



Kuva: Katja Ronkainen

Luonnonvara- ja biotalouden tutkimus 66/2021

Suomen susikannan suotuisan suojelutason viitearvojen määrittäminen

Väliraportti syyskuu 2021

Mia Valtonen, Inari Helle, Ilpo Kojola, Samu Mäntyniemi, Jenni Harmoinen, Vesa Nivala, Helena Johansson, Suvi Ponnikas, Annika Herrero, Samuli Heikkinen, Laura Kvist, Jouni Aspi ja Katja Holmala

Luonnonvara- ja biotalouden tutkimus 66/2021

Suomen susikannan suotuisan suojaustason viitearvojen määrittäminen

Väliraportti syyskuu 2021

Mia Valtonen, Inari Helle, Ilpo Kojola, Samu Mäntyniemi, Jenni Harmoinen,
Vesa Nivala, Helena Johansson, Suvi Ponnikas, Annika Herrero, Samuli Heikkinen,
Laura Kvist, Jouni Aspi ja Katja Holmala

Luonnonvarakeskus, Helsinki 2021



Viittausohje:

Valtonen M., Helle I., Kojola I., Mäntyniemi S., Harmoinen J., Nivala V., Johansson H., Ponnikas S., Herrero A., Heikkinen S., Kvist L., Aspi J. & Holmala K. 2021. Suomen susikannan suotuisen suojelutason viitearvojen määrittäminen: väliraportti syyskuu 2021. Luonnonvara- ja biotalouden tutkimus 66/2021. Luonnonvarakeskus. Helsinki. 97 s.

Mia Valtonen ORCID ID, <https://orcid.org/0000-0003-2034-2019>



ISBN 978-952-380-276-6 (Painettu)

ISBN 978-952-380-277-3 (Verkkajulkaisu)

ISSN 2342-7647 (Painettu)

ISSN 2342-7639 (Verkkajulkaisu)

URN <http://urn.fi/URN:ISBN:978-952-380-277-3>

Copyright: Luonnonvarakeskus (Luke)

Kirjoittajat: Mia Valtonen, Inari Helle, Ilpo Kojola, Samu Mäntyniemi, Jenni Harmoinen, Vesa Nivala, Helena Johansson, Suvi Ponnikas, Annika Herrero, Samuli Heikkinen, Laura Kvist, Jouni Aspi ja Katja Holmala

Julkaisija ja kustantaja: Luonnonvarakeskus (Luke), Helsinki 2021

Julkaisuvuosi: 2021

Kannen kuva: Katja Ronkainen

Painopaikka ja julkaisumyynti: PunaMusta Oy, <http://luke.juvenesprint.fi>

Tiivistelmä

Mia Valtonen¹, Inari Helle¹, Ilpo Kojola¹, Samu Mäntyniemi¹, Jenni Harmoinen¹, Vesa Nivala¹, Helena Johansson¹, Suvi Ponnikas², Annika Herrero¹, Samuli Heikkinen¹, Laura Kvist², Jouni Aspi² ja Katja Holmala¹.

¹ Luonnonvarakeskus, Latokartanonkaari 9, 00790 Helsinki

² Oulun yliopisto, Ekologian ja genetiikan tutkimusyksikkö, PL 8000, 90014 Oulun yliopisto

Maa- ja metsätalousministeriö on antanut Luonnonvarakeskukselle tehtäväksi tuottaa Suomen susikannalle suotuisan suojelutason viitearvon käytettäväksi susikannan hoidon suunnittelussa. Tässä kaksivuotisen (2021–2022) hankkeen väliraportissa käydään läpi ensimmäisen vuoden työtä. Hanketta toteutetaan neljässä työryhmässä (demografia, elinympäristöt, genetiikka, mallinnus), joihin kuului tutkijoita Suomesta ja ulkomailta. Väliraportti ei sisällä suotuisan suojelutason viitearvoa Suomen susikannalle, koska määrittelyssä käytettävien työkalujen kehittäminen on vielä kesken.

Tärkein käsitteellinen lähtökohta viitearvon määrittämisessä on *pienin elinvoimainen populaatio* (PEP), joka perustuu populaation säilymisen todennäköisyyteen sovitun tarkasteluajanjakson kuluessa. Suotuisan suojelutason viitearvon tulisi olla suurempi kuin PEP.

Tässä väliraportissa arvioidaan erikseen demografiaan perustuva ja genetiikkaan perustuva pienin elinvoimainen populaatiokoko. Viitearvojen määrittämisen prosessi kuvataan erikseen molempien kautta, sillä työn tässä vaiheessa genetiikkaa ei ole ollut mahdollista yhdistää demografiseen mallinnukseen. Mallinnuksen avulla arvioidaan demografisia tunnuslukuja, kuten susikannan ekologista kantokykyä. Käynnissä olevassa hankkeessa on kehitetty myös uusi lähestymistapa, jossa viitearvojen määrittely pohjautuu demografiseen pienimpään elinvoimaiseen populaatioon ja siihen, kuinka suuren riskin päättäjä on valmis hyväksymään, että populaatio käy määritetyn PEP-tason alapuolella tietyn ajanjakson kuluessa. Raportissa esitellään eri työkaluilla laskettuja alustavia esimerkkejä viitearvojen määrittämisestä. Esimerkkeihin valitut yhdistelmät eivät ota kantaa siihen, mitä yhdistelmiä tulisi käyttää viitearvon pohjana.

Suomessa susikannan pienin elinvoimainen populaatiokoko ja tätä kautta suotuisan suojelutason viitearvot riippuvat siitä, pidetäänkö lähtökohtana kannan demografisia vai geneettisiä tekijöitä vai molempia. Niin demografiset kuin geneettiset tekijät vaikuttavat populaation elinkyvyn ja säilymiseen. Väliraportissa esitetyn työn tulosten yhteenvetona voidaan todeta, että sekä demografiaa että geneettistä elinvoimaisuutta ja suotuisaa suojelutasoa koskevat tulokset ovat vasta alustavia. Demografisen mallin pohjalta tuotettuihin, esimerkinomaisten alustavien viitearvojen suuruuteen vaikuttavat valitun riskitason ohella tarkasteltavan aikajakson pituus ja esimerkiksi laskennassa käytettävät oletukset Venäjän Karjalan susikannan tulevasta kehityksestä.

Genetiikkaan liittyvät alustavat tulokset osoittavat Suomen nykyisen susikannan olevan liian pieni säilyäkseen geneettisesti elinvoimaisena edes melko lyhyellä (17 v.) aikavälillä. Huolimatta yhteydestä Venäjän susikantaan Suomen susien perinnöllinen monimuotoisuus on viime vuosina pienentynyt. Geneettinen monimuotoisuus on Lounais-Suomessa vähäisempää kuin Itä-Suomessa, ja susikannan painopisteen siirtyminen Länsi-Suomeen heijastuu koko maata koskeviin tunnuslukuihin. Tämä osoittaa, että susien tulomuutto Venäjältä ei riitä kumoamaan pienuudessa populaatiossa tapahtuvaa perinnöllisen muuntelun menetystä.

Viitearvojen määrittelyn työkaluja kehitetään toisen hankevuoden kuluessa niin, että tavoitteena olevat lopulliset viitearvot voidaan julkaista syksyllä 2022.

Asiasanat: viitearvo, suotuisa suojelutaso, susi, pienin elinvoimainen populaatio, mallinnus, demografia, perinnöllinen monimuotoisuus, kantokyky

Sammanfattning

Jord och skogsbruksministeriet har gett Naturresursinstitutet i uppdrag att ta fram ett referensvärde för en gynnsam skyddsnivå (bevarandestatus) för vargstammen i Finland. Referensvärdet ska användas för att planera förvaltningen av den finska vargstammen. I föreliggande halvtidsrapport i det tvååriga projektet (2021–2022) redovisas resultat för arbetet som gjorts under det första året. Projektet genomförs av fyra arbetsgrupper (demografi, livsmiljöer, genetik, modellering) som består av forskare från Finland och utlandet. Denna halvtidsrapport innehåller inte ett referensvärde för den finska vargpopulationen eftersom metoden fortfarande är under utveckling.

Den viktigaste begreppsliga utgångspunkten för fastställandet av referensvärdet är *minsta livskraftiga population* (MVP, Minimum Viable Population), som hänför sig till sannolikheten att populationen ska bevaras över ett fastställt tidsspän. Referensvärdet för en gynnsam skyddsnivå/bevarandestatus bör vara större än MVP.

I denna halvtidsrapport har den minsta livskraftiga populationen beräknats utifrån såväl demografisk som genetisk information. Processen för fastställande av referensvärdena beskrivs för vardera aspekten separat, eftersom det i detta skede av arbetet inte var möjligt att integrera genetisk information i de demografiska modellerna. Med hjälp av modellering analyseras demografiska nyckeltal, som den ekologiska bärkraften för varg. Man har också utarbetat ett nytt tillvägagångssätt där referensvärdena kan beräknas utifrån både demografiska MVP och hur stor risk beslutsfattare är beredda att tolerera för att populationen underskrider fastställda MVP under en viss tidsrymd. I rapporten presenteras exempel för hur referensvärdena fastställs med olika verktyg. De kombinationer som valts i exemplen är inte riktgivande för vilka kombinationer som bör användas som underlag för referensvärdet.

Nivån på den minsta livskraftiga populationen för varg – och därigenom referensvärdena för en gynnsam bevarandestatus – beror i Finland på om man baserar beräkningarna på demografiska eller genetiska populationsfaktorer eller bägge. Såväl demografiska som genetiska faktorer påverkar populationens livskraft och överlevnad. Det arbete som redovisas i halvtidsrapporten kan sammanfattas som att resultaten för både demografi och genetisk livskraft samt en gynnsam bevarandestatus endast är preliminära i detta skede. De preliminära, riktgivande referensvärden som tagits fram med en demografisk modell beror dels på den valda risknivån, dels på granskningens tidsspän samt bland annat analysantagandena om vargstammens framtida utveckling i ryska Karelen.

De preliminära resultaten från genetiska analyser visar att den nuvarande vargstammen i Finland är för liten för att behålla sin genetiska livskraft under ett relativt kort tidsspän (17 år). Trots kontakterna med vargstammen i Ryssland har den finska vargstammen förlorat genetisk variation under de senaste åren. Den genetiska variationen är mindre i sydvästra Finland än i östra Finland, och förskjutningen av vargpopulationens tyngdpunkt mot västra Finland avspeglas i indikatorerna för hela landet. Det visar att varginvandringen från Ryssland inte räcker till för att uppväga förlusten av genetisk variation i denna lilla population.

Arbetet för framtagning av verktyg för referensvärdena fortsätter under projektets andra år, så att de slutliga referensvärdena ska kunna publiceras hösten 2022.

Ämnesord: referensvärde, gynnsam bevarandestatus, gynnsam skyddsnivå, varg, minsta livskraftiga population, modellering, demografi, genetisk variation, bärkraft

Abstract

The Ministry of Agriculture and Forestry has assigned the Natural Resources Institute Finland (Luke) with the task of producing a reference value for the favourable conservation status of Finland's wolf population to plan the management of the entire wolf population. This interim report of the two-year project (2021–2022) presents the activities carried out during the first year. The project is being undertaken in four working groups (demographics, habitats, genetics, modelling) by researchers from Finland and abroad. This interim report does not include a favourable reference value for Finnish wolf population, since tools are still under development.

The most important concept in defining the reference value is the minimum viable population (MVP), which is based on the probability of the survival of the population over a specific period. The reference value for the favourable conservation status should be higher than the MVP.

This interim report assesses the minimum viable population size based on demographics and that based on genetics separately. The process of defining reference values is described separately through both approaches, as genetics cannot be combined with demographic modelling at this stage of the project. Modelling is used to evaluate demographic key figures such as the ecological carrying capacity of the wolf population. A completely new approach has also been developed in the project, in which the reference values are based on the demographic MVP and on the risk the decision-maker is ready to accept for the population to drop below the predefined MVP level. The report presents preliminary examples of the definition of reference values, calculated using different tools. The combinations selected for the examples do not indicate what combinations should be used as the basis of the reference value.

The wolf population's MVP and therefore the reference values for the favourable conservation status depend on whether the population's demographic or genetic factors, or both, are used. Demographic and genetic factors affect the population's viability and survival. To summarise, the project's results representing demographics, genetic viability and reference values are only preliminary. The magnitude of the preliminary and indicative reference values produced on the basis of the demographic model is affected not only by the selected risk level, but also by the duration of the period under review and the assumptions used in the calculation regarding the future development of the wolf population in the Republic of Karelia, for example.

The preliminary results related to genetics indicate that Finland's current wolf population is too small to remain genetically viable even over a relatively short period (17 years). Despite their connection with the Russian wolf population, the genetic diversity of Finnish wolves has decreased in recent years. Genetic diversity is lower in southwestern Finland than in eastern Finland, and the shift of the wolf population to western Finland is reflected in national key figures. This shows that the migration of wolves from Russia is insufficient to replace the loss of genetic diversity in the small population.

The tools for defining reference values will be developed during the second project year so that the final reference values can be published during the autumn of 2022.

Keywords: reference value, favourable conservation status, wolf, minimum viable population, modelling, demographics, genetic diversity, ecological carrying capacity

Sisällys

1. Työn tausta	10
1.1. Tehtävänanto, työn toteutus ja raportin rakenne	10
1.1.1. Miksi tuotamme useita vaihtoehtoisia viitearvoja	10
1.2. Tehtävänantoon liittyvät keskeiset termit	11
1.2.1. Suotuisa suojelutaso	11
1.2.2. Susikannan suotuisan suojelutason viitearvo.....	11
1.2.3. Pienin elinvoimainen populaatio.....	11
1.2.4. Efektiivinen populaatiokoko.....	12
1.3. Suomen susikannasta.....	13
2. Väliarvion tulosten soveltaminen	15
2.1. Demografiseen elinvoimaisuuteen perustuva viitearvojen määrittäminen.....	15
2.2. Geneettiseen elinvoimaisuuteen perustuva viitearvojen määrittäminen	16
3. Yksityiskohtaiset tulokset ja niiden pohdinta	17
3.1. Susikannan demografinen elinvoimaisuus ja viitearvot.....	17
3.1.1. Pienin elinvoimainen populaatio.....	17
3.1.2. Suotuisan suojelutason viitearvot.....	18
3.2. Susikannalle soveltuvan elinympäristön määrä	25
3.3. Susikannan geneettinen elinvoimaisuus ja viitearvot.....	29
3.3.1. Geneettisen monimuotoisuuden ja sukusiitosasteen vaihtelu.....	29
3.3.2. Fennoskandian susikantojen geneettinen rakenne ja muuttoliike	35
3.3.3. Suomen susikannan efektiivinen populaatiokoko.....	39
3.3.4. Yhteenveto geneettisistä tuloksista.....	43
4. Huomioita demografisten viitearvojen käyttämisestä.....	44
4.1. Viitearvo-laskentamallin käyttäminen.....	44
4.2. Viitearvo kannanhoidon mitoittamisessa	44
5. Viitearvon määrittelyn edelleen kehittäminen.....	46
6. Aineistot ja menetelmät.....	47
6.1. Demografia ja populaatiomallinnus	47
6.1.1. Aineistot	47
6.1.2. Menetelmät.....	55
6.2. Elinympäristöt ja saaliseläinlajisto	64
6.2.1. Aineistot	64
6.2.2. Menetelmät.....	65

6.3. Genetiikka	73
6.3.1. Aineistot	73
6.3.2. Menetelmät.....	77
7. Sanakirja.....	81
Viitteet.....	83
Liitteet	89
Liite 1. Lisäesimerkkejä demografisista viitearvoista	89
Liite 2. Kokogenomianalyysien yksilökohtainen aineisto.....	95

Kiitokset

Suomen susikannan suotuisan suojelutason viitearvotyö on toteutettu kansainvälisenä yhteistyönä. Demografia-työryhmään ovat osallistuneet Håkan Sand ja Olof Liberg (Sveriges lantbruksuniversitet SLU, Ruotsi) sekä Barbara Zimmermann ja Petter Wabakken (Inland Norway University of Applied Sciences, Norja), genetiikka-työryhmään Mikael Åkesson (SLU, Ruotsi) ja Øystein Flagstad (Norwegian Institute for Nature Research, Norja) ja mallinnus-työryhmään Henrik Andrén (SLU, Ruotsi) ja Jennifer Feltner (Montanan yliopisto, USA).

