <i>D. minor</i> ) laanerähn ( <i>Picoides tritactylus</i> )	lõuna lõuna lõuna <sup>a</sup> põhi lõuna lõuna	[6]
Pedja jõe alamjooksu jõeäärsed metsad	hallpea-rähn muusträhn ( <i>Dryocopus martius</i> ) suur-kirjurähn valgeselg-kirjurähn väike-kirjurähn	ida <sup>a</sup>	[7]

\* Allikad: [1] Inouye 1976; [2] - Raphaeli 1985; [3] – Dobkin *et al.* 1995; [4] - Mazgajski 1998; [5] – Wesolowski 1989; [6] – Stenberg 1996; [7] - käesolev uurimus.

<sup>a</sup> Ava suundade jaotuse erinevus juhuslikust on statistiliselt tõestatud.

Värvuliste asustatud õõnte ja asustamata, kuid neile sobivate õõnsuste ava suundades statistiliselt olulist erinevust ei leitud. Varasemates töödes on kirjeldatud küll õõnevärvuliste pesaõõnte lennuavade jaotuseid (nt. Wiesolowski 1989, Dobkin *et al.* 1995), kuid pole võrreldud neid maastikus saadavalolevate jaotusega. Kuigi esines tendents läände ja põhja avanevate õõnte eelistamisele ning idasuunaliste õõnsuste vältimisele, ei pruugi olla tegu siiski ava suuna eelistusega, vaid enamasti ida poole avanevate rähniõõnte vältimisega. Õõnsuste sobivuse määramisel vaadati ainult kolme õõne sisemõõtu ning ei arvestatud selle tüüpi. Vastavalt varasematele tunduvalt soojema kliimaga aladel tehtud

töödele võiksid loomad eelistada hoopis lõunasse ja itta avanevaid õõnsusi, kus oleks soodsam (soojem aga mitte palav) mikrokliima (Inouye 1976; Raphael 1985). Pesaõõne lennuava suuna valikul on erinevad liigid sõltuvalt elu- ja toitumispaiga eelistustest erinevad. Näiteks võivad avamaastikul toituvad teiseseid õõneloomad kasutada eelkõige lagendiku poole avanevates puuõõnsuseid (Dobkin *et al.* 1995).

#### 4.4. Puuõõnsuste omavaheline paiknemine

Puuõõned paiknesid maastikus agregeeritult. Eriti tugevalt olid jõeäärsetes metsades grupeerunud rähniõõned, mille lähiumbruses oli naaberõõnte tihedus keskmiselt 12 korda kõrgem kui maastiku keskmine. Agregeeritud paiknemist on leitud ka Kesk-Rootsis muusträhni õõnte puhul (Johnsson *et al.* 1993). Muud looduslikud õõned paiknesid samuti agregeeritult, kuid nende puhul ei olnud koondumine nii tugev. Küll aga võis täheldada gruppide regulaarset paiknemist umbes 90 m vahedega. Looduslike õõnsuste agregeerumist võib põhjustada puid mädandavate seente lokaalne levik ning õõnsuste tekkeks „eelistatud“ puuliikide ebahühtlane paiknemine maastikus (nt. Dobbertin *et al.* 2001; Chokkalingam & White 2001). Need põhjused mõjutavad ka rähniõõnte koondumist, sest rähnid eelistavad õõnsusi rajada samadesse kohtadesse, kuhu hakkavad tekkima ka muud looduslikud õõned (Ivanchev 1998). Kuna rähniõõnte grupeerumine oli palju ulatuslikum, siis lisandub neile põhjustele ilmselt veel rähnide eelistus rajada uusi õõnsusi vanade lähedusse. See võib olla tingitud territoriaalsusest, kui rähnide asustustihedus on kõrge ning uued õõned rajatakse territooriumi keskele, et vältida konflikte „naabritega“ (Rolstad *et al.* 1995). Kindlasti tõstab rähniõõnte agregeerumist veel nn. ööbimisõõnsuste rajamine. Sellised õõned rajatakse pesaõõne lähedusse, kuid pesitsemiseks neid ei kasutata (Rudolph *et al.* 1990).

Juhutransektidelt leitud õõnepuud mahtusid ära 30%-le metsamaa pindalast. See tähendab, et 70% metsamaastikust oli õõnevärvuliste pesitsusalana sobimatu. Õõnsuste tugeva agregeerituse tõttu ei pruugi territoriaalsed õõneloomad kasutada ka kõiki muidu pesitsemiseks sobivaid õõnsusi, mis tõstab veelgi kasutuskõlbulike õõnsuste puudust õõnevaeses maastikus. Samadel juhutransektidel oli õõnelindude asustustihedus keskmiselt 0,3 paari ha<sup>-1</sup> (Lõhmus 2004), mis on umbes kaks korda madalam, kui leitud õõnte tihedus. Puuõõnsuste kasutamata jätmise põhjuseks on seega ilmselt õõnelindude territoriaalne käitumine, mistõttu ei valita pesapaika juba asustatud õõnsuste lähedusse.



Juhutransektide andmetel oli õõnepuude agregeerituses kaitsealal ja majandusmetsades võrdne. 10% õõnetihedamale metsamaa pindalale jäi 56% õõnepuudest. Sellise tugeva agregeerumise põhjuseks on ilmselt õõnsuste tekkeks soodsate vanade leht ja segametsade vähesus maastikus (Lõhmus 2002<sup>b</sup>).