Viitearvotyön tekemiseen on osallistunut myös huomattava määrä Luonnonvarakeskuksen henkilökuntaa. Erityisesti Taivalkosken riistalaboratorion työntekijät ovat tuottaneet työssä tärkeää demografista aineistoa. Ohjausryhmä on antanut arvokkaita kommentteja ja näkökulmia työn kaikissa vaiheissa.

Viitearvotyössä käytettyjä näyte- ja kuolleisuustietoja ovat tuottaneet mm. Suomen riistakeskus ja Ruokavirasto. Työssä on hyödynnetty myös kanta-arvioaineistoja, jotka on merkittävältä osin kerätty vapaaehtoisvoimin. Suomessa suurpetojen havaintotietoa ja DNA-näytteitä keräävät pääosin riistanhoitoyhdistysten vapaaehtoisesti toimivat petoyhdys-henkilöt sekä runsas joukko muita luonnossa liikkujia, joiden havaintotietoihin kanta-arvio osin perustuu.

Kiitämme lämpimästi kaikkia edellä mainittuja tahoja hyvästä yhteistyöstä.

1. Työn tausta

1.1. Tehtävänanto, työn toteutus ja raportin rakenne

Maa- ja metsätalousministeriö on antanut Luonnonvarakeskukselle (Luke) tehtäväksi tuottaa Suomen susikannan suotuisan suojelutason viitearvon kansainvälisenä tutkimusyhteistyönä. Viitearvo kuvaa sitä populaatiokokoa, joka mahdollistaisi susikannan suotuisan suojelutason saavuttamisen ja ylläpitämisen Suomessa pitkällä aikavälillä, mikäli myös muut suotuisan suojelutason kriteerit täyttyvät (ks. luku 1.2.1). Työ tehdään kaksivuotisessa (2021–2022) projektissa. Maa- ja metsätalousministeriö edellyttää kaksivuotiselta projektilta alustavia viitearvoja syyskuussa 2021. Maa- ja metsätalousministeriö voi käyttää viitearvoja ja väli- ja loppuraporttiin koostettua tietoa suden kannanhoitoa koskevassa suunnittelussa ja päätöksenteossa.

Työ toteutetaan neljässä työryhmässä, jotka toimivat tiiviissä yhteistyössä keskenään. Demografia-työryhmä (Ilpo Kojola, Annika Herrero ja Samuli Heikkinen Lukesta, Håkan Sand ja Olof Liberg Sveriges lantsbrukuniversitet (SLU), Barbara Zimmermann ja Petter Wabakken Inland Norway University of Applied Sciences (INN)) keskittyy suden populaatiobiologisen ja -ekologisen aineiston tuottamiseen. Elinympäristö-työryhmä (Ilpo Kojola, Vesa Nivala ja Samuli Heikkinen Lukesta) arvioi, kuinka suurelle susikannalle Suomessa olisi soveltuvaa elinympäristöä ja saaliseläimiä. Mallinnus-työryhmä (Samu Mäntyniemi ja Inari Helle Lukesta, Henrik André SLU:sta, Jennifer Feltner Montanan yliopistosta) hyödyntää edellä mainituissa ryhmissä koottua aineistoa matemaattisissa malleissa, joiden avulla estimoidaan suotuisan suojelutason demografisiin tekijöihin perustuvia viitearvoja Suomen susikannalle. Genetiikka-työryhmä (Mia Valtonen, Jenni Harmoinen ja Helena Johansson Lukesta, Suvi Ponnikas, Laura Kvist ja Jouni Aspi Oulun yliopistosta, Mikael Åkesson SLU:sta ja Øystein Flagstad Norwegian Institute for Nature Research (NINA)) tuottaa tietoa Suomen susikannan populaatiogenetiikasta ja arvioi susikannan suotuisan suojelutason viitearvoa populaation geneettiseen elinvoimaisuuteen perustuen.

Ryhmä on päätenyt tuottamaan useamman viitearvon. Tässä raportissa kuvataan aluksi tehtävänantoon liittyvät keskeiset termit ja perustelut useamman eri viitearvon määrittämiseksi. Sen jälkeen käydään läpi pääkohdat tähän mennessä tehdystä työstä ja saaduista tuloksista. Seuraavassa luvussa tulokset esitellään yksityiskohtaisesti. Tämän jälkeen seuraa tiivistelmä viitearvojen määrittämisestä ja tulkinnasta, minkä jälkeen pohditaan työn seuraavia vaiheita ja jatkokehitystarpeita. Raportin lopussa kuvataan yksityiskohtaisesti käytetyt aineistot ja menetelmät: ensin demografiset aineistot ja tätä työtä varten kehitetty demografinen populaatiomalli, sen jälkeen elinympäristöihin ja saaliseläimistöön liittyvät aineistot ja menetelmät, ja lopuksi suden populaatiogenetiikkaan keskittyvän tutkimuksen aineistot ja menetelmät.

1.1.1. Miksi tuotamme useita vaihtoehtoisia viitearvoja

Tehtävänannosta poiketen viitearvoja määritetään useampia, koska niiden asettamiseen ei ole yhtä yleisesti sovittua tapaa. Esimerkiksi Euroopan Unionin luontodirektiivin tulkintaohjeen (DG Environment 2017) mukaan viitearvon on oltava suurempi kuin pienin elinvoimainen populaatio (PEP), mutta ei ole ohjeistusta siitä, miten paljon suurempi viitearvon tulisi olla. On myös tärkeää myös huomata, että jo esimerkiksi demografisen eli populaation ominaisuuksiin kuten lisääntymiseen, kuolevuuteen ja muuttoliikkeeseen perustuvan PEP:n määrittäminen edellyttää niin oletuksia populaation dynamiikasta kuin valintoja PEP:n määrittämisessä käytettävistä häviämiskäynnin raja-arvoista. Väli- ja loppuraportissa käsitellään erikseen kannan demografiseen ja geneettiseen elinvoimaisuuteen perustuvien viitearvojen määrittäminen.

1.2. Tehtävänantoon liittyvät keskeiset termit

1.2.1. Suotuisa suojelutaso

Suotuisa suojelutaso (*engl. Favourable Conservation Status*) on Euroopan Unionin luontodirektiiviin kirjattu määritelmä, joka on tuotu kansalliseen lainsäädäntöön Luonnonsuojelulakiin (20.12.1996/1096 §5) sekä sisällöllisesti samanhenkisenä riistaeläimiä koskevaan metsästyslakiin (28.6.1993/615 §3; riistanhoidon määritelmä).

Tavoite suotuisasta suojelutasosta koskee sekä lajeja että niiden elinympäristöjä (luonnonsuojelulaki 20.12.1996/1096). Yleisenä määrittelynä voidaan sanoa, että lajin suojelutaso on suotuisa, jos laji on elinkelpoinen luontaisilla elinalueillaan ja säilyy sellaisena myös pitkällä aikavälillä ja jos sille soveltuvia elinympäristöjä on riittävästi (luonnonsuojelulaki 20.12.1996/1096 §5). Suotuisa suojelutaso voidaan määrittellä myös populaatio- tai maakohtaisesti. Luontodirektiivin mukaan lajin suojelun taso katsotaan suotuisaksi, kun (1) kyseisen lajin kannan kehittymistä koskevat tiedot osoittavat, että tämä laji pystyy pitkällä aikavälillä selviytymään luonnollisten elinympäristöjensä elinkelpoisena osana, (2) lajin luontainen esiintymisalue ei pienene eikä ole vaarassa pienentyä ennakoitavissa olevassa tulevaisuudessa ja (3) että lajin kantojen pitkäaikaiseksi säilymiseksi on ja tulee todennäköisesti olemaan riittävän laaja elinympäristö (92/43/EEC). Suotuisan suojelutason määrittelyn soveltamisesta on tarkemmin ohjeistettu luontodirektiivin teknisessä raportissa (Bijlsma ym. 2019).

1.2.2. Susikannan suotuisan suojelutason viitearvo

Susikannan suotuisan suojelutason saavuttamisen arvioimisessa käytetään apuna suotuisan suojelutason viitearvoa (tästä eteenpäin vain viitearvo), joka kuvaa populaatiokokoa, jolla suotuisa suojelutaso olisi turvattu Suomessa pitkällä aikavälillä. Tämä edellyttää, että myös muut suotuisalle suojelutasolle asetetut ehdot täyttyvät.

Viitearvon asettaminen ei ole yksinkertaista, sillä sille ei ole annettu tarkkaa määritelmää. Virallinen ohjeistus (DG Environment 2017) luontodirektiivin artikla 17 mukaiseen menettelyyn toteaa, että viitearvo populaatiolle tulee aina olla suurempi kuin mitä pienin elinvoimainen populaatio (PEP) demografian ja genetiikan perusteella määritettynä. Lisäksi viitearvon tulee muun muassa olla suurempi kuin populaation koko sillä hetkellä, kun luontodirektiivi astui voimaan (Suomessa 1995).

Large Carnivore Initiative for Europe (LCIE) -työryhmä julkaisi vuonna 2008 ehdotuksen suurpetojen suotuisan suojelutason viitearvojen määrittämisestä (Linnell ym. 2008). Tämän ehdotuksen mukaan viitearvo tulisi määrittellä seuraavien kolmen kriteerin perusteella: (1) populaation täytyy olla vähintään yhtä suuri kuin luontodirektiivin tullessa voimaan, (2) populaation täytyy olla vähintään yhtä suuri, ja mielellään paljon suurempi, kuin pienin elinvoimainen populaatio (PEP), Kansainvälisen luonnonsuojeluliiton (IUCN, *engl. International Union for Conservation of Nature*) kriteerin E (populaation elinvoimaisuusanalyysi PVA, ks. luku 1.2.3) perusteella sukupuuttoriski on pienempi kuin 10 % 100 vuoden aikana tai kriteerin D (lisääntymiskykyisten yksilöiden määrä) perusteella määriteltynä, ja (3) populaation tilaa monitoroidaan jatkuvasti sopivin menetelmin (Linnell ym. 2008).

1.2.3. Pienin elinvoimainen populaatio

Pienin elinvoimainen populaatio (PEP; *engl. minimum viable population MVP*) on pienin populaatiokokoa, jolla populaation voidaan olettaa tietyllä todennäköisyydellä säilyvän tietyn

ajanjakson, kun otetaan huomioon esimerkiksi demografisiin ja geneettisiin tekijöihin liittyvä satunnaisuus. Määrittelyssä käytetyt arvot ovat vapaasti valittavissa (Shaffer 1981), mutta usein käytetyt arvoja ovat esimerkiksi populaation säilyminen 90 prosentin todennäköisyydellä 100 vuoden ajan (esim. Brook ym. 2006). Tätä heijastelee myös IUCN:n määritelmä lajin uhanalaisuudelle: lajin katsotaan kuuluvan alimpaan uhanalaisuusluokkaan (vaarantunut), jos lajin häviämistodennäköisyys on vähintään 10 % sadan vuoden kuluessa (IUCN 2001). Toisaalta on myös esitetty, että tarkastelujakson pitäisi olla pidempi ja häviämistodennäköisyyden pienempi (esimerkiksi 40 sukupolvea, 1 %, Reed ym. 2003). Myös LCIE-työryhmä huomauttaa, että IUCN:n käyttämää 10 %:n raja-arvoa 100 vuoden ajanjaksolla pidetään usein liian korkeana ja että pienintä elinvoimaisuutta populaatiota arvioivissa tutkimuksissa hyväksytty häviämiskatku on huomattavasti yleisemmin 5 % kuin 10 % (Linnell ym. 2008). On kuitenkin tärkeä huomioida, että PEP:n määrittämisessä käytettävät raja-arvot ovat aina lopulta valintoja (Shaffer 1981), jotka heijastavat myös yhteiskunnallisia arvoja ja tavoitteita.

PEP:n määrittäminen pelkästään havaintoaineiston perusteella on käytännössä mahdotonta, minkä takia apuna käytetään yleensä ns. populaation elinvoimaisuusanalyysiä (*engl. population viability analysis* PVA). Elinvoimaisuusanalyysissä populaatiosta rakennetaan malli, joka simuloi populaation kehitystä ajassa eteenpäin. Populaatiodynamiikan kuvaamiseen käytetään tietoa tärkeistä demografisista parametreista kuten yksilöiden selviytymisestä ja lisääntymisestä. Mallissa voidaan huomioida myös geneettisiä tekijöitä, esimerkiksi liittyen populaation sukusiittoisuuteen. Elinvoimaisuusanalyysiä varten on kehitetty valmiita ohjelmistoja, kuten Vortex (Lacy & Pollak 2021), joihin käyttäjä syöttää tarvittavat tiedot, mutta analyysi voidaan toteuttaa myös rakentamalla populaatiota kuvaava malli alusta lähtien itse.

1.2.4. Efektiivinen populaatiokoko

Efektiivisen populaatiokoon (*engl. effective population size*, N_e) avulla voidaan tarkastella populaation geneettistä eli perinnöllisiin tekijöihin liittyvää elinvoimaisuutta. Efektiivinen populaatiokoko tarkoittaa sen kokoista nk. ideaalipopulaatiota, jossa geneettinen muuntelu vähenee yhtä nopeasti kuin tutkittavassa populaatiossa. Ideaalipopulaation oletuksia ovat mm.: populaation koko ei muuntele, sukupuolia on sama määrä, lisääntymiskumppani voi olla mikä hyvänsä populaatio yksilö, jälkeläisten määrä ei vaihtele ja luonnonvalinta ei vaikuta. Mitä suurempi efektiivinen populaatiokoko on, sitä hitaammin populaation geneettinen muuntelu vähenee sattuman vaikutuksesta. Efektiivinen populaatiokoko voidaan määritellä eri tavoin, mutta yksinkertaistetusti voidaan ajatella, että efektiivisen populaatiokoon ollessa 100 populaatiossa esiintyy geenimuotoja yhtä paljon kuin 100 sellaisella yksilöllä, jotka eivät ole sukulaisia keskenään. Efektiivinen populaatiokoko on usein huomattavasti pienempi kuin populaation todellinen yksilömäärä, koska todellisuudessa mikään populaatio ei vastaa teoreettista ideaalipopulaatiota johtuen siitä, että luonnonpopulaatioissa esiintyy ideaalitalanteesta poikkeavaa vaihtelua mm. yksilöiden välisessä lisääntymismenestyksessä, poikuekoossa sekä sukupuolijakoumassa.

Tässä työssä estimoidaan Suomen susikannan efektiivinen populaatiokoko geneettisen aineiston perusteella ja arvioidaan, kuinka paljon susia tulisi olla, jotta kannan geneettinen elinvoimaisuus olisi turvattu lyhyellä ja pitkällä aikavälillä (katso luku 3.3.3.). Luonnonsuojelugenetiikassa lyhyellä aikavälillä (noin viisi sukupolvea) sukusiitosheikkouden negatiivisten vaikutusten minimoimiseksi suositus efektiiviseksi populaatiokooksi on yli 100, pidemmällä aikavälillä evolutiivisen potentiaalın säilyttämiseksi, eli populaation sopeutumiskyvyn ylläpitämiseksi, suositus on yli 1 000 (Frankham ym. 2014). Nämä luvut eivät siis kerro tarvittavasta yksilömäärästä suoraan, vaan näitä efektiivisiä populaatiokokoja vastaava yksilömäärä on johdettavissa geneettisen aineiston perusteella.

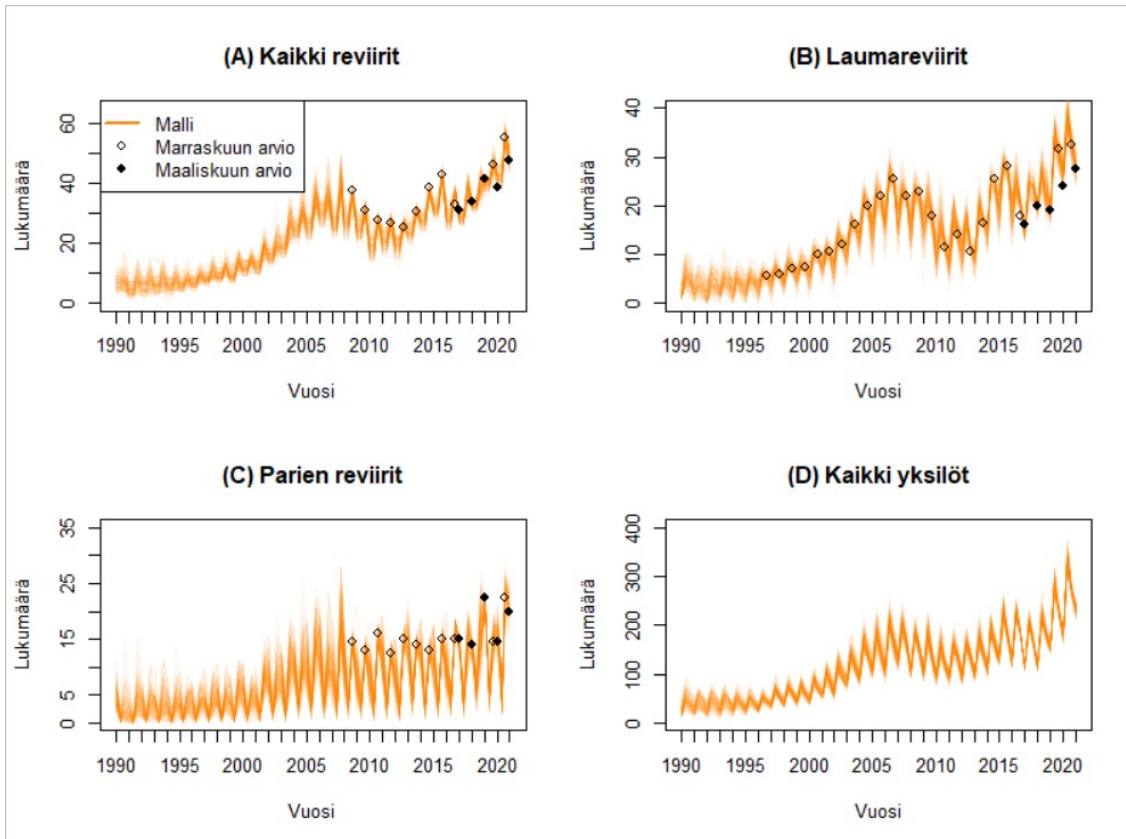
1.3. Suomen susikannasta

Suomen susikannan koon on arvioitu olleen 1860-luvulla noin 1 000 yksilöä. Tätä vanhempia ajankohtia koskevia arvioita ei ole julkaistu. Tuhannen yksilön suuruusluokka-arvioon on päädytty sekä populaatiogenetiikkaan (Aspi ym. 2006) että tapettujen susien määriä (Mykrä ym. 2017) koskevien analyysien perusteella. Susien määrä väheni 1870-luvulta lähtien romahdusmaisesti niin, että kannan on arvioitu olleen 1800-luvun lopulla vain muutamia kymmeniä yksilöitä (Mykrä ym. 2017). Lajille muodostui pysyvä, lisääntyvä populaatio seuraavan kerran vasta noin sata vuotta myöhemmin (Kojola 2005).

Suomen susikanta alkoi kasvaa 1990-luvulla (kuva 1), mutta vielä vuosikymmenen loppupuolellakin perhelaumoja oli alle kymmenen (Kojola 2010, Kojola ym. 2014). Susikannan runsauskehitykselle tunnusomaista on kannan kehityksen ja koon vaihtelu muutaman vuoden jaksoissa. Populaatio runsastui vuosina 1996–2005 keskimäärin noin 10 %:lla vuodessa (Kojola 2005). Susien määrä väheni selvästi vuosina 2007–2009 (Kojola ym. 2014). Vuodesta 2017 lähtien kanta on yhtäjaksoisesti runsastunut ja sen arvioidaan olevan tällä hetkellä suurempi kuin 120 vuoteen (Kojola ym. 2021). Tällä hetkellä se tarkoittaa 54–59 reviiriä, joista 32–38 on perhelaumoja.

Susikannan levinneisyys Suomessa on ollut suden paluun aikana vahvasti itä-painotteinen. Tämä alkoi muuttua vasta 2000-luvun alkupuolella, ja vuonna 2017 susikanta oli ensimmäistä kertaa yhtä suuri sekä itäisellä että läntisellä kannanhoitoalueella. Sen jälkeen, aina nykypäiviin asti, susikanta on sekä yksilömäärien että perhelaumojen lukumäärän osalta alkanut painottua yhä vahvemmin läntiseen osaan Suomea.

Euroopan yhteisön tärkeinä pitämät lajit on lueteltu luontodirektiivin lajiliitteissä II, IV ja V. Susi on poronhoitoalueen ulkopuolisen Suomen alueella liitteessä IV, joka edellyttää liitteessä mainittujen lajien kohdalla tiukkaa suojelua, josta voidaan poiketa erityisen perustein. Poronhoitoalueen osalta susi on liitteessä V. Liitteen V lajien suhteen luontodirektiivi ei edellytä tiukkaa suojelua, mutta niiden ottaminen luonnosta ja hyödyntäminen voi vaatia hyödyntämisen säätelystä.



Kuva 1. Kokonaan Suomen puolella sijaitsevien susireviirien (A), laumojen (B), parien (C) ja susien kokonaismäärän (D) kehitys vuosina 1990–2021. Susikannan vaihtelua kunkin vuoden sisällä kuvataan esittämällä arviot maaliskuun, toukokuun ja marraskuun susikannasta. Tulokset perustuvat populaatiomalliin, joka on esitelty luvussa 6. Pisteet kuvaavat vuosittaisia kanta-arvioita (valkoinen: marraskuu, musta: maaliskuu). Lähde: Luonnonvarakeskus.

2. Väliarvion tulosten soveltaminen

Lajin suotuisan suojelutason viitearvon määrittämiseen ei ole olemassa yhtä yleisesti käytössä olevaa tapaa. Tässä väliraportissa esitellään omina kokonaisuuksinaan Suomen susikannan demografiaan ja geneettiseen elinvoimaisuuteen perustuvien alustavien viitearvojen määrittäminen.

2.1. Demografiseen elinvoimaisuuteen perustuva viitearvojen määrittäminen

Tarkasteltaessa populaation demografista elinvoimaisuutta niin pienimmän elinvoimaisen populaation kuin suotuisan suojelutason viitearvon määrittäminen edellyttävät valintoja muun muassa laskennassa käytettävistä raja-arvoista ja hyväksyttävistä riskitasoista esimerkiksi populaation häviämiseen liittyen. Näin ollen raportissa ei keskitytä tiettyihin viitearvoihin, vaan taustoitetaan viitearvon määrittämistä ja esitellään Lukessa kehitetty, päätöksentekijän riskiasenteeseen perustuva menetelmä. Raportissa esitetään myös kaksi aiemmin Skandinavian susipopulaation suotuisan suojelun viitearvon määrittämiseen käytettyä tapaa, jotka perustuvat pienimpään elinvoimaiseen populaatioon ja kannan ekologiseen kantokykyyn. Lukessa kehitetty menetelmä mahdollistaa demografiaan perustuvien viitearvojen laskennan erilaisissa tapauksissa, kun päätöksentekijä valitsee haluamansa lähtökohdat viitearvon määrittämiselle ja ilmaisee siihen liittyvän riskiasenteensa. Menetelmässä määritetään ensin pienin elinvoimainen populaatio, minkä jälkeen päätöksentekijä ilmaisee, miten suuren riskin hän on valmis hyväksymään sille, että populaatiokoko tippuu tietyn ajan kuluessa pienemmäksi kuin tämä määritetty pienin elinvoimainen populaatio. Erilaiset oletukset ja riskitasot johtavat erilaisiin viitearvoihin. Mitä pienempi häviämiskäsi populaatiolle hyväksytään, sitä suurempi on pienin elinvoimainen populaatio. Vastaavasti mitä pienempi riski hyväksytään PEP-tason alitukselle, sitä korkeammaksi asettuu viitearvo. Esimerkkejä menetelmän avulla lasketuista viitearvoista on esitetty luvussa 3.1 ja liitteessä 1.

Alustavien, demografiaan perustuvien viitearvojen määrittämisessä on käytetty Suomen susipopulaatiota kuvaavaa todennäköisyyspohjaista populaatiomallia. Mallin avulla on mahdollista tuottaa arvio pienimmästä elinvoimaisesta populaatiosta ja populaation kantokyvystä, ja näiden kautta määrittää esimerkkiviitearvoja. On tärkeää huomioida, että nykyinen malli perustuu demografisiin tekijöihin eikä se huomioi geneettisiä tekijöitä. Demografiset viitearvot koskevat kokonaan Suomessa olevaa populaatiota, eikä rajalaumoja lasketa mukaan. Tämä johtuu siitä, että ajallisesti kattavaa aineistoa on vain kokonaan Suomessa sijaitsevista reviiereistä.

Susikannan ekologisen kantokyvyn määrittämisen lähtökohtana on sudelle suotuisan elinympäristön määrä Suomessa. Vuoden 2020 tilanteeseen (reviirit, saaliseläinkannat) perustuvan simulaatiomallin mukaan sudelle soveltuvaa elinympäristöä on poronhoitoalueen eteläpuoliossa Suomessa varsin runsaasti tarjolla. Poronhoitoalueen ulkopuolelle mahtuu mallin mukaan maksimissaan 150–162 reviiriä, kun susipopulaation oletetaan hyödyntävän mahdollisimman suuren osan käytettävissä olevasta alueesta tiettyjen suden tilankäyttöön ja maisemarakenteeseen liittyvien rajoitteiden (esimerkiksi suuret asutuskeskukset ja vesistöt) mukaisesti.

Jos pienikokoisten sorkkaeläinten kannat edelleen voimistuvat, voi susireviirien keskimääräinen pinta-ala tiheiden kantojen alueella nykyisestään pienentyä. Tämän mahdollisuuden huomioon ottavassa, vaihtoehtoisessa skenaariossa se tarkoittaisi noin 25 % suurempaa reviirimäärää vuoden 2020 tilanteeseen perustuvaan skenaarioon verrattuna.

2.2. Geneettiseen elinvoimaisuuteen perustuva viitearvojen määrittäminen

Populaation elinvoimaisuuteen vaikuttavat demografian lisäksi geneettiset tekijät. Geneettinen elinvoimaisuus on yhteydessä perinnöllisen muuntelun säilymiseen, sukusiitoksen vähäisyyteen ja kykyyn säilyttää sopeutumispotentiaali ympäristömuutoksiin pitkällä aikajänteellä. Tulokset osoittavat, että Suomen nykyinen susikanta on liian pieni pysyäksään geneettisesti elinvoimaisena edes lyhyellä aikavälillä, puhumattakaan pitkästä aikavälistä. Alustavien geneettisten analyysien perusteella Suomen susikannan tulisi olla vähintään 500 yksilöä, jotta kanta pysyisi elinvoimaisena ja välttyisi sukusiitoksen negatiivisilta vaikutuksilta seuraavien viiden sukupolven (~17 vuoden) aikana. Geneettisen elinvoimaisuuden ja sopeutumiskyvyn turvaamiseksi pitkällä aikavälillä tulisi kannankoon olla huomattavasti tätä suurempi.

Huolimatta siitä, että Suomen susikannalla on vahva yhteys Venäjän susikantaan, kannan geneettinen muuntelu on vähentynyt 1990-luvun puolivälistä tähän päivään. Tämän lisäksi muuntelun määrä notkahti samaan aikaan, kun susikanta pieneni viimeisimmän kannanhoidollisen metsästyksen seurauksena. Sen jälkeen muuntelu jäi aiempaa alemmalle tasolle. Susien tulo-muutto Venäjältä Suomeen ei siis ole ollut riittävä korvaamaan menetettyä muuntelua. Vaikka Suomen susikannan geneettisen monimuotoisuuden taso on edelleen hyvä, nykyinen kanta on liian pieni, jotta geneettisen monimuotoisuuden laskulta ja sukusiitoshäviön ilmenemiseltä voitaisiin välttyä lähitulevaisuudessa.

Suotuisan suojelutason viitearvon tulee olla suurempi kuin pienin elinvoimainen populaatio (DG Environment 2017). Tämän väliraportin alustavan geneettisen selvityksen perusteella Suomen susikannan pienin geneettisesti elinvoimainen populaatio on 500 yksilöä.

3. Yksityiskohtaiset tulokset ja niiden pohdinta

3.1. Susikannan demografinen elinvoimaisuus ja viitearvot

Demografiaa ja elinympäristöjä koskevia aineistoja ja tuloksia on käytetty suden populaatiodynamiikkaa kuvaavassa mallissa, joka on lähtökohtana pienimmän elinvoimaisen populaation, populaation kantokyvyn ja näihin perustuvien suotuisan suojelutason viitearvojen määrittämisessä. Käytetty menetelmä perustuu aikaa vievään tietokonesimulaatioon, ja väliraporttia laadittaessa simulointi ei ollut vielä päätynyt lopulliseen ratkaisuun. **Seuraavaksi esiteltävät tulokset ovat siten alustavia ja voivat vielä muuttua.** Asiaa käsitellään tarkemmin luvussa 6.