#### **4.5. Puuõõnsuste hävimine ja eluiga**

Pedja jõeäärsetes metsades hävis aastas keskmiselt 2,7% elusates puudes ja 15,6% surnud puudes paiknenud puuõõnsustest. Need arvud on suhteliselt lähedased Nilssoni jt. (1990) andmetega, kes leidsid Kesk-Rootsis, et muusträhni õõnte keskmine aastane hävimine on 4 - 8%. Elusates puudes olevate õõnte hävimissagedus võib olla leitud siiski suurem, sest õõnsuste hävimisena arvestati vaid õõnepuu murdumist ja muid õõne kõlbmatuks muutumise viise, mida on võimalik maapinnalt jälgida. Arvestamata jäeti õõnsuste kinnikasvamine, mille tulemusel väheneb õõnsuse ava läbimõõt nii palju, et loomad sinna enam sisse ei mahu. See võib põhjustada märkimisväärselt suure osa õõnsuste kõlbmatuks muutumist. Näiteks Lõuna-Saksamaal moodustab õõnte hävimistest 50% õõnepuu murdumine ning 50% lennuava kinnikasvamine (Günther & Hellmann 1995). Colorados (Kesk-USA) kasvas aastas kinni 16% elusates puudes olevaid õõnsusi (Sedgwick & Knopf 1991) ning Poolas 5% (Wesolowski 1995). Need numbrid ületavad mitmekordselt Pedja jõe äärsetest metsadest leitud elusate õõnepuude murdumise sageduse. Kui elusates puudes olevate õõnte keskmist leitud eluiga (36 aastat) vähendada õõnepuude murdumisega sama suures ulatuses ka kinnikasvamisega (Günther & Hellmann 1995), oleks õõne keskmiseks elueaks 18 aastat. Kui arvestada Poola vanades lehtmetsades saadud 5% kinnikasvamisest tingitud kadu (Wesolowski 1995), oleks eluiga 12 aastat.

Elusates puudes olevate õõnte pikem eluiga võib osaliselt seletada värvuliste eelistust selliste õõnte suhtes. Sellega kaasneb väiksem tõenäosus, et pesapuu murdumine põhjustaks pesitsuse ebaõnnestumise. Samuti näitab see, et metsade majandamisel tuleks teiseste õõneloomade hoidmiseks säilitada eelkõige elusaid õõnepuid, mis tagaks tulevikus kõrgema õõnsuste tiheduse, kui surnud puude säilitamine. Teisest küljest võib samade õõnsuste korduv kasutamine tõsta pesarüüste ohtu ja pesaparasitide hulka ning õõneloomad võivad hakata selliseid õõnsusi vältima (Sonerud 1985; Merino & Potti 1995).

Täpse hinnangu andmiseks vajaliku säilikpuude hulga kohta tuleks uurida Eesti tingimustes Isaks õõnepuude murdumissagedusele veel õõnsuste kinnikasvamise kiirust. Samuti on oluline teada, kas raiesmikele või harvendus- ja sanitaarraietega hooldatud

metsadesse jäetud säilikpuudesse, tekib puuõõnsuseid sama suurel hulgal, kui samasugustesse puudesse majandamata metsades. Õõnsuste teket võib vähendada näiteks puid mädandavate seente leviku piiramine (Harestad & Keisker 1989; Ivanchev 1998; Lindenmayer *et al.* 2002). Kuna õõnsuste hävimise tempo võib siiski samaks jääda, siis peaks säilikpuude hulk majandusmetsades olema suurem, kui majandamata metsadest saadud arvestuste põhjal selguks.

#### 4.6. Puuõõnsuste asustatus

Õõnevärvulised eelistasid asustada elusates puudes asuvaid väikse lennuavaga looduslikke (mitte rähni-) õõnsusi. Kõiki neid eelistusi võib pidada adaptiivseks, seotuna eeskätt pesarüüstega. Väike pesaõõne lennuava on oluline suurte kehamõõtmetega pesarüüstajate vastu ning ka rähniõõnte vältimine võib vähendada pesarüüset, mis võib moodustada 70% pesitsuste ebaõnnestumise põhjustest (Wesolowski 2002). Näiteks kaelus-kärbsenäpil (*Ficedula albicollis*) ja salutihasel (*Parus palustris*) on leitud, et pesarüüste sagedus seostub pesaõõne lennuava suurusega (Walankiewicz 1991; Wesolowski 2002). Õõnevärvuliste pesade rüüstajateks on sageli rähnid (Nilsson 1984<sup>a</sup>), kelle jaoks võivad looduslikud õõned olla suhteliselt raskemini leitavad ja ligipääsetavad. Eesti rähnidest rüüstab õõnevärvuliste pesi suur kirjurähn (*Dendrocopos major*), kes oli uurimisalal kõige arvukam rähniliik (Lõhmus 2004). Poolas Bielowieza rahvuspargis on leitud, et sagedamini rüüstatavad nii rähnid kui ka teised röövloomad surnud puudes või rähniõõntesse rajatud salutihase pesi (Wesolowski 2002). Teisest küljest – kui jätta kõrvale pesarüüste – võivad rähniõõntes olla soodsamad pesitsustingimused (nt. õõne suurus ja kuju ning mikrokliima) kui muudes looduslikes õõntes, sest linnud on rajanud need pesitsemiseks. Seda hüpoteesi tuleks kontrollida, sest varasemast kirjandusest selle kohta andmeid teada ei ole. Elusates puudes olevate õõnte eelistamist teisest õõneloomade poolt on leitud ka Lõuna-Saksamaal (Günther & Hellmann 1995). Varasemates töödes on leitud veel, et linnud eelistavad pesitseda keskmiselt kõrgemal asuvates õõnsuseid, kus on väiksem pesarüüste oht (Nilsson 1984<sup>a</sup>; Li & Martin 1991; Johnsson *et al.* 1993). Käesoleva töö tulemused seda ei kinnita. Pesaõõne kõrgus maapinnast tunnistati oluliseks küll ühetunnuselises analüüsis, kui lõplikust värvuliste pesaõõne eelistuste kohta käivast mudelist jäi see siiski välja (tabel 7). Varasemates töödes leitud õõnsuse kõrguse mõju õõneloomade pesaõõne valikule võib olla tingitud selle korreleerumisest mõne teise (olulist

mõju omava) õõne tunnusega. Nendes töödes on analüüsitud korraga siiski vaid ühte tunnust ning pole arvestatud erinevate õõnsuse omaduste omavahelist seotust.