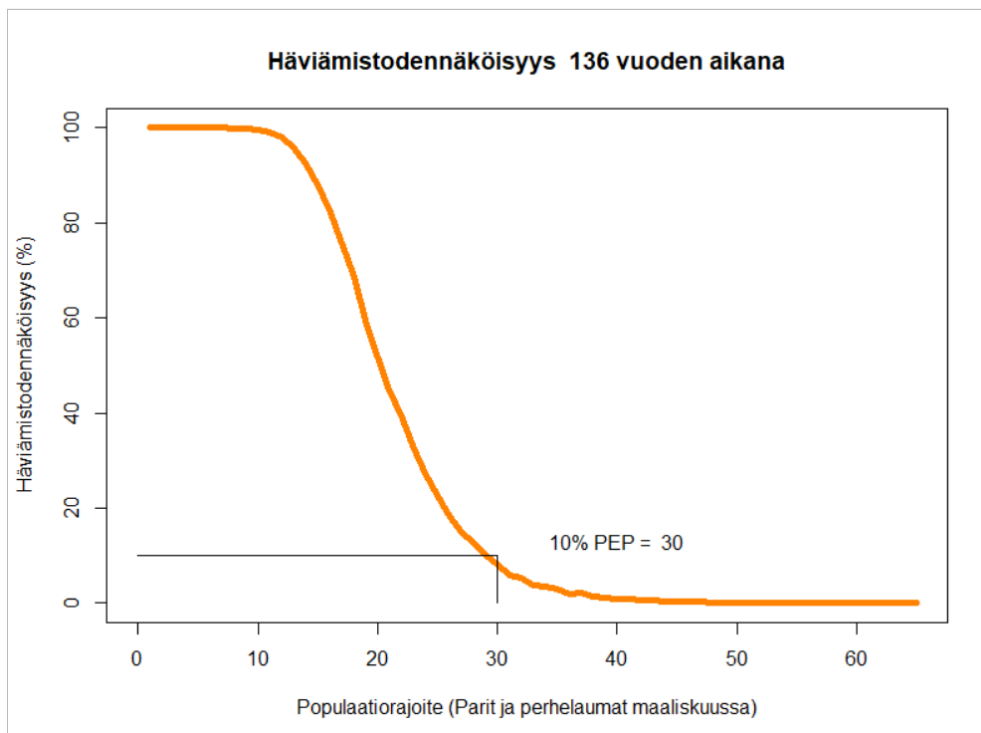
Demografiset aineistot ja populaatiomallinnuksen menetelmät on kuvattu tarkemmin luvussa 6.1 ja elinympäristöanalyysiin liittyvät aineistot ja menetelmät luvussa 6.2.

3.1.1. Pienin elinvoimainen populaatio

Luontodirektiivin tulkintaohjeen (DG Environment 2017) mukaan suotuisan suojelutason viitearvon tulee olla suurempi – ja LCIE-työryhmän mukaan mielellään paljon suurempi (Linnell ym. 2008) kuin pienin elinvoimainen populaatio. Viitearvon tai -arvojen määrittäminen edellyttää siten ensin pienimmän elinvoimaisen populaation (PEP) määrittämistä.

PEP riippuu demografisten parametrien, kuten syntyvyyden ja kuolevuuden, lisäksi myös populaation elinvoimaisuusanalyysissä, PVA:ssa (katso luku 1.2.3), käytettävistä tulevaisuutta koskevista oletuksista, tarkastelujakson pituudesta, hyväksyttävän häviämisoriskin tasosta sekä esimerkiksi populaation häviämisen määritelmästä.

PEP-tason määrittämisen logiikkaa havainnollistetaan kuvassa 2. Päätöksentekijä valitsee tarkasteluajan, jolle hän haluaa PEP-tason määritettävän. Mallin avulla lasketaan populaation häviämistodennäköisyys ko. tarkasteluajana, kun populaation ei anneta kasvaa tiettyä tasoa eli populaatorajoitetta suuremmaksi (käydään vuorotellen läpi esimerkiksi 1–200 perhelaumaa tai reviiriä). Tästä saadaan häviämistodennäköisyyttä kuvaava käyrä, jolta on luettavissa tiettyä häviämistodennäköisyyttä vastaava PEP. Päätöksentekijä siis voi tarkastella, mikä PEP on, mikäli valittu riskitaso häviämiseksi on esimerkiksi 10 % tai 5 %.

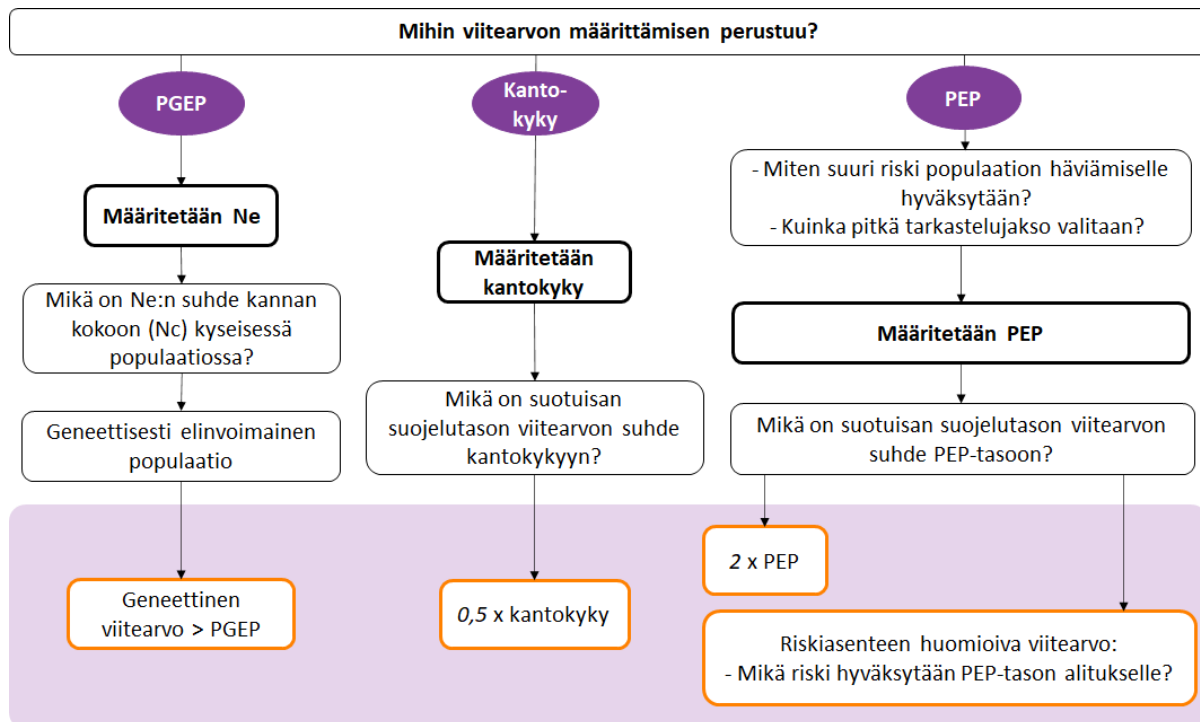


Kuva 2. Kuvitteellinen esimerkki PEP-tason määrittämisestä valitulla ajanjaksolla, joka voi olla esimerkiksi 40 susisukupolvea eli 136 vuotta. Oranssi käyrä kuvaa populaatiomallin avulla laskettua populaation häviämistodennäköisyyttä tietyllä populaatorajoitteella valitun ajanjakson kuluessa. Jos hyväksytty häviämiskäynnä on esimerkiksi 10 %, sitä vastaava PEP on 30 reviiriä. Populaatorajoite on populaatiokoko, jota suuremmaksi populaation ei anneta simulaatiossa kasvaa. Lähde: Luonnonvarakeskus.

3.1.2. Suotuisan suojelutason viitearvot

Susikannan demografiaan perustuvan viitearvon määrittämiseen voidaan käyttää vaihtoehtoisia lähestymistapoja, joista tässä esitellään kolme. Näistä ensimmäinen on kehitetty tätä raporttia varten ja perustuu päätöksentekijän riskiasenteeseen. Kahta muuta tapaa ehdotettiin Skandinavian susikannan suotuisan suojelutason määrittämisen yhteydessä. Kahdessa esiteltävässä tavassa lähtökohtana käytetään pienintä elinvoimaista populaatiota, yksi pohjaa elinympäristön kantokykyyn. (Huom. Populaation geneettisiä ominaisuuksia ei ole sisällytetty malliin). Esitettujen viitearvojen suhde toisiinsa on esitetty kuvassa 3.

Osa viitearvoista on esitettävissä tarkkoina lukuina, osa taas sisältää epävarmuutta ja on siten ilmaistavissa vain todennäköisyysjakaumana.



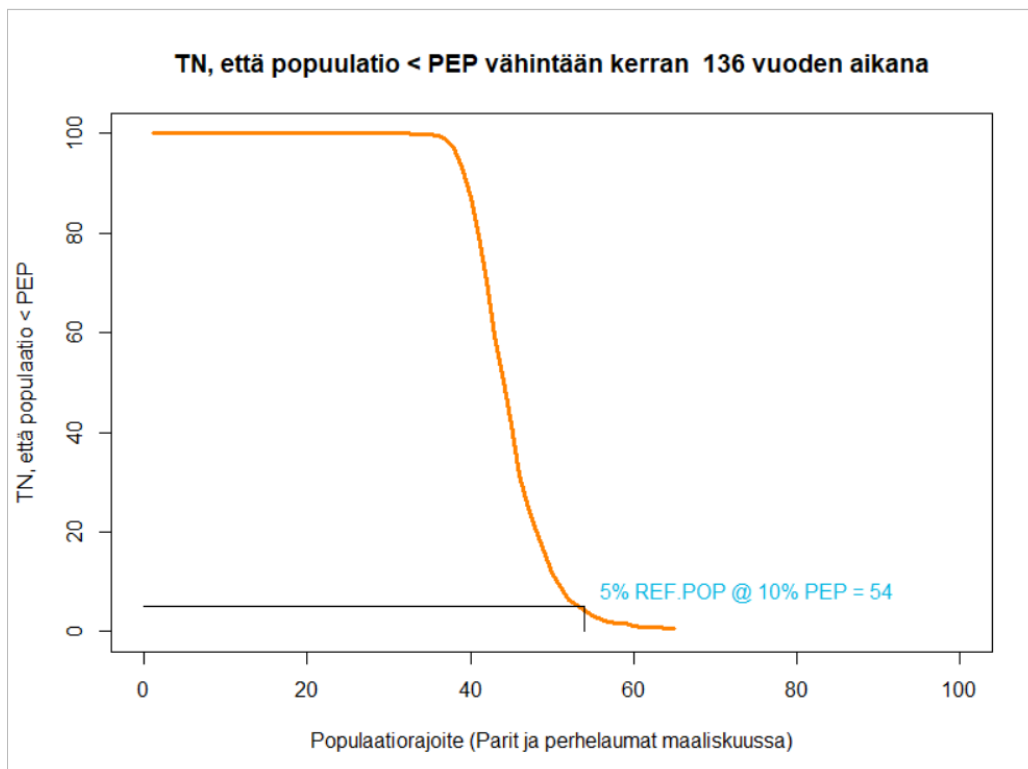
Kuva 3. Raportissa esitettyjen viitearvojen suhde toisiinsa. Geneettinen viitearvon perustuu pienimpään geneettisesti elinvoimaiseen populaatioon (PGEP), jonka määrittäminen perustuu geneettisistä aineistoista laskettavaan efektiiviseen populaatiokokoon (Ne). Demografiaan perustuvan viitearvon lähtökohtana voi olla joko elinympäristön kantokyky tai pienin elinvoimainen populaatio (PEP). Viitearvon suhde kantokykyyn tai PEP-tasoon voidaan määritellä eri tavoin. Raportissa esitellään Lukessa kehitetty, päätöksentekijän riskiasenteeseen perustuva viitearvo sekä Skandinavian susipopulaation viitearvon määrittämisen yhteydessä esitetyt ”kaksinkertainen PEP”- ja ”puolet kantokyvystä”-viitearvot. Tarkemmat kuvaukset eri viitearvoista löytyvät tekstistä. Lähde: Luonnonvarakeskus.

Päätöksentekijän riskiasenteen huomioiva viitearvo

Luontodirektiivin tulkintaohjeen mukaan viitearvon on oltava suurempi kuin PEP (DG Environment 2017), mutta tarkemmin ei ole määritelty, kuinka paljon PEP:ta suurempi viitearvon tulisi olla.

Jotta viitearvon asettaminen olisi mahdollisimman läpinäkyvää, Luke kehitti uuden lähestymistavan, joka perustuu päätöksentekijän riskiasenteeseen. Päätöksentekijä arvioi, kuinka suuren riskin on valmis hyväksymään sille, että populaatio käy alle määritetyn PEP-tason tietyn ajanjakson aikana, jos populaatio rajoitetaan enintään viitearvon suuruiseksi. Erilaiset riskiasenteet johtavat erilaisiin viitearvoihin. Jos populaatio pyritään pitämään viitearvon yläpuolella, todellinen riski on hyväksyttävää riskiä pienempi.

Viitearvon määrittäminen tapahtuu määrittämällä ensin PEP-taso (kts. luku 3.1.1). Tämän jälkeen tehdään valinta siitä, miten suuri todennäköisyys PEP-tason alittamiselle tietyn ajan kuluessa hyväksytään (esimerkiksi riskitaso 5 %). Mallin avulla lasketaan, miten suurella todennäköisyydellä populaatiokokoo alittaa valitun PEP-tason, jos populaatio rajoitetaan PEP:n tai sitä suuremmalle tasolle. Populaation suotuisan suojelutason viitearvoksi määrittyy se populaatiokokoo, jolla todennäköisyys valitun PEP-tason alittamiselle pysyy valitulla riskitasolla. Mitä suurempi riski voidaan hyväksyä, sitä lähempänä viitearvo on PEP-tasoa ja päinvastoin (kuva 4).



Kuva 4. Kuvitteellinen esimerkki viitearvon ja hyväksytyyn riskitason välisestä yhteydestä ja viitearvon määrittämisestä valitulla ajanjaksolla, kun PEP on ensin määritetty arvoon 30 reviiriä (parit ja perhelaumat). Käyrä kuvaa todennäköisyyden alittaa PEP valitun ajanjakson aikana (136 vuotta), kun populaatio on rajoitettu tietylle tasolle (populaatorajoite). Jos hyväksytty riskitaso on esimerkiksi 5 %, sitä vastaava viitearvo on 54 reviiriä. Lähde: Luonnonvarakeskus.

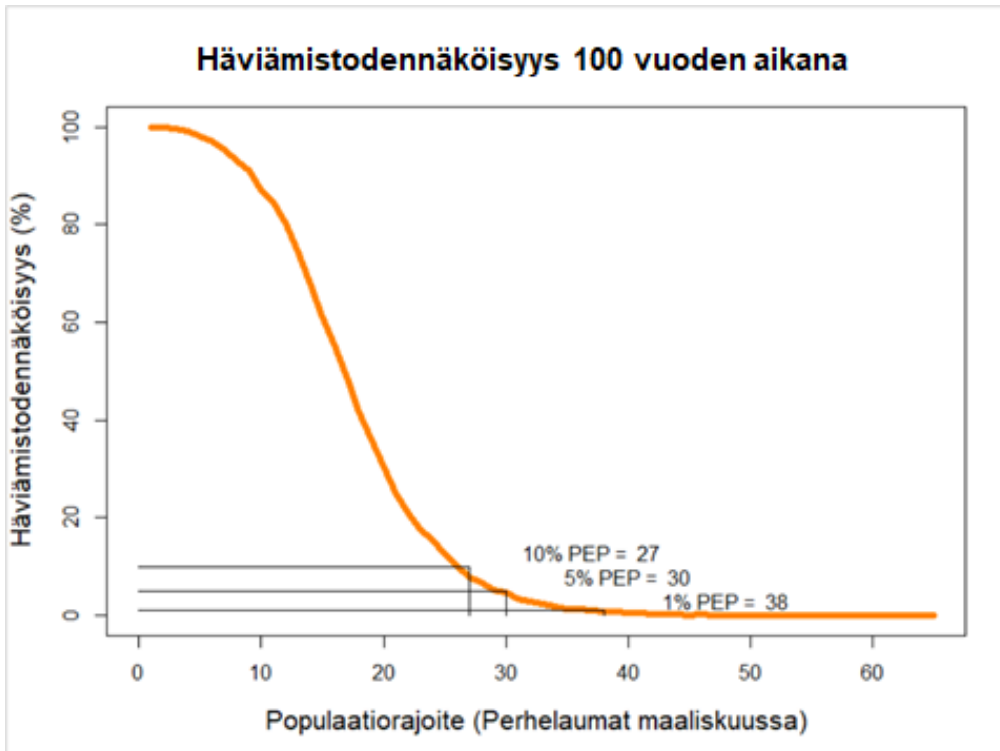
Kehitettyä lähestymistapaa havainnollistetaan esimerkillä (kuvat 5–6), jossa tarkastelujaksona on 100 vuotta ja jossa oletetaan, että Venäjän Karjalan susipopulaatio pysyy ennallaan eli susien siirtyminen Suomen ja Venäjän rajan yli säilyy samalla tasolla kuin viimeiset 10 vuotta. Lisäksi lähtökohtana on, että eri kuolleisuustekijät Suomessa (luonnollinen kuolevuus, poliisin päätöksiin perustuvat ja vahinkoperusteiset poistot, liikennekuolleisuus sekä laitton tappaminen) pysyvät ennallaan eikä kannanhoidollista metsästystä ole. Esimerkissä PEP ja viitearvo ilmaistaan maaliskuun perhelaumojen lukumääränä.

Kuvaan 5 on merkitty näkyviin PEP-arvot, kun hyväksytty populaation häviämistodennäköisyys on 1 %, 5 % ja 10 %. Kuvassa 6 on näitä kolmea PEP-tasoa vastaavat viitearvokäyrät. Kuvaan 6 on merkitty myös esimerkkiviitearvot tilanteelle, jossa populaation hyväksytty häviämistodennäköisyys on 10 % ja hyväksytty riski PEP-arvon alitukselle on 5 %, 10 % ja 20 %. On kuitenkin huomattava, että kuvissa näkyviltä käyriltä on luettavissa PEP-arvot kaikille häviämistodennäköisyyksille välillä 0–100 % (kuva 5), ja vastaavasti viitearvot kaikille hyväksytyille PEP-tason alitustodennäköisyyksille 0–100 % (kuva 6).

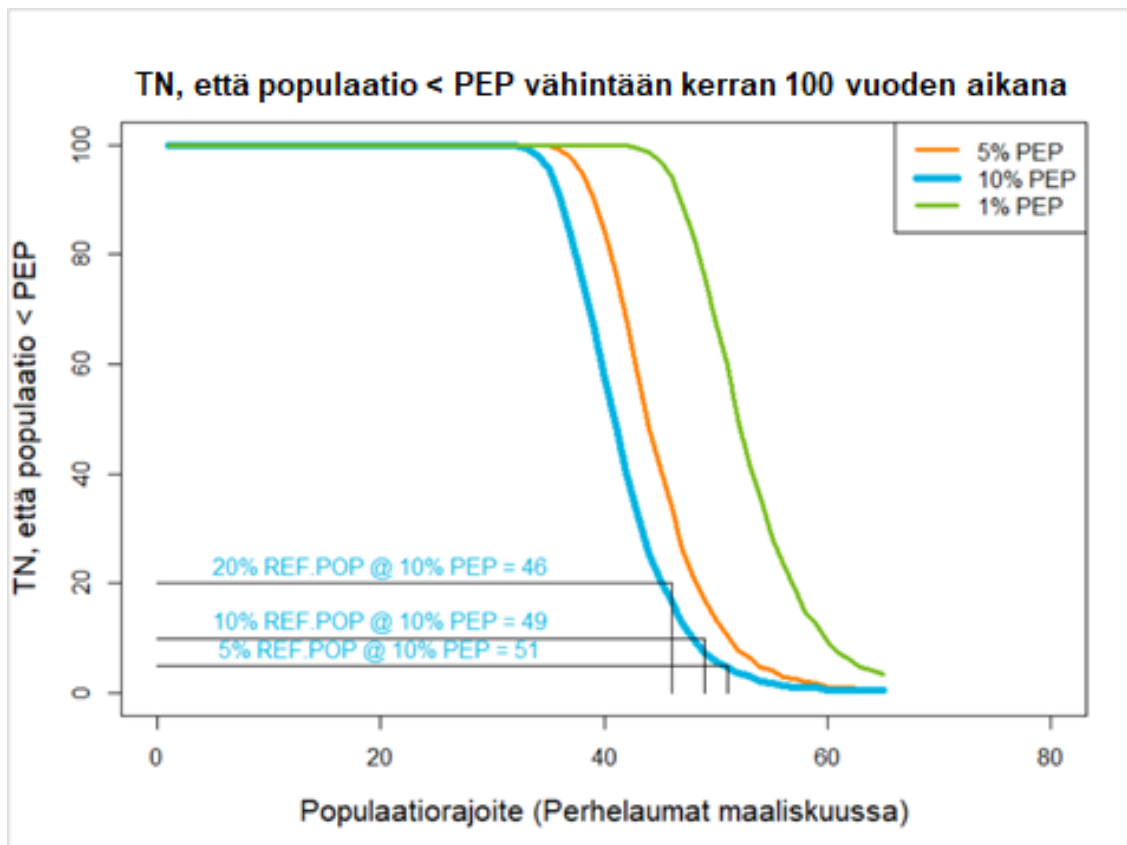
Liitteessä 1 esitetään esimerkkeinä myös skenaariot, joissa tarkastelujaksot ovat 40 sukupolvea (136 vuotta) ja 200 vuotta ja populaatiokoko ilmaistaan perhelaumojen lisäksi reviireinä (parit ja perhelaumat).

On huomioitava, että tätä väliraporttia varten kehitetyllä mallinnusmenetelmällä on mahdollista laskea viitearvoja myös toisenlaisilla oletuksilla, riskitasoilla ja tarkastelujaksoilla, ja kuvien 5–6 ja esimerkkien liitteessä 1 on tarkoitus havainnollistaa menetelmää. Viitearvot voidaan

laskea esimerkiksi olettaen, että Venäjän Karjalasta ei siirry susia Suomeen tai että susien tulo-
muutto Venäjältä on kaksinkertainen nykyiseen tasoon nähden.



Kuva 5. PEP, kun populaatiokoko on määritetty maaliskuun perhelaumoina, tarkastelu-aika on 100 vuotta ja Venäjän Karjalan susipopulaation oletetaan pysyvän samalla tasolla kuin viimeiset 10 vuotta. Kuvaan on merkitty PEP kolmella eri häviämistodennäköisyydellä (1 %, 5 % ja 10 %). Populaatorajoite = populaatiokoko, jota suuremmaksi populaation ei anneta simulaatiossa kasvaa. Tulokset ovat alustavia ja voivat vielä muuttua. Lähde: Luonnonvarakeskus.



Kuva 6. Esimerkki viitearvoista, kun populaatiokoko on määritetty maaliskuun perhelaumoina, tarkasteluaika on 100 vuotta ja Venäjän Karjalan susipopulaation ja sitä kautta Venäjältä Suomeen siirtyvien susien määrän oletetaan pysyvän samalla tasolla kuin viimeiset 10 vuotta. Kuvassa on viitearvokäyrät kolmelle kuvaan 5 merkitylle PEP-tasolle (häviämistodennäköisyydet 1 %, 5 % ja 10 %). Selkeyden vuoksi esimerkiviitearvot on merkitty vain tapaukselle, jossa PEP on määritetty käyttämällä populaation häviämiskäyrän arvoa 10 %. Jos PEP-tason alitukselle hyväksytään esimerkiksi 5 % riskitaso, niin tätä vastaava viitearvo on tällöin 51. Kahdelle muulle PEP-tasolle vastaavat viitearvot esitetään taulukossa L1.1. PEP = pienin elinvoimainen populaatio. TN = todennäköisyys. Populaatorajoite = populaatiokoko, jota suuremmaksi populaation ei anneta simulaatiossa kasvaa. Tulokset ovat alustavia ja voivat vielä muuttua. Lähde: Luonnonvarakeskus.

Muita tapoja muodostaa viitearvo

Päätöksentekijän riskiasenteeseen perustuva tapa määrittää viitearvo kehitettiin Lukessa tätä työtä varten, mutta viitearvot voidaan asettaa myös muilla tavoin. Skandinavian susipopulaation viitearvon määrittämiseksi ehdotettiin kahta lähestymistapaa, joista toinen perustui PEP:oon ja toinen populaation kantokykyyn (Liberg ym. 2015).

Viitearvona kaksinkertainen pienin elinvoimainen populaatio

Luontodirektiivin tulkintaohjeen (DG Environment 2017) mukaan suotuisan suojelutason viitearvon tulee olla suurempi kuin pienin elinvoimainen populaatio (PEP). Skandinavian susipopulaation viitearvon määrittämisen yhteydessä esitettiin, että tämä ehto täyttyy, kun viitearvo asetetaan kaksi kertaa suuremmaksi kuin PEP (Liberg ym. 2015). Valitulle kertoimelle ei kuitenkaan esitetty erityisiä biologisia tai hyväksyttävään riskiin liittyviä perusteluja.

Taulukossa 1 esitetään tällä tavoin laskettu viitearvoesimerkki, kun PEP:n laskennassa käytetty skenaario on sama kuin edellisessä kohdassa. Taulukossa 1 esitetään myös todennäköisyys sille, että keväällä 2021 susikannan koko ylitti viitearvon. Liitteessä 1 esitetään kaksinkertaiset PEP-arvot myös skenaarioille, joissa tarkastelujaksot ovat 40 sukupolvea (136 vuotta) ja 200 vuotta.

Taulukko 1. Esimerkki viitearvosta Suomen susipopulaatiolle, kun viitearvo on määritetty kaksinkertaiseksi pienimpään elinvoimaiseen populaatioon (PEP) verrattuna. Skenaario on sama kuin edellisessä kohdassa. Häviämiskäsite = hyväksytty populaation häviämistodennäköisyys tarkastelujakson aikana. PEP = pienin elinvoimainen populaatio. TN = todennäköisyys. Huom. Tulokset ovat alustavia ja voivat vielä muuttua. Lähde: Luonnonvarakeskus.

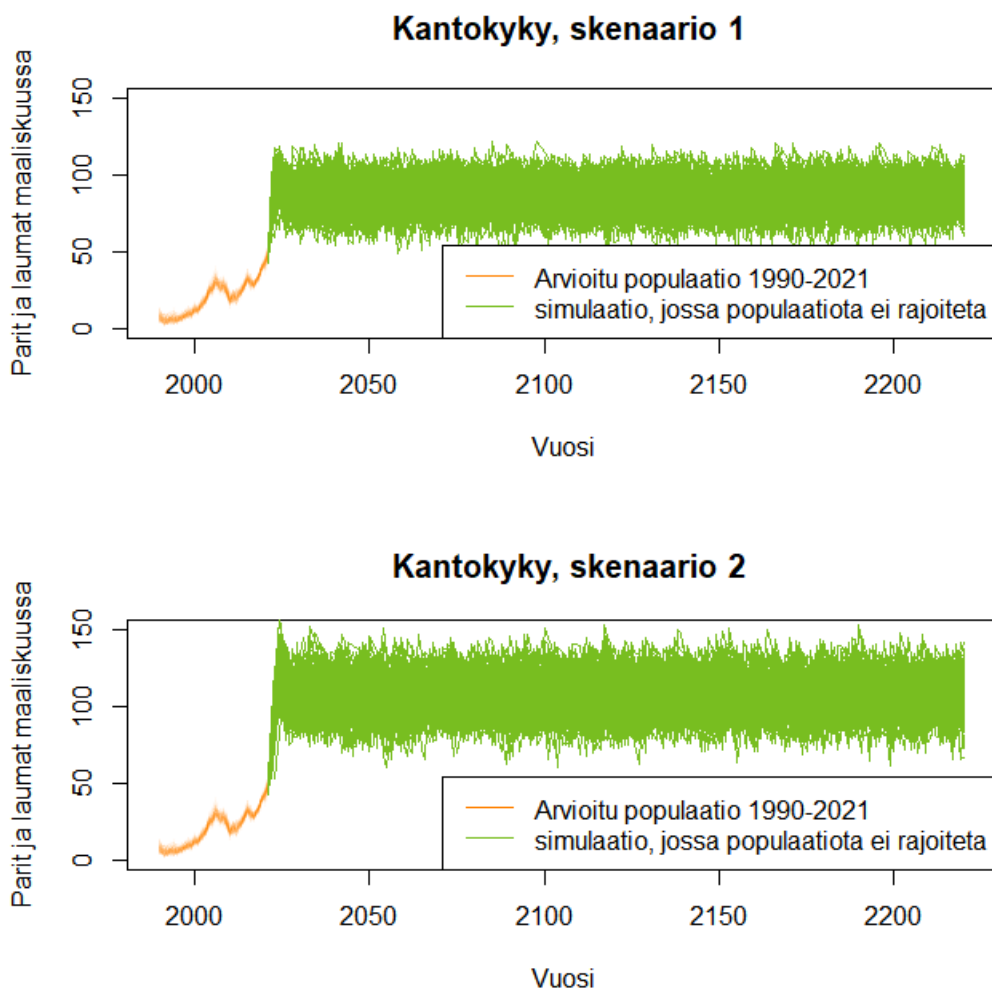
Skenaariot	Häviämiskäsite	PEP	Viitearvoesimerkki: 2 x PEP	TN viitearvon ylitykselle kevät 2021
Tarkastelujakso: 100 vuotta	10 %	27	54	0 %
Tulomuutto Venäjän Karjalasta: Pysyy samalla tasolla kuin viimeiset 10 vuotta	5 %	30	60	0 %
Populaatiokoko: Maaliskuun perhelähdöt	1 %	38	76	0 %

Puolet elinympäristön kantokyvystä

Skandinavian susipopulaation viitearvon määrittämisen yhteydessä esitettiin myös näkemys, että luontodirektiivin ehto täyttyisi, kun viitearvo asetetaan puoleen elinympäristön kantokyvystä (Liberg ym. 2015).