Rähne on peetud metsa linnukoosluses tugiliikideks, kes õõnsusi rajades loovad pesitsusvõimalusi paljudele teistele liikidele (Simberloff 1998). Kuna õõnevärvulised eelistasid pesitseda pigem muudes looduslikes õõntes, võib rähnide roll tugiliigina olla väiksem kui varem arvatud. See ei tähenda siiski, et rähnid sellist rolli metsades üldse ei täidaks, sest rähniõõned moodustasid enamuse metsades saadaval olnutest. Samuti saavutas õõnsuse tüüp (rähni rajatud või muu looduslik õõs) lõplikus logistilise regressiooni mudelis kõige nõrgema mõju õõnevärvuliste pesaõõne valikule (tabel 7).

Käesolevast tööst selgus, et Eesti tüüpilises metsamaastikus on puuõõnsuseid väga hõredalt. Õõnsuste hulk on ilmselt õõneloomade arvukust limiteerivaks teguriks, mida võimendab veelgi õõnsuste agregeeritus. Looduskaitseala puistutes paistis olukord olevat küll parem, kuid samas on seal rohkem õõnevaeseid metsatüüpe, nii et suurt erinevust võrreldes majandusmetsadega ei ole.

## Kokkuvõte

Puuõõnsused on pesapaigaks paljudele loomaliikidele, kellest mitmed on haruldased või ohustatud. Puuõõnsused on tüüpilised vanadele metsadele, metsade majandamine võib nende hulka oluliselt vähendada ja sellega õõneloomade arvukust piirata. Siiani on siiski vähe andmeid õõnepuude paiknemisest maastikus ja metsade majandamise mõjust sellele.

Töös kirjeldasin puuõõnsuste hulka ja paiknemist eri tüüpi metsades ning võrdlesin majandusmetsasid looduskaitsealale jäävatega. Selgitasin, kuhu ja millistesse puudesse õõnsused tekivad ning milliseid õõnsuseid eelistavad õõnevärvulised asustada. Uurimus viidi läbi aastatel 1998 - 2003 Loode-Tartumaa majandusmetsadesse ja Alam-Pedja looduskaitsealale jääval 30 kahekilomeetrisel juhutransektil ning 16 uurimisalal Pedja jõe äärsetes majandamata metsades.

Enamiku õõnsustest olid rajanud rähnid (eri aladel 51 - 88%). Õõneloomadele sobivate puuõõnsuste keskmine tihedus Pedja jõe äärsetes haavikutes ( $7,5$  õõnt  $\text{ha}^{-1}$ ) oli neli korda kõrgem kui piirnevates kaasikutes ( $1,6$ ). Juhutransektidel oli keskmiselt kõrgem õõnepuude tihedus aru-leht- ja -segametsades ( $0,8$ ) ning soo-leht ja -segametsades ( $0,7$ ), madalam okasmetsades ( $0,4$ ). Suurt erinevust õõnepuude üldtiheduses majandusmetsade ja looduskaitseala metsamaa vahel ei olnud, kuigi majandusmetsades oli õõnepuid samades biotoopides keskmiselt 42% vähem kui looduskaitsealal. Looduskaitsealale lisas väärtust õõnevärvuliste eelistatud looduslike (mitte rähni-) õõnte suurem osakaal (49%, vs. 25% majandusmetsades). Iga pesitseva rähnipaari kohta leiti jõeäärsetelt uurimisaladelt keskmiselt 28 rähniõõnsust. Tugev seos rähnide ja rähniõõnte tiheduse vahel võimaldab suhteliselt lihtsalt hinnata õõnsuste hulka ka teistes metsades.

Puuõõnsusi esines sagedamini jämedates surnud puudes, mida tuleks metsade majandamisel õõneloomade pesitsustingimuste tagamiseks säilitada. Seda näitab ka õõnepuude oluliselt suurem tihedus vanades metsades ( $1,7$  õõnepuud  $\text{ha}^{-1}$ ), võrreldes noorte ja keskealiste metsadega ( $0,5$ ) või raiesmike ja võsaga ( $0,1$ ). Puuliikidest eelistasid rähnid pehme puiduga haaba. Muid looduslike õõnsusi oli kõige sagedamini sangleppades. Õõnevaeseimaks puuliigiks oli kask.

Eriti rähniõõned, aga ka muud looduslikud õõned paiknesid agregeeritult. Sõltumata kaitserežiimist hõlmas 10% kõige suurema õõnepuude tihedusega pindala 56% õõnepuudest ning 70% metsamaa pindalast oli õõnte puudumise tõttu õõneloomadele pesitsemiseks sobimatu.

Puuõõnsuste keskmiseks elueaks leiti surnud puudes 6 ja elus puudes 36 aastat. Arvestades avaldatud andmeid õõnte kinnikasvamise kohta võib elusates puudes olevate õõnte eluiga olla siiski leitust kuni kolm korda lühem.

Õõnevärvulised eelistasid kasutada elusates puudes olevaid väikse lennuavaga looduslikke (mitte rähni-) õõnsusi. Seega on majandusmetsas õõneloomade pesitsustingimuste tagamiseks oluline säilitada lisaks tüügaspuudele ka vanu elusaid puid.

## *Summary*

### **Tree-cavities in different managed and protected forests: density, characteristics and use by animals**

Tree-cavities serve as nesting sites for various animal species, many of which are rare or endangered. Tree-cavities are typical for mature forests, forestry can significantly decrease their availability and thereby reduce the abundance of the cavity-nesting species.