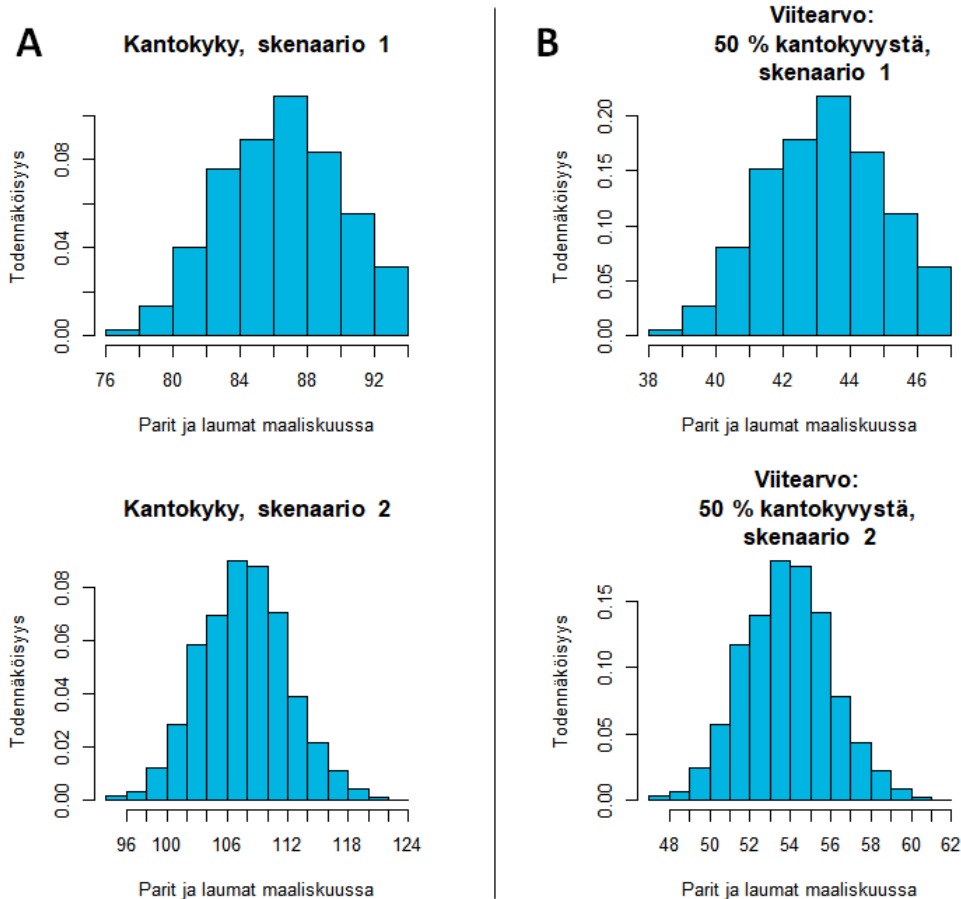
Kantokyky on se keskimääräinen taso, jonka ympärillä populaatiokoko pitkällä aikavälillä vaihtelisi, jos sen annettaisiin rajoituksetta kasvaa. Tämä taso riippuu mm. ympäristöstä, ravinnosta ja populaation ominaisuuksista, joita ei ole mahdollista täsmälleen tuntea. Tästä syystä kantokykyä ei voida tarkasti määrittää, vaan se sisältää epävarmuutta, joka on kuvattavissa todennäköisyysjakaumalla.

Tässä työssä elinympäristön kantokyky Suomen susikannalle määritettiin populaatiomallin avulla (ks. luku 6.1.2 ja kuva 7) olettamalla, että ainoa kuolleisuustekijä on luonnollinen kuolleisuus ja populaation kasvua rajoittaa mahdollisten reviirien määrä (ks. luku 6.2.).



Kuva 7. Esimerkki Suomen susikannan elinympäristön kantokykysimulaatiosta kahdelle elinympäristömallinnuksessa käytetylle skenaariorille (ks. luku 6.2), kun populaatiokoon kuvaamiseen käytetään parien ja perhelaumojen lukumäärää (vastaava esimerkki pelkillä perhelaumoilla laskettuna löytyy liitteestä 1). Simulaatiossa populaation annetaan kasvaa kantokykynsä asti. Jokainen vihreä viiva kuvaa yksittäistä populaatiotrajektoria eli vaihtoehtoista populaation kehityskulkua tulevaisuudessa. Tulokset ovat alustavia ja voivat vielä muuttua. Lähde: Luonnonvarakeskus.

Susikannan elinympäristön kantokyvyn ja puolikkaan kantokyvyn todennäköisyysjakaumat (kuva 8) perustuvat erillisten populaatiotrajektorien eli vaihtoehtoisten populaation kehityskulkujen keskiarvoihin siltä ajanjaksolta, kun populaatio ei enää ole jatkuvassa kasvussa. Mahdollisten reviirien (parit ja perhelaumat) määrä simuloitiin käyttämällä kahta skenaariota, jotka tuottivat toisistaan poikkeavat lopputulokset (ks. luku 6.2). Ensimmäisessä skenaariossa oletettiin, että tulevaisuudessa susireviirit olisivat pinta-alaltaan samankokoisia kuin ne ovat viime vuosina olleet. Toisessa skenaariossa oletettiin, että susireviirien koko voisi tulevaisuudessa pienentyä suden saaliseläinkantojen runsastuessa. Tällöin susireviirejä voisi olla Suomessa enemmän.



Kuva 8. Todennäköisyysjakaumat susikannan elinympäristön kantokyvyille (A) ja puolikkaalle kantokyvyille (B) kahdelle elinympäristömallinnuksessa käytetylle skenaariolle (ks. luku 6.2), kun populaatiokoon kuvaamiseen käytetään parien ja perhelaumojen lukumäärää (vastaava esimerkki pelkillä perhelaumoilla laskettuna löytyy liitteestä 1). Tulokset ovat alustavia ja voivat vielä muuttua. Lähde: Luonnonvarakeskus.

3.2. Susikannalle soveltuvan elinympäristön määrä

Suotuisan suojelutason määritelmään kuuluu luonnehdinta tarkasteltavan eliölajin olemisesta elinvoimainen osa elinympäristöään. Susi sopeutuu elämään erityyppisissä elinympäristöissä (Mech & Boitani 2003). Suomessa se näyttää suosivan metsäisiä alueita (Kaartinen ym. 2015). Susi välttelee ihmisasutusta mutta tottuu elämään myös asutuksen pirstomissa maisemissa ja tapaa liikkua etenkin nuorena lähellä pihapiirejä (Kojola ym. 2016).

Tässä raportissa elinympäristöulottuvuutta tarkasteltiin arvioimalla ensimmäisessä vaiheessa teoreettinen maksimi susireviirien määräksi poronhoitoalueen ulkopuolisen Suomen alueelle. Tulokseksi saatuja lukuja voidaan käyttää ekologiseen kantokykyyn perustuvan viitearvon estimointiin (Liberg ym. 2015). Arvio pohjautui susien tilankäyttöön ja otti huomioon tietyt maisemarakenteeseen liittyvät rajoittavat tekijät. Näistä tärkeimpiä olivat asutuskeskukset ja suuret vesistöt. Saadut tulokset maksimaalisesta reviirimäärästä olivat keskeisesti yhteydessä susireviirien pinta-aloihin, joita koskevaa aineistoa oli saatu kannan seurannan ja tutkimuksen yhteydessä. Reviireistä osa on perhelaumojen ja osa parien reviirejä myös siinä tilanteessa, kun susikanta on saavuttanut ekologisen kantokykynsä. Jos ekologista kantokykyä arvioitaisiin yksilömäärinä, tulisi tuntea parien ja laumojen suhteellinen osuus nk. saturoituneessa susikannassa.

Koska tällaista aineistoa ei ole muualta Euroopasta, susikannan ekologista kantokykyä tarkasteltiin reviirien maksimaalisena määränä.

Reviirien pinta-alat voivat olla yhteydessä saaliseläintiheyksiin. Suomessa suden tärkein saaliseläin on hirvi (*Alces alces*; Gade-Jørgensen & Stagegaard 2000, Kojola ym. 2004). Hirveä esiintyy koko maassa. Kannantiheydet ovat olleet viime vuosina hieman alemmat Itä-Suomessa kuin Länsi-Suomessa. Lounaisessa Suomessa suden tärkeimpiä saaliseläimiä ovat ainakin saaliseläinten yksilömäärinä mitaten pienemmät hirvieläimet, etenkin valkohäntäpeura (*Odocoileus virginianus*; Kojola ym., julkaisematon aineisto). Ruotsissa ei tärkeimmän saaliseläimen eli hirven populaatiotiheyden havaittu vaikuttavan reviirien pinta-aloihin, mutta korkeilla metsäkauriin (*Capreolus capreolus*) tiheyksillä oli reviirien kokoa pienentävä vaikutus (Mattison ym. 2013). Valkohäntäpeurojen yksilömäärän on arvoitu kymmenkertaistuneen 1990-luvun jälkeen noin 120 000 yksilöön (Aikio ja Pusenius 2021). Myös metsäkauriskannat ovat merkittävästi vahvistuneet.

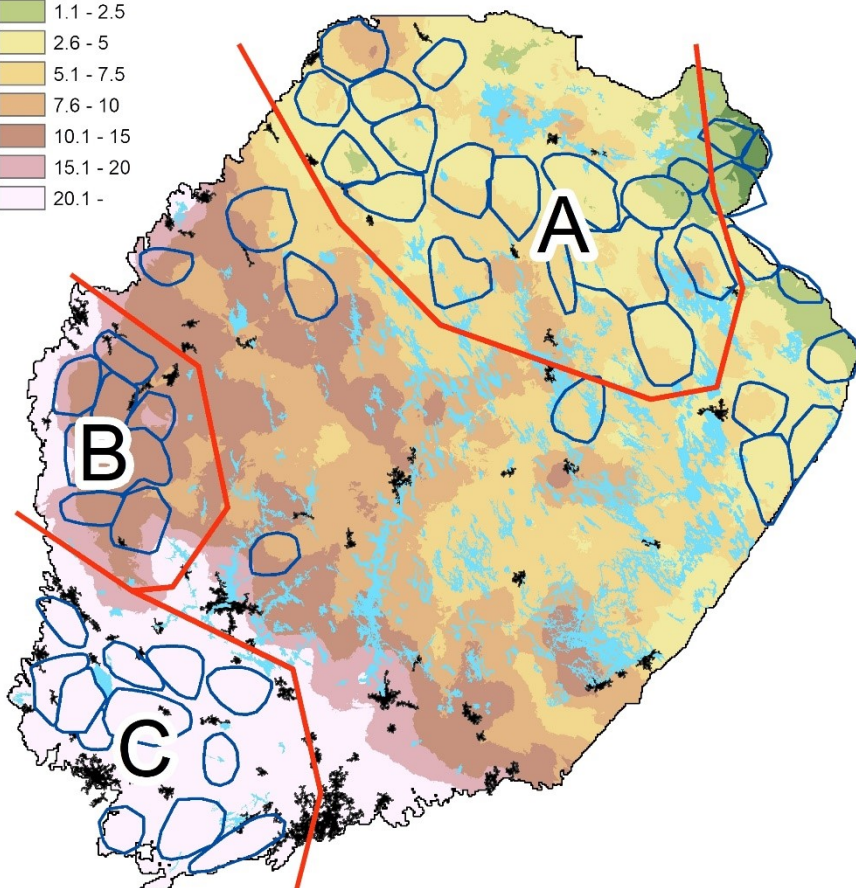
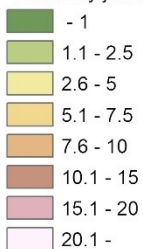
Tarkastelu saaliseläinkantojen vaikutuksista suden reviirikokoon perustuu hirven, valkohäntäpeuran ja metsäkauriin yhteenlaskettuun tiheyteen. Metsäpeuralla (*Rangifer tarandus fennicus*) on Kainuussa merkitystä suden ravintona, mutta metsäpeura-alue on suppea ja peuran osuus suden ravinnon biomassasta oli pienempi kuin hirven jopa 1990-luvun lopussa, kun peurakanta oli olennaisesti nykyistä suurempi (Kojola ym. 2004). Villisika (*Sus scrofa*) on viime vuosina runsastunut ja saanut sorkansijaa uusilla alueilla, mutta sen populaatiokoko on toistaiseksi pieni verrattuna valkohäntäpeuran ja metsäkauriin runsauksiin.

Suomessa susireviirien pinta-ala on jonkin verran pienempi alueilla, joissa on runsaasti valkohäntäpeuroja ja metsäkauriita, mutta niiden vaikutus reviirin kokoon ei ole niin vahva kuin metsäkauriin runsaudella Ruotsissa. Tämä yhteys voi tulla selvemmin esiin tulevaisuudessa, jos peura- ja kauriskannat pysyvät tiheinä. Tulevaisuutta silmällä pitäen on teoreettisissa laskelmissa otettava huomioon myös petoeläin- ja saaliseläinkannan välinen dynamiikka: runsastuva petokanta voi vaikuttaa myös saaliseläinkannan tiheyteen. Tässä yhteydessä tähän ei vielä paneuduta eikä myöskään arvioida muiden suurpetojen ja niiden erilaisen runsauskehityksen vaikutuksia sudelle tärkeiden saaliseläinten kantoihin.

Laskelma reviirien maksimimäärästä pohjautui paikkatieto-ohjelmajohjaiseen simulointiin, josta on tarkempi kuvaus luvussa 6.2.2. Perustana olivat susireviirien pinta-ala vuosilta 2017–2020 sekä maisemarakenne vuoden 2020 reviireillä. Reviirien laajuus (esim. vuonna 2020 keskimäärin 974 km²) sulkee pois pienialaisten maisemapiirteiden vaikutuksen. Suuremmat taajamat ja vesistöt sekä jossain määrin myös pääteiden sijainti vaikuttavat reviirien sijaintiin ja rajoihin. Pienemmällä teillä ei ole vastaavaa vaikutusta. Yksilöpohjaisen liikkumisanalyysin perusteella on havaittu, että valtaosa Suomen reviireillä elävistä susista suosii esimerkiksi metsäaui- toteita kulkureitteinään (Gurarie ym. 2011).

Ennen simulointeja Suomi jaettiin saaliseläinkantojen perusteella kolmeen alueeseen (kuva 9). Näiden alueiden (A: Pohjois-Pohjanmaa, Pohjois-Savo, Kainuu, B: Etelä-Pohjanmaa, C: Lounais-Suomi) välillä todettiin susireviirien pinta-aloissa jonkin verran eroja, jotka kytkeytyvät eroihin tärkeiden saaliseläinten (hirvi, valkohäntäpeura, metsäkauris) runsaudessa.

Yhdistetty jäävän kannan arvio, yks. / 1000 ha



Kuva 9. Metsästysseurojen ilmoittamiin arvioihin perustuva hirven, metsäkauriin ja valkohäntäpeuran yhteenlaskettu kannantiheys ja tiheyden pohjalta hahmotellut osa-alueet sekä susireviirit maaliskuussa 2020. Lähde: Luonnonvarakeskus.

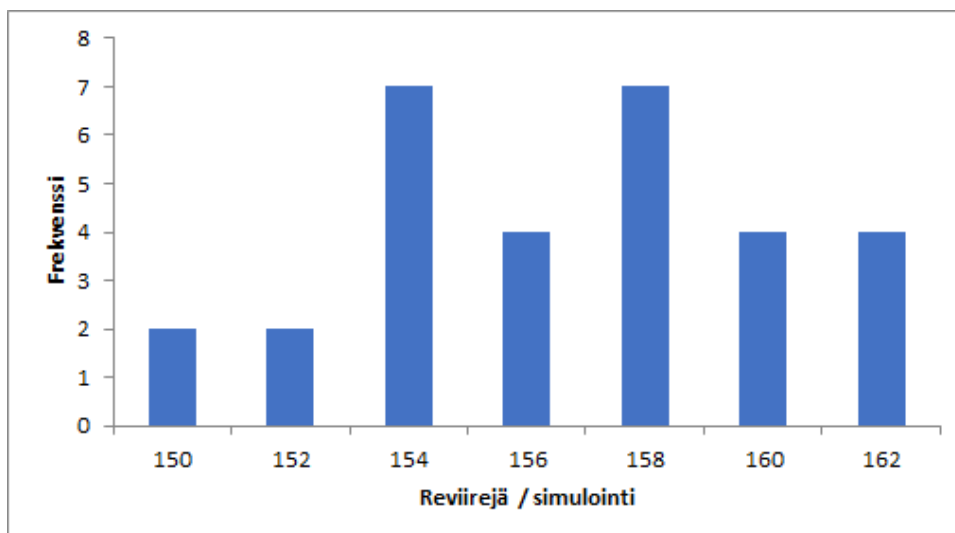
Simuloinnin tarkoituksena on sijoittaa poronhoitoalueen ulkopuolisen Suomen alueelle mahdollisimman monta susireviiriä satunnaisperiaatteella siten, että reviirien sijoittumisessa otetaan huomioon aikaisemmin lasketut elinympäristökijät sekä saaliskanta niin, että reviirit pyrkivät hyödyntämään mahdollisimman suuren osan käytettävissä olevasta laskenta-alueesta. Simuloinnissa laskenta-alue on jaettu 1 x 1 km kokosiin ruutuihin (soluihin), joihin on tallennettu elinympäristökijät sekä saaliskannan tiheys.

Simuloinnin lähtökohtana ovat saaliseläintiheyksien mukaiset reviirien pinta-alaluokat (taulukko 2). Pinta-alaluokat perustuvat vuoden 2020 tilanteeseen.

Taulukko 2. Saaliseläintiheydet ja susireviirien pinta-alat vuonna 2020.

Saaliseläintiheys (yks/1 000 ha)	Reviirin pinta-ala (km ²) (min-maks) 2020
0–10	700–1 400
10–30	700–1 200
>30	500–1 000

Vuoden 2020 tilanteen pohjalta (kuva 33) lähtökohdat määritettiin niin, että 1 x 1 km solu ei voi kuulua reviiriin, jos se leikkaa vesistöä, jonka pinta-ala on vähintään 10 km² tai taajamaa, jonka pinta-ala on suurempi kuin 15 km² tai sen asukasluku on yli 10 000 henkilöä. Myöskään sellaiset ruudut, joissa vesistön ja taajamien yhteinen pinta-alaosuus on yli 30 %, eivät voi kuulua reviiriin. Reviirien sijoittumista rajoittavat ympäristötekijät olivat tässä simulaatiossa suhteellisen voimakkaita. Näillä säännöillä ja rajoituksilla simulointi antaa teoreettiseksi maisemarakenteeseen ja saaliseläinkantaan pohjautuvaksi reviirien maksimimääräksi 150–162 reviiriä, joista suurimman todennäköisyyden saavat arvot 154 ja 158 reviiriä (kuva 10).



Kuva 10. Reviirien simuloidun maksimimäärän todennäköisyysjakauma perustuen vuoden 2020 reviirien pinta-aloihin ja sijoittumiseen perustuviin rajoituksiin (ks. teksti). Lähde: Luonnonvarakeskus.

Vallitseva tilanne oli ensisijainen lähtökohtien määrittelyssä, sillä esimerkiksi mahdollisia saaliseläinkantojen runsausmuutoksia on mahdoton ennustaa. Jos pienten hirvieläinten kannat lounaisessa Suomessa pysyvät tiheinä, ja niiden esiintymisalue laajenee lumiolojen helpottaessa, voidaan suden reviirien pinta-alan ennakoida pienentyvän. Reviirit voivat ajan oloon myös pienentyä etenkin Lounais-Suomessa ilman, että saaliseläinkannat runsastuvat nykyisestä. Tämän kehityksen seurauksena teoreettinen ekologinen kantokyky hahmottuu suuremmaksi kuin vuoden 2020 tilanteeseen pohjautuvat simuloinnit antavat tulokseksi. Jos taas saaliseläinkantoja

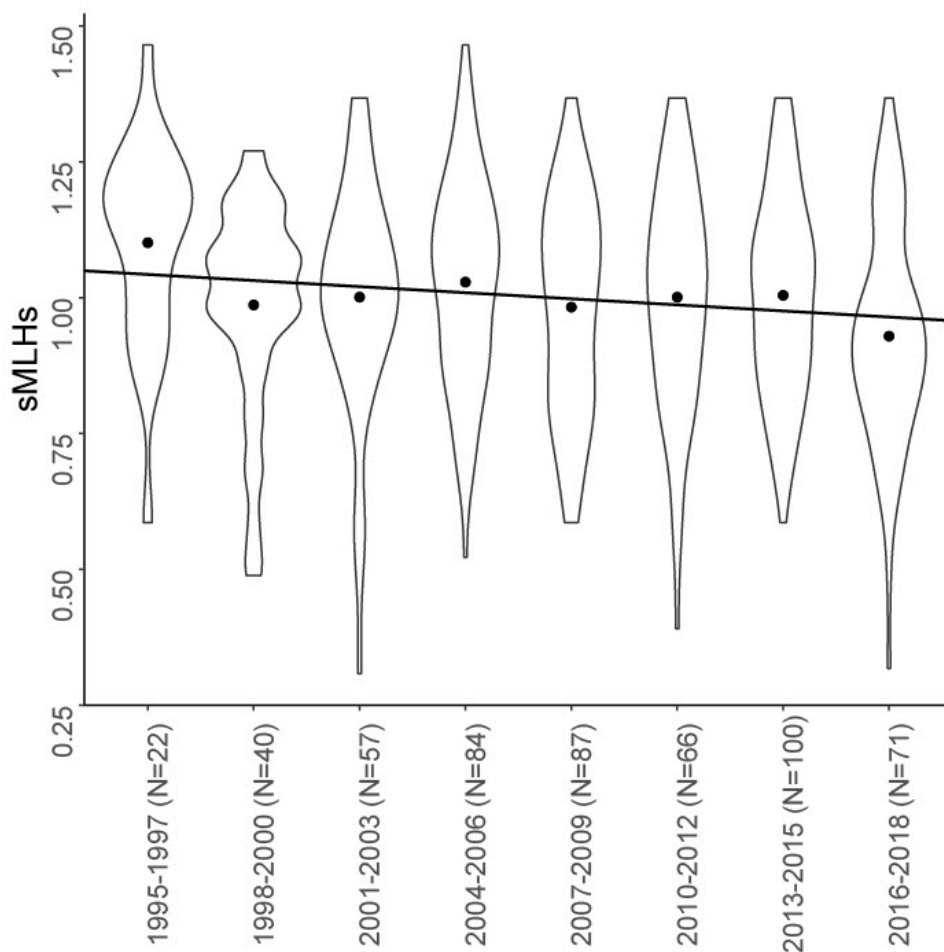
leikataan selvästi nykyistä tasoa alemmas, ekologinen kantokyky saattaa reviirien koon kasvaessa asettua pienemmäksi kuin miksi se hahmottuu vuoden 2020 tilanteen pohjalta.

Vaihtoehtoinen skenaario, jossa otetaan huomioon reviirien koon mahdollinen pientyminen ensisijaisesti alueella (ks. luku 6.2.2), missä on tiheä kanta pienikokoisia hirvieläimiä (vrt. Mattisson ym. 2013), antaa teoreettiseksi reviirien maksimiksi noin 25 % suuremman määrän kuin vuoden 2020 tilanteeseen perustuva simulointi.

3.3. Susikannan geneettinen elinvoimaisuus ja viitearvot

3.3.1. Geneettisen monimuotoisuuden ja sukusiitosasteen vaihtelu

Suomen susikannan geneettinen monimuotoisuus on laskenut parin viimeisen vuosikymmenen aikana. Kudosnäytteisiin pohjautuvasta, sukupolviin jaetusta aineistosta voidaan havaita, että keskimääräinen yksilökohtainen heterotsygotia-aste (sMLHs, *engl. standardised multilocus heterozygosity*) on laskenut lievästi ($Y = -0,011x + 1,054$; $R^2 = 0,013$; $t = -2,620$ $p = 0,009$) vuodesta 1995 vuoteen 2018 tultaessa (kuva 11). Heterotsygotia-aste kertoo populaation geneettisen muuntelun määrästä ja se määritetään genomialueiden DNA-erojen osuutena. Heterotsygotia-asteen lasku havaittiin jo aiemmassa tutkimuksessa, jossa käytetyn aineiston yksilöiden syntymävuodet ajoittuivat vuosien 1995 ja 2008 välille (Jansson ym. 2012), ja nyt tehdyn analyysin perusteella lasku on jatkunut vuoden 2008 jälkeen. Lasku populaation keskimääräisessä heterotsygotiassa näyttää tapahtuneen pääasiassa aineiston kahden ensimmäisen sukupolven (vuosien 1995–2000) välillä, sekä kahden viimeisen sukupolven (vuodet 2013–2018) välillä. Yksilökohtaisen heterotsygotian lasku on merkki yksilöiden sukusiitoksen määrän kasvusta, joka pitkään jatkuessaan johtaa geneettisen muuntelun menetykseen. Muuntelun väheneminen näyttää tapahtuvan hyvin hitaasti, mutta antaa aiheutta huoleen, mikäli suuntaus jatkuu vielä pidemmällä aikavälillä. Kun ottaa huomioon Suomen susikannan historiallisen (Jansson ym. 2012) ja nykyisen (ks. kappale 3.3.2.) yhteyden niin Venäjän kuin Skandinaavian susipopulaatioihin, susilla havaittu laskeva suuntaus voi heijastaa yleisempää geneettisen muuntelun vähene mistä laajemmalla maantieteellisellä alueella. Tämä on linjassa Euroopan susilla havaitun, vielä pidempiaikaisen geneettisen monimuotoisuuden laskusuuntauksen kanssa (Dufresnes ym. 2018).



Kuva 11. Suomalaisen susien geneettinen monimuotoisuus on vähentynyt 1995–2018 välillä. Kuvassa kudoksenäyteaineiston yksilöiden heterotsygotia-aste (sMLHs, engl. *standardised multi-locus heterozygosity*) sukupolvittain (N=527). Sukupolvet muodostettu syntymävuosien perusteella. Trendiviiva on sovitettu kauden keskiarvopisteiden perusteella. Lähde: Luonnonvarakeskus ja Oulun yliopisto.

Hienoista geneettisen muuntelun alenemista on havaittavissa myös aivan viime vuosina. Viimeisten kuuden vuoden ajalta kerätystä, pääosin ulostenäyteitä sisältävästä kannanseuranta-aineistosta laskettiin kaksi erilaista geneettisen monimuotoisuuden mittaria: odotettu heterotsygotia (engl. *observed heterozygosity*, H_s) ja alleelirikkaus (engl. *allelic richness*, A_R). Tulokista havaitaan, että suomalaisten susien odotettu heterotsygotia on pysynyt vuosina 2014–2020 samalla tasolla (0,67–0,68) kuin vuosituhaten alussa (1998–2009: 0,62–0,69), mutta taso on tippunut vuosien 1995–1997 arvosta (0,75) (Jansson ym. 2012), jolloin se oli yhtä korkea kuin Pohjois-Amerikan pohjoisosien suurissa susipopulaatioissa on havaittu (0,73–0,75: Carmichael ym. 2007). Nykyinen odotettu heterotsygotia on kuitenkin samaa luokkaa kuin Euroopan puoleisen Venäjän, Keski-Euroopan ja Karpaattien susipopulaatioissa (0,60–0,67: Aspi ym. 2009; Sastre ym. 2011; Kloch ym. 2021). Sen sijaan Italian niemimaan ja Pyreneiden niemimaan susipopulaatioissa arvot ovat alhaisempia (0,53–0,57: Sastre ym. 2011, Fabbri ym. 2014).

Kannan koon pienemiseen herkemmin reagoiva geneettisen monimuotoisuuden mittari, alleelirikkaus, on lievästi laskenut viimeisen kuuden vuoden aikana näytkekeräyskaudesta 2015–2016 (6,49) kauteen 2017–2018, jonka jälkeen se on pysynyt samalla alhaisemmalla tasolla (6,22–

6,28 taulukko 3, kuva 12). Alleelirikkaus on korkeampi kuin Italian niemimaan ja Pyreneiden niemimaan susikannoissa (5,0–5,5: Fabbri ym. 2014, Sastre ym. 2011), mutta alhaisempi kuin Venäjän susipopulaatioissa (8,8: Sastre ym. 2011).

Taulukko 3. Suomen susikannan geneettisen monimuotoisuuden ja sukusiitoksen tunnusluvut koko kannanseuranta-aineiston (N=979) perusteella laskettuna. Lähde: Luonnonvarakeskus.