In the current thesis, I described the density and location of tree-cavities in different Estonian forest types, and compared managed forests with forests within a nature reserve. I studied where and in which trees the cavities are formed, and what kind of cavities are preferred by cavity-nesting passerines. The study was carried out in 1998 - 2003 on 30 2-km random transects within managed forests of north-western Tartumaa and the Alam-Pedja Nature Reserve, and in 16 unmanaged riverine forests by the River Pedja.

Most of the cavities found had been excavated by woodpeckers (51 - 80% in different areas). In riverine aspen stands, the average density of the cavities suitable for cavity-nesting animals was four times higher ( $7.5 \text{ cavities ha}^{-1}$ ) than in adjacent birch stands ( $1.6 \text{ ha}^{-1}$ ). On random transects, the average density of the cavity-trees was higher in deciduous and mixed forests ( $0.8 \text{ cavity-trees ha}^{-1}$  in fresh and  $0.7 \text{ ha}^{-1}$  in wet stands), and lower in coniferous forests ( $0.4 \text{ ha}^{-1}$ ). At landscape scale, the cavity-tree density did not differ between the reserve and the managed area. Comparing same forest types and age classes, there were 42% less cavity-trees in managed forests. The significantly higher proportion of natural (i.e., not woodpecker-made) cavities, preferred by cavity-nesting passerines, in the reserve (49%, *v.s.* 25% in the managed forests) increases their value. On average, 28 woodpecker cavities were found in the riverine study areas per each nesting pair of woodpeckers. The strong relationship between the density of woodpeckers and their cavities allows easily to estimate the density of cavities in other forests.

Cavities were most frequent in large dead trees. Such trees should be maintained during forestry operations to safeguard nesting conditions for cavity-nesting animals. This was indicated also by the significantly higher density of cavity trees in mature forests ( $1.7 \text{ cavity-tree ha}^{-1}$ ) than in young and middle-aged forests ( $0.5 \text{ ha}^{-1}$ ) or clear-cuts and scrub ( $0.1 \text{ ha}^{-1}$ ). Among different tree species, woodpeckers preferred the soft-wooded aspen. Natural cavities were most frequent in black alders. The cavity-poorest trees were birches.

Cavities, especially woodpecker-cavities, were aggregated. Both in the managed forests and within the reserve, the most cavity-rich 10% of the area contained 56% of cavity-trees, and 70% of the forest area lacked any cavities, being unsuitable for the cavity-nesting animals.

The average longevity of the cavities was 6 years for snags, and 36 years for live trees. However, considering previous data on injury compartmentalization, longevity of the cavities in live trees may be up to three times lower.

Cavity-nesting passerines preferred natural cavities with small entrances in live trees. Hence, to sustain cavity-nesting animal populations in managed forests, it is important to maintain old remnant trees.

## Tänuõnad

Tänu kuuluvad kõigile, kes aitasid selle töö valmimisele kaasa. Eeskätt: juhendaja Asko Lõhmusele; oskusteabega toetanud Kalle Remmile, **Juhan Javoišile** ja Triin Vaberile; välitöödel õla alla pannud Villu Soonele, Ülo Välile, Anti Randerile, Jane Remmile, Marko Puksingule, Juhan Javoišile, Mart Meristele, Uve Sahcrisele, Ülle Mustonenile, Siim Kuresoole, Kristjan Piirimäele, Riho Kinksile, Linna Remmile, Triin Veberile ja Tõnu Raitviirile; metsa ja metsast välja sõidutanud ning redelit laenanud Einar Tammurile ja Jüri Ketnerile; öömajaga toetanud Kaitseliidu Jõgeva malevale ja Kirna kordoni vahimeestele.

Tehtud tööd said finantseeritud Eesti Teadusfondi grandist nr. 5257.



## Kirjandus

- Bergin, T. M., 1991. A comparison of goodness-of-fit test for analysis of nest orientation in western kingbirds (*Tyrannus verticalis*). *Condor* 93, 164-171.
- Brady, M. J., Risch, T. S., Dobson, F. S., 2000. Availability of nest sites does not limit population size of southern flying squirrels. *Canadian Journal of Zoology* 78, 1144-1149.
- Brush, T., 1983. Cavity use by secondary cavity-nesting birds and response to manipulations. *Condor* 85, 461-466.
- Carlson, A., 1994. Cavity breeding birds and clearcuts. *Ornis Fennica* 71, 120-122.
- Carlson, A., Sandström, U., Olsson, K., 1998. Availability and use of natural tree holes by cavity nesting birds in a Swedish deciduous forest. *Ardea* 86, 109-119.
- Chokkalingam, U., White, A., 2001. Structure and spatial patterns of trees in old-growth northern hardwood and mixed forests of northern Maine. *Plant Ecology* 156, 139-160.
- Dickson, J. G., Conner, R. N., Williamson, J. H., 1983. Snag retention increases bird use of a clear-cuts. *Journal of Wildlife Management*. 47, 799-804.
- Dobbertin, M., Baltensweiler, A., Rigling, D., 2001. Tree mortality in an unmanaged mountain pine (*Pinus mugo var. uncinata*) stand in the Swiss National Park impacted by root rot fungi. *Forest Ecology and management* 145, 79-89.
- Dobkin, D. S., Rich, A. C., Pretare, J. A., Pyle, W. H., 1995. Nest-Site Relationship Among Cavity-Nesting Birds of Riparian and Snowpocket Aspen Woodlands in the Northwestern Great Basin. *Condor* 97, 694-707.
- Edington, J. M., Edington, M. A., 1972. Spatial patterns and habitat partition in the breeding bird of an upland wood. *Journal of Animal Ecology* 41, 331-357.
- Fan, Z., Larsen, D. R., Shifley, S. R., Thompson, F. R., 2003. Estimating cavity tree abundance by stage age and basal area, Missouri, USA. *Forest Ecology and Management* 179, 231-242.
- Fernandez, C., Azkona, P., 1996. Influence of forest structure on the density and distribution of White-backed Woodpecker *Dendrocopos leucotos* and Black Woodpecker *Dryocopus martius* in Quinto Real (Spanish western Pyrenees). *Bird Study* 43, 305-313.