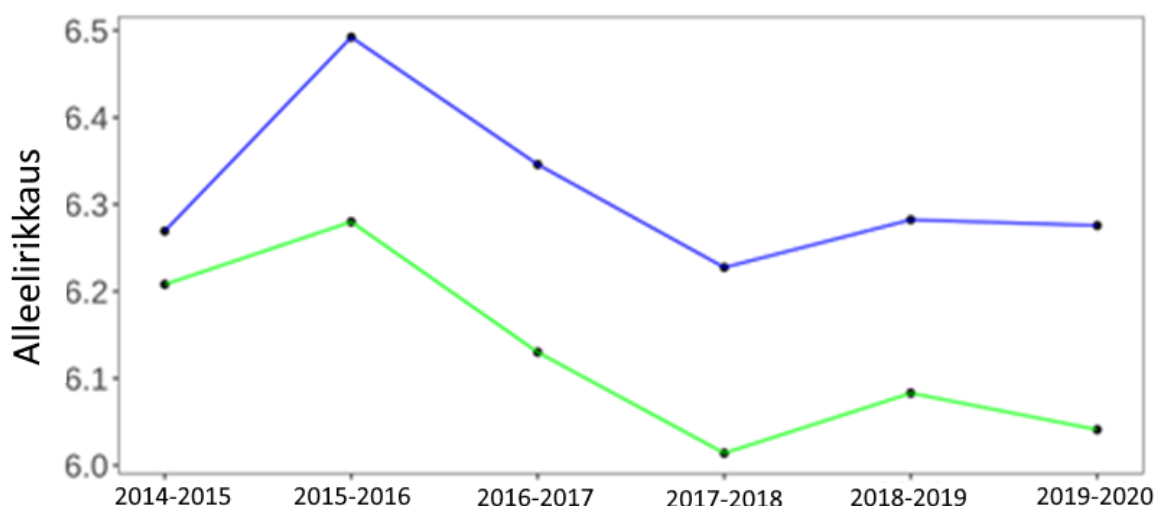
Keräyskausi	Yksilömäärä (N)	Heterotsygotia (H _s)	Alleelien määrä (A)	Alleelirikkaus (A _R)	Sukusiitoskerroin (F _{IS})
2014–2015	98	0,678	6,4	6,27	0,018
2015–2016	123	0,675	6,8	6,49	0,005
2016–2017	147	0,683	6,6	6,34	-0,007
2017–2018	138	0,670	6,5	6,22	-0,013
2018–2019	230	0,679	6,7	6,28	-0,002
2019–2020	243	0,675	6,8	6,27	0,016

Koska alleelirikkauteen voi vaikuttaa näytteiden epätasainen maantieteellinen jakautuminen vuosien välillä, otettiin kannanseuranta-aineistosta maantieteellisesti yhtenäistetty uudelleenotanta. Uudelleenotanta tehtiin niin, että aineistoon otettiin vain ne kunnat (N=74), joista oli saatu 2–6 näytettä vuosien 2014–2020 välillä. Uudelleenotanta-aineistossa alleelirikkaus on kautta ajanjakson matalampi kuin koko aineistossa (taulukko 4), mikä oli odotettavissa, koska alueellinen kattavuus on pienempi. Alleelirikkauden trendi uudelleenotanta-aineistossa on kuitenkin samanlainen kuin koko aineistossa: alleelirikkaus laskee vuodesta 2016 vuoteen 2018, jonka jälkeen se tasaantuu alkuperäistä matalammalle tasolle (taulukko 4, kuva 12). Lasku oli tilastollisesti merkitsevä ($R^2=0,65$; $F=7,50$; $p=0,05$). Tämä lasku alleelirikkaudessa ajoittuu samaan aikaan kannanhoidollisen metsästyksen kanssa, mikä tapahtui vuosina 2015 ja 2016 (katso luku 6.1.1. kuva 24). Noina vuosina kuoli kannanhoidollisen metsästyksen lisäksi yksilöitä vahinkoperusteisilla ja poliisin myöntämällä luvilla (yht. 107 yksilöä). Vuonna 2017 puolestaan metsästettiin susia erityisen paljon vahinkoperusteisilla luvilla. Susikannan voimakkaalla metsästämisellä noina vuosina ja sitä seuranneella kannan pienenemisellä (katso luku 1.3. kuva 1) on voinut olla vaikutusta havaittuun geneettisen monimuotoisuuden laskuun. Kun pienestä populaatiosta poistetaan yksilöitä, riski geneettisen monimuotoisuuden, etenkin harvinaisten alleelien, katoamiselle on suuri (Allendorf 1986). Menetettyä geneettistä muuntelua on hankala saada takaisin, ellei populaatioon tule muuttovirtaa sellaisesta populaatiosta, jossa geneettinen muuntelu on erilaista kuin paikalliseen susikantaan jäänyt muuntelu. Koska alleelirikkaus ei ole noussut takaisin alkuperäiselle tasolle siitä huolimatta, että metsästyspaine ei ole ollut yhtä voimakasta ja näytteitä on kerätty yhä laajemmalla alueella, tämä voi tarkoittaa sitä, ettei Suomeen tule riittävästi uusia yksilöitä sellaisesta populaatiosta, jossa geneettinen muuntelu olisi suurempaa tai joka olisi geneettisesti edes hieman erilainen kuin Suomen populaatio. Tarkastelujakson pituus on kuitenkin liian lyhyt ja lisää tutkimustietoa yksilöiden liikkumisesta tarvitaan tarkempien johtopäätösten tekemiseksi.

Lasku alleelirikkaudessa voi pidemmällä aikavälillä johtaa populaation evolutiivisen potentiaalinen menetykseen, sillä geneettinen muuntelu on materiaalia luonnonvalinnalle (Allendorf & Lusk 2007). Suuri alleelirikkaus esimerkiksi immuunipuolustukseen liittyvissä geeneissä lisää populaation kykyä torjua taudinaiheuttajia (Edwards & Hedrick 1998). Tämän takia alleelirikkautta pidetään yhtenä tärkeimmistä mittareista populaation elinvoimaisuudelle.

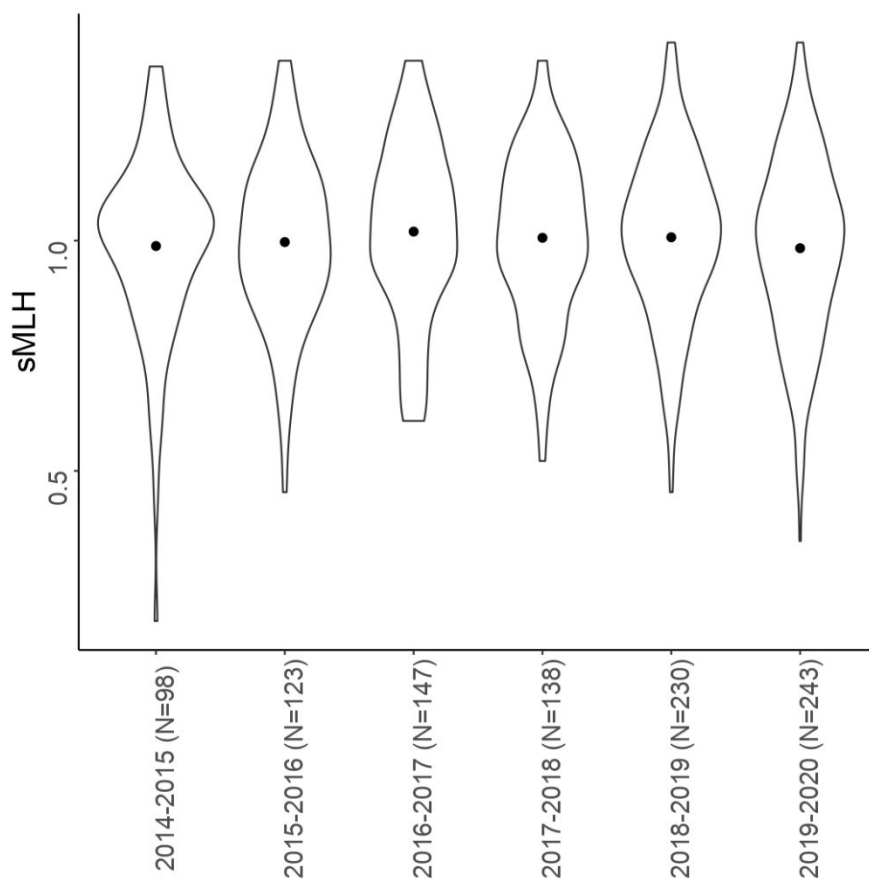
Taulukko 4. Suomen susikannan geneettisen monimuotoisuuden ja sukusiittoisuuden tunnusluvut uudelleenotanta-aineiston (N = 840) perusteella laskettuna. Lähde: Luonnonvarakeskus.

Keräyskausi	Yksilö- määrä (N)	Hetero- tsygotia (Hs)	Alleelien määrä (A)	Alleeli- rikkaus (A _R)	Sukusiitos kerroin (F _{IS})
2014–2015	65	0,699	6,353	6,208	0,048
2015–2016	109	0,679	6,824	6,280	0,003
2016–2017	124	0,681	6,588	6,130	-0,026
2017–2018	119	0,674	6,412	6,014	-0,012
2018–2019	214	0,682	6,706	6,083	-0,004
2019–2020	209	0,676	6,706	6,041	0,020



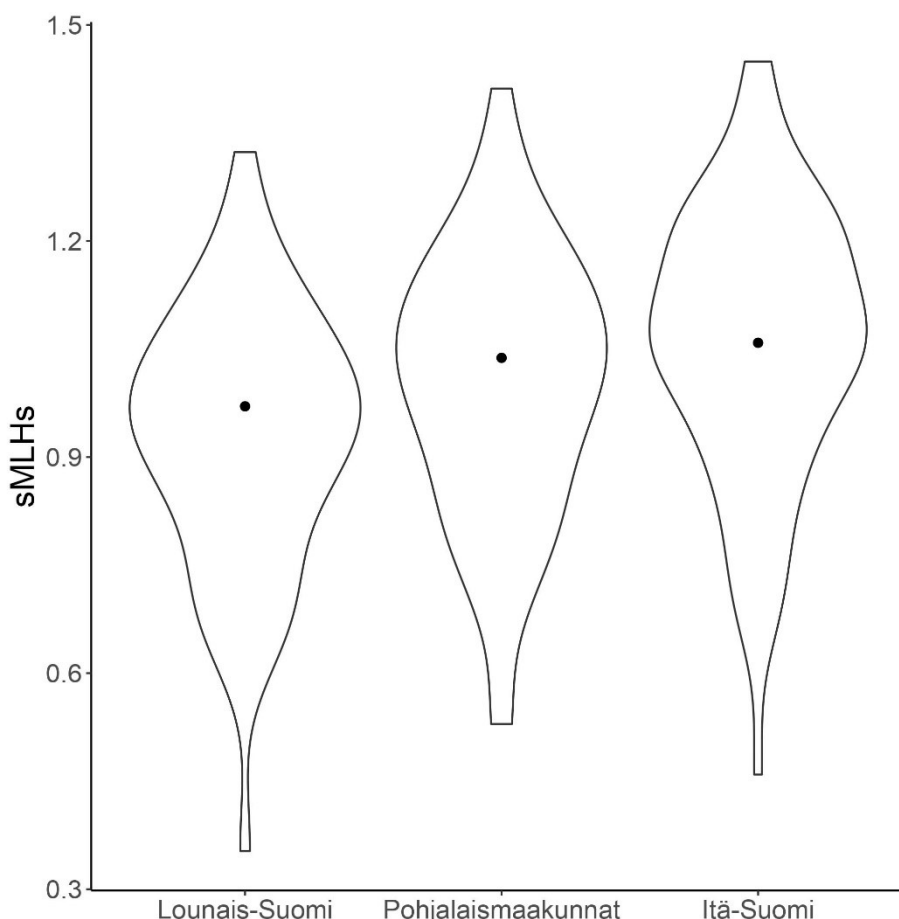
Kuva 12. Alleelirikkauden (A_R) kehitys Suomen susipopulaatiossa vuosina 2015–2020. Ylempi käyrä (sininen) koko kannanseuranta-aineistoa käyttäen, alempi käyrä (vihreä) maantieteellisesti yhtenäistettyä uudelleenotantaa käyttäen. Lähde: Luonnonvarakeskus.

Suomen nykyisen susikannan ei havaittu olevan erityisen sukusiittoinen. Sukusiitoksen määrän estimoimiseksi laskettiin tähän tarkoitukseen kaikkein yleisimmin käytetty mittaria (FIS). Jos arvo on lähellä nollaa, populaatiossa ei havaita sukusiitosta, ja jos se on positiivinen, esiintyy populaatiossa odotettua enemmän homotsygoottisia yksilöitä. Homotsygoottinen yksilö tarkoittaa sitä, että yksilössä ei esiinny kyseisellä kohdalla muuntelua, eli sillä on kaksi samanlaista alleelia. Menetelmä on kuitenkin herkkä yksilöiden väliselle sukulaisuudelle siten, että runsas määrä lähisukulaisia aineistossa saa arvon kohoamaan ilman että populaatiossa on varsinaisesti sukusiitosta. Arvot olivat vuosien 2015–2019 välillä lähellä nollaa. Vain ensimmäisenä (2014–2015) sekä viimeisimpänä näytteidenkeräyskautena (2019–2020) sukusiitosarvo oli hieman koholla. Viimeisimmän näytteiden keräyskauden hieman poikkeava arvo voi johtua siitä, että näytteitä kerättiin isommalta osalta susireviirejä kuin aikaisemmin (keräysalue kasvoi 16 kunnalla). Uusien keräysalueiden sudet ehkä sattuivat olemaan keskimääräistä läheisempää sukua keskenään, joten kohonnut arvo ei välttämättä kerro siitä, että sukusiitos olisi ajallisesti tarkasteltuna lisääntynyt populaatiossa. Regressioanalyysin mukaan sukusiitoksen nousu ei ole tilastollisesti merkitsevä. Tätä tulosta tukee myös se, että keskimääräinen yksilökohtainen heterotsygotia-aste näyttää pysyneen samalla tasolla vuosina 2014–2020 (kuva 13). On kuitenkin huomioitava, että merkittävät muutokset geneettisessä muuntelussa tapahtuvat yleensä pitkällä aikavälillä, joten tämän aineiston tarkastelujakso (kuusi vuotta) on siihen liian lyhyt. Joidenkin yksilöiden heterotsygotia-aste on hyvin matala (kuvien 11 ja 13 ryhmien alhaisimmat arvot ”viulujen hännät”), mikä viittaa siihen, että lähisukuisten yksilöiden paritumisia tapahtuu ainakin jossain osissa populaatiota.



Kuva 13. Suomalaisen susien heterotsygotia-aste (sMLHs, engl. *standardised multilocus heterozygosity*) on pysynyt samalla tasolla vuosien 2014–2020 aikana. Käytetty aineisto on kannan seuranta-aineisto, joka sisältää pääosin noninvasiivisia näytteitä. Piste kuvaa kauden keskiarvoa. Lähde: Luonnonvarakeskus.

Heterotsygotia-asteessa havaittiin maantieteellisestä eroavaisuutta Itä-Suomen, pohjalaismaakuntien ja Lounais-Suomen välillä (yksisuuntainen ANOVA: $F(2,190) = 7,92$, $p < 0,0005$). Lähempi tarkastelu osoittaa, että Lounais-Suomen susien heterotsygotia-aste on alhaisin ja Itä-Suomen susien korkein, kun taas pohjalaismaakuntien susien heterotsygotia-aste osuu näiden kahden ääripään väliin. Ero oli tilastollisesti merkitsevä Lounais-Suomen ja Itä-Suomen välillä 0,05 merkitsevyysrajaa käytettäessä (Tukeyn b post-hoc -testi), mutta ei pohjalaismaakuntien ja kahden muun alueen välillä (kuva 14). Tämä tarkoittaa sitä, että sudet pariutuvat sukulaisten kanssa merkitsevästi enemmän Lounais-Suomessa kuin Itä-Suomessa. Luonnonvarakeskuksen maastohavainnot ja aikaisemmat geneettiset tulokset (Granroth-Wilding 2017) vahvistavat, että lähisukulaispariutumisia on tapahtunut alueella. Itä-Suomessa havaittu korkeampi keskimääräinen heterotsygotia-aste on odotettu ottaen huomioon, että uusia yksilöitä saapuu Itä-Suomeen Venäjän puolelta. Sen sijaan Lounais-Suomen sudet ovat vasta 2000-luvun puolella levittäytyneet pysyvästi alueelle. Lähisukulaispariutumiset yleistyvät eläinten levittäytyessä uudelle elinalueelle, sillä lähisukulaisten karttaminen lisääntymiskumppania valitessa voi olla lähes mahdotonta potentiaalisten lisääntymiskumppaneiden ollessa vähissä (Liberg ym. 2005; Räikkönen ym. 2009). Yleisesti ottaen sudet kuitenkin pyrkivät