- Forsman, E. D., Giese, A. R., 1997. Nests of Northern spotted owls on the olympic peninsula, Washington. *Wilson Bulletin* 109, 28-41.
- Forsman, J. T., Mönkkönen, M., Helle, P., Inkeröinen, I., 1998. Heterospecific attraction and food resources in migrant's breeding patch selection in northern boreal forest. *Oecologia* 115, 278-286.
- Gauthier, G., Smith, J. N., 1987. Territorial behaviour, nest-site availability, and breeding density in buffleheads. *Journal of Animal Ecology* 56, 171-184.
- Graves, A. T., Fajvan, M. A., Miller, G. W., 2000. The effects of thinning intensity on snag and cavity tree abundance in an Appalachian hardwood stand. *Canadian Journal of Forest Research* 30, 1214-1220.
- Günther, E. von, Hellmann, M., 1995. Die Entwicklung von Höhlen der Buntspechte (*Picoides*) in naturnahen Laubwäldern des nordöstlichen Harzes (Sachsen-Anhalt). *Ornithologische Jahresberichte des Museum Heineanum* 13, 27-52.
- Haagvar, S., Soerensen, O. J., Lund, E., 1990. Nest-box studies on hole-nesting passerines in spruce forest. I. effect of nest hole availability on population density. *Fauna Norvegica, Series C* 13, 33-41.
- Haney, J. C., Lydic, J., 1999. Avifauna and vegetation structure in an old-growth oak-pine forest on the Cumberland plateau, Tennessee (USA). *Natural Areas Journal* 19, 199-210.
- Harestad, A. S., Keisker, D. G., 1989. Nest tree use by primary cavity-nesting birds in south central British Columbia. *Canadian Journal of Zoology* 67, 1067-1073.
- Hosmer, D. W., Lemeshow, S., 1989. *Applied Logistic Regression*. John Wiley & Sons.
- Inguld, D. J., 1994. Nest-site characteristics of red-bellied and red-headed woodpecker and northern flickers in east-central Ohio. *Ohio Journal of Science* 94, 2-7.
- Inouye, D. W., 1976. Nonrandom orientation of entrance holes to woodpecker nest in aspen trees. *Condor* 78, 101-102.
- Isenmann, P., Martin, T. E., 1996. Clutch size and nest hole excavation behaviour in European tits (*Paridae*). *Ibis* 138, 336-337.
- Ivanchev, V. P., 1998. Nest building activity of Great Spotted Woodpecker (*Dendrocopos major*). *Sovremennaja Ornitologija, Nauka, Moskva* lk. 157-180.
- Johnsson, K., Nilsson, s. G., Tjernberg, M., 1993. Characteristics and utilization of Black Woodpecker *Dryocopus martius* holes by hole-nesting species. *Ibis* 135, 410-416.
- Järvinen, A., 1992. Spatial pattern of nest-box occupancy in the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* in mountain birch forest. *Ornis Fennica* 69, 13-18.

- Kalcounis, M. C., Brigham, R. M., 1998. Secondary use of aspen cavities by tree-roosting big brown bats. *Journal of Wildlife Management* 62, 603-611.
- Korol, J. J., Hutto, R. L., 1984. Factor affecting nest site location in Gila Woodpeckers. *Condor* 86, 73-78.
- Korpimäki, E., 1993. Does nest-hole quality, poor breeding success or food depletion drive the breeding dispersal of Tengmalm's owl. *Journal of Animal Ecology* 62, 606-613.
- Kuitunen, M., Aleknonis, A., 1992. Nest predation and breeding success in Common Treecreepers nesting in boxes and natural cavities. *Ornis Fennica* 69, 7-12.
- Kühlke, D. von, 1985. Höhlenangebot und Siedlungsdichte von Schwarzspecht (*Dryocopus martius*), Rauhußkauz (*Aegolius funereus*) und Hohltaube (*Columba oenas*). *Die Vogelwelt* 106, 81-93.
- Li, P., Martin, T. E., 1991. Nest-site selection and nesting success of cavity-nesting birds in high elevation forest drainages. *Auk* 108, 405-418.
- Lilleleht, V., 1998. Eesti Punane Raamat, Ohustatud seened, taimed ja loomad. Eesit Teaduste Akadeemia Looduskaitse Komisjon, Tartu, lk. 66-125.
- Lindenmayer, D. B., Cunningham, R. B., Donnelly, C. F., Tanton, M. T., Nix, H. A., 1993. The abundance and development of cavities in Eucalyptus trees: A case study in the montane forests of Victoria, southeastern Australia. *Forest Ecology and Management* 60, 77-104.
- Lindenmayer, D. B., Cunningham, R. B., Pope, M. L., Gibbons, P., Donnelly, C. F., 2000. Cavity size and types in Australian eucalypts from wet and dry forest types – a simple of rule of thumb for estimating size and number of cavities. *Forest Ecology and Management* 137, 139-150.
- Lõhmus, A., 1998. Kas suur-kirjurähn ehitab pesa ökonoomselt? *Hirundo* 11, 95-98.
- Lõhmus, A., Elts, J., Evestus, T., Kinks, R., Kulpsoo, L., Levits, A., Nellis, R., Väli, Ü., 2000. Rähnide arvukus Eestis. *Hirundo* 13, 67-81.
- Lõhmus, A., 2002<sup>a</sup>. Pesakast pole parem puuõõnest: kodukaku looduslikud pesapaigad ja nende kvaliteet Eestis. *Hirundo* 15, 83-88.
- Lõhmus, A., 2002<sup>b</sup>. The lack of old-growth forest – a threat to Estonian biodiversity. *Proceedings of the Estonian Academy of Sciences. Biology, Ecology* 51, 138-144.
- Lõhmus, A., 2003. Do Ural owls (*Strix uralensis*) suffer from the lack of nest sites in managed forests? *Biological Conservation* 110, 1-9.

- Lõhmus, A., 2004. Breeding bird communities in two Estonian forest landscape: are managed areas lost for biodiversity conservation. Proceedings of the Estonian Academi of Sciences. Biology, Ecology 53, 52-67.
- Lõhmus, A., Kohv, K., Palo, A., Viilma, K., 2004. Loss of old-growth, and the minimum need for strictly protected forests in Estonia. Ecological Bulletins 51, in press.
- Martin, T. E., Ghalambor, C. K., 1999. Males feeding females during incubation. I. Regulated by microclimate or constrained by nest predation? American Naturalist 153, 131-139.
- Mazgajski, T. D., 1998. Nest-site characteristic of Great Spotted Woodpecker *Dendrocopos major* in central Poland. Polish Journal of Ecology 46, 33-41.
- Merino, S., Potti, J., 1995. Pied Flycatchers prefer to nest in clean nest boxes in area with detrimental nest ectoparasites. Condor 97, 828-831.
- Miller, B., Reading, R., Strittholt, J., Carrol, C., Noss, R., Soule, M., Sanchez, O., Terborgh, J., Brightsmith, D., Cheeseman, T., Foreman, D., 1998. Using focal species in the design of nature reserve networks. Wild Earth 8, 81-92.
- Moller, A. P., 1989. Parasites, predators and nest boxes: Facts and artefacts in nest box studies of birds? Oikos 56, 421-423.
- Moller, A. P., 1992. Nest boxes and the scientific rigour of experimental studies. Oikos 63, 309-311.
- Moller, A. P., 1994. Facts and artefacts in nest-box studies: Implications for studies of birds of prey. Journal of Raptor Research 28, 143-148.
- Moorman, C. E., Russell, K. R., Sabin, G. R., Guynn, D. C., 1999. Snag dynamics and cavity occurrence in the South Carolina Piedmont. Forest Ecology and Management 118, 37-48.
- Mönkkönen, M., Helle, P., Soppela, K., 1990. Numerical and behavioural responses of migrant passerines to experimental manipulation of resident tits (*Parus* spp.): Heterospecific attraction in northern breeding bird communities? Oecologia 85, 218-225.
- Mönkkönen, M., Helle, P., Niemi, G. J., Montgomery, K., 1997. Heterospecific attraction affects community structure and migrant abundance in northern breeding bird communities. Canadian Journal of Zoology 75, 2077-2083.
- Newton, I., 1994. The role of nest site in limiting the numbers of hole-nesting birds: a review. Biological Conservation 70, 265-276.

- Nilsson, S. G., 1975. Kullstorlek och häckningsframgång i holkar och naturliga hål. *Vår Fågelvärld* 34, 207-211.
- Nilsson, S. G., 1979. Effect of forest management on the breeding bird community in southern Sweden. *Biological Conservation* 16, 135-143.
- Nilsson, S. G., 1984<sup>a</sup>. The evolution of nest-site selection among hole-nesting birds: the importance of nest predation and competition. *Ornis Scandinavica* 15, 167-175.
- Nilsson, S. G., 1984<sup>b</sup>. Clutch size and breeding success of the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* in natural tree-holes. *Ibis* 126, 407-410.
- Nilsson, S. G., Johnsson, K., Tjernberg, M., 1990. Age, dimensions and loss rates of Black Woodpeckers nesting trees. Report 17, Department of Wildlife Ecology, Swedish University of Agricultural Sciences, Uppsala.
- Peterson, B., Gauthier, G., 1985. Nest site use by cavity-nesting birds of the Cariboo Parkland, British Columbia. *Wilson Bulletin* 97, 319-331.
- Pulliainen, E., Saari, L., 2002. Nest site selection of hole-nesting passerines in natural habitats in eastern Finnish Forest Lapland. *Aquilo, Serie Zoologica* 30, 109-113.
- Purcell, K. L., Verner, J., 1999. Nest predators of open and cavity nesting birds in oak woodland. *Wilson Bulletin* 111, 251-256.
- Purcell, K. L., Verner, J., Oring, L. W., 1997. A comparison of the breeding ecology of bird nesting in boxes and tree cavities. *Auk* 114, 646-656.
- Raphael, M. G., 1985. Orientation of American kestrel nest cavities and nest trees. *Condor* 1985, 437-438.
- Remm, K., Luud, A., 2003. Regression and point pattern models of moose distribution in relation to habitat distribution and human influence in Ida-Viru county, Estonia. *Journal for Nature Conservation* 11, 197-211.
- Rolstad, J., Rolstad, E., Stokke, P. K., 1995. Feeding habitat and nest-site selection of breeding Great Spotted Woodpeckers *Dendrocopos major*. *Ornis Fennica* 72, 62-71.
- Rudolph, D. C., Conner, R. N., Turner, J., 1990. Competition for Red-Cockaded Woodpecker roost and nest cavities: effects of resin age and entrance diameter. *Wilson Bulletin* 102, 23-36.
- Sandström, U., 1992. Effects of forest management on density of tree holes and hole-nesting birds. Report 23, Department of Wildlife Ecology, Swedish University of Agricultural Sciences, Uppsala.
- Schepps, J., Lohr, S., Martin, T. E., 1999. Does tree hardness influence nest-tree selection by primary cavity nesters? *Auk* 116, 658-665.

- Schreiber, B., DeCalesta, D. S., 1992. The relationship between cavity-nesting birds and snags on clearcuts in Western Oregon. *Forest Ecology and Management* 50, 299-316.
- Sedgwick, J. A., Knopf, F. L., 1991. The loss of avian cavities by injury compartmentalization. *Condor* 93, 781-783.
- Simberloff, D., 1998. Flagship, umbrellas and keystones: is single-species management passe in the landscape era? *Biological Conservation* 83, 247-257.
- Sonerud, G. A., 1985. Nest hole shift in Tengmalm's owl *Aegolius funereus* as defence against nest predation involving long-term memory in the predator. *Journal of Animal Ecology* 54, 179-192.
- Soulliere, G. J., 1988. Density of suitable wood duck nest cavities in a northern hardwood forest. *Journal of Wildlife Management* 52, 86-89.
- Steger, C., Hichcock, C. L., 1998. Influence of forest structure and diseases on nest-site selection by red-breasted nuthatches. *Journal of Wildlife Management* 62, 1349-1358.
- Stenberg, I., 1996. Nest site selection in six woodpecker species. *Fauna Norvegica, Series C* 19, 21-38.
- Zarnowitz, J. E., Manuwal, D. A., 1985. The effects of forest management on cavity-nesting birds in northwestern Washington. *Journal of Wildlife Management* 49, 255-263.
- Upton, G. J. G., Fingleton, B., 1989. *Spatial Data Analysis by Example, Vol. 2, Categorical and Directional Data*. John Wiley & Sons.
- Valk, U., Eilart, J., 1974. *Eesti Metsad*. Valgus, Tallinn.
- Van Balen, J. H., Booy, C. J. H., van Franeker, J. A., Osieck, E. R., 1982. Studies on hole-nesting birds in natural nest sites. I. Availability and occupation of natural nest sites. *Ardea* 70, 1-24.
- Virkkala, R., Rajasärkkä, A., Väisänen, R. A., Vickholm, M., Virolainen, E., 1994. Conservation value of nature reserves: do hole-nesting birds prefer protected forests in southern Finland? *Annales Zoologici Fennici* 31, 173-186.
- Walankiewicz, W., 1991. Do secondary cavity-nesting birds suffer more from competition for cavities or from predation in primeval Deciduous forest? *Natural Areas Journal* 11, 203-212.
- Waters, J. R., Noon, B. R., Verner, J., 1990. Lack of nest site limitation in a cavity-nesting bird community. *Journal of Wildlife Management* 54, 239-245

- Weggler, M., Aschwanden, B., 1999. Angebot und besetzung natürlicher Nisthöhlen in einem Buchenmischwald. *Der Ornithologische Beobachter* 96, 83-94.
- Wesolowski, T., 1989. Nest-site of hole-nesters in a primeval temperate forest (Bialowieza National Park, Poland). *Acta Ornithologica* 25, 321-349.
- Wesolowski, T., 1995. The loss of avian cavities by injury compartmentalization in primelar European forest. *Condor* 97, 256-257.
- Wesolowski, T., 2002. Anti-predation adaption in nesting Marsh Tits *Parus palustris*: the role of nest-site security. *Ibis* 144, 593-601.

**Lisa 1.** Puuõõnsuste keskmised (min.-maks.) mõõtmised Pedja jõe äärsetes metsades. Ülainedeks näitab valimi suurust.

Liik	Keskmine ava asimuut (°) [kaal] <sup>a</sup>	Rinnas-läbimõõt (cm)	Ava kõrgus maapinnast (m)	Ava väikseim läbimõõt (cm)	Õõne läbimõõt (cm)	Õõne sügavus (cm)	Õõne ruumala (cm <sup>3</sup> )
<b>Asustatud õõned</b>							
<b>Rähnid</b>	121 <sup>36</sup> [0,136]	34 <sup>35</sup> (20-56)	9,1 <sup>36</sup> (2,5-22,0)	4,5 <sup>23</sup> (2,8-8,6)	11,4 <sup>23</sup> (6,0-22,0)	24,5 <sup>23</sup> (10,0-60,0)	3 969 <sup>23</sup> (448-26 229)
<i>Picus canus</i>	170 <sup>3</sup> [0,992]	46 <sup>3</sup> (40-56)	9,7 <sup>3</sup> (7,0-14,0)				
<i>Dryocopus martius</i>	299 <sup>5</sup> [0,295]	47 <sup>5</sup> (39-54)	12,3 <sup>5</sup> (8,0-19,0)	7,9 <sup>3</sup> (7,5-8,6)	17,0 <sup>3</sup> (14,0-22,0)	40,7 <sup>3</sup> (20,0-60,0)	13 120 <sup>3</sup> (5 125-26 229)
<i>Dendrocopos minor</i>	191 <sup>8</sup> [0,403]	24 <sup>8</sup> (20-29)	5,1 <sup>8</sup> (2,5-8,0)	3,3 <sup>6</sup> (2,8-4,0)	8,0 <sup>6</sup> (6,0-10,0)	16,8 <sup>6</sup> (10,0-26,0)	1 024 <sup>6</sup> (448-1 813)
<i>D. leucotos</i>	328 <sup>3</sup> [0,623]	31 <sup>3</sup> (27-37)	17,7 <sup>3</sup> (15,0-22,0)				
<i>D. major</i>	85 <sup>16</sup> [0,367]	33 <sup>15</sup> (26-41)	8,8 <sup>16</sup> (4,0-15,0)	4,3 <sup>12</sup> (3,9-5,0)	12,2 <sup>12</sup> (9,0-19,0)	24,5 <sup>12</sup> (14,0-32,0)	3 495 <sup>12</sup> (1 145-7 627)
<b>Õõnevärvulised</b>	137 <sup>87</sup> [0,091]	31 <sup>84</sup> (14-55)	6,2 <sup>87</sup> (0,5-12,5)	3,6 <sup>74</sup> (2,1-6,5)	12,8 <sup>77</sup> (3,5-33,0)	18,6 <sup>73</sup> (3,0-67,0)	3 659 <sup>70</sup> (254-17 619)
<i>Sitta europaea</i>	37 <sup>16</sup> [0,192]	36 <sup>15</sup> (14-55)	7,0 <sup>16</sup> (3,5-12,0)	3,6 <sup>13</sup> (2,6-5,1)	16,7 <sup>13</sup> (5,3-33,0)	17,1 <sup>12</sup> (13,0-25,0)	5 731 <sup>12</sup> (937-1 7619)
<i>Parus major</i>	271 <sup>17</sup> [0,073]	31 <sup>17</sup> (18-50)	6,5 <sup>17</sup> (2,2-12,0)	3,8 <sup>15</sup> (2,5-5,5)	13,1 <sup>15</sup> (4,3-26,0)	20,9 <sup>14</sup> (8,0-45,0)	4045 <sup>14</sup> (410-9 900)
<i>P. palustris</i>	156 <sup>3</sup> [0,662]	21 <sup>3</sup> (17-26)	3,3 <sup>3</sup> (1,8-4,5)	3,6 <sup>3</sup> (2,5-4,7)	6,3 <sup>3</sup> (5,5-7,0)	15,3 <sup>3</sup> (11,0-23,0)	602 <sup>3</sup> (514-677)
<i>P. caeruleus</i>	160 <sup>20</sup> [0,161]	31 <sup>19</sup> (17-53)	5,6 <sup>20</sup> (0,5-12,0)	2,7 <sup>14</sup> (2,1-3,2)	10,8 <sup>16</sup> (3,5-19,0)	21,4 <sup>16</sup> (10,0-67,0)	3459 <sup>14</sup> (318-11 057)
<i>Ficedula hypoleuca</i>	117 <sup>27</sup> [0,117]	30 <sup>26</sup> (19-45)	6,7 <sup>27</sup> (2,0-12,5)	3,8 <sup>25</sup> (2,5-5,7)	13,0 <sup>26</sup> (5,6-26,5)	16,6 <sup>24</sup> (3,0-45,0)	2 683 <sup>23</sup> (254-9 086)
<b>Kiletivälised</b>	153 <sup>12</sup> [0,264]	38 <sup>12</sup> (19-70)	6,7 <sup>12</sup> (2,5-11,5)	6,7 <sup>12</sup> (3-13,5)	19,3 <sup>12</sup> (8,5-29,0)	30,9 <sup>12</sup> (2,5-120,0)	13 287 <sup>12</sup> (596-38 346)
<i>Apidae</i>	225 <sup>5</sup> [0,483]	48 <sup>5</sup> (39-70)	8,1 <sup>5</sup> (5,5-9,5)	6,7 <sup>5</sup> (3,2-8,5)	23,7 <sup>5</sup> (19,0-29,0)	52,0 <sup>5</sup> (20,0-120,0)	22 828 <sup>5</sup> (15 324-38 346)
<i>Vespa crabro</i>	110 <sup>5</sup> [0,663]	31 <sup>5</sup> (19-40)	6,0 <sup>5</sup> (2,5-11,5)	7,3 <sup>5</sup> (3,0-13,5)	16,8 <sup>5</sup> (8,5-24,0)	13,9 <sup>5</sup> (2,5-29,0)	7 144 <sup>5</sup> (596-17 281)
<b>Teised loomad</b>							
<i>Bucephala clangula</i>	141 <sup>5</sup> [0,375]	44 <sup>5</sup> (39-54)	11,1 <sup>5</sup> (8,0-13,0)	8,2 <sup>5</sup> (5,6-10,0)	16,5 <sup>5</sup> (14,0-20,5)	19,7 <sup>5</sup> (7,0-27,0)	6 333 <sup>5</sup> (3 418-9 737)
<i>Sciurus vulgaris</i>	135 <sup>3</sup> [0,333]	45 <sup>3</sup> (33-54)	11,0 <sup>3</sup> (9,0-14,0)	8,8 <sup>3</sup> (8,3-9,0)	21,2 <sup>3</sup> (18,0-23,5)	15,0 <sup>5</sup> (1,0-33,0)	11 157 <sup>3</sup> (6 871-18 998)
<b>Kõik õõned</b>	120 <sup>597</sup> [0,108]	32 <sup>574</sup> (14-97)	7,2 <sup>600</sup> (0,5-22,0)	5,0 <sup>517</sup> (1,3-20,0)	12,3 <sup>505</sup> (2,0-41,0)	22,1 <sup>499</sup> (1,0-350,0)	18 978 <sup>486</sup> (171-1 020 703)
Kõik rähniõõned	112 <sup>524</sup> [0,109]	32 <sup>501</sup> (14-86)	7,3 <sup>527</sup> (0,5-22,0)	5,0 <sup>449</sup> (2,0-10,0)	12,2 <sup>437</sup> (2,0-33,0)	16,5 <sup>419</sup> (1,0-70,0)	15 058 <sup>419</sup> (171-104 916)
Muud looduslikud õõned	169 <sup>73</sup> [0,156]	36 <sup>73</sup> (15-97)	4,7 <sup>73</sup> (0,5-13,0)	5,1 <sup>68</sup> (1,3-20,0)	12,8 <sup>68</sup> (3,0-41,0)	28,4 <sup>67</sup> (1,0-350,0)	43 492 <sup>67</sup> (504-1 020 703)

<sup>a</sup> Keskmine vektorite pikkus, kui iga õõs tähistab ühte vektorit, mille suunaks on lennuava asimuut ja pikkus on 1 [ühikuta suurus], iseloomustab erinevust keskmisest juhuslikust jaotusest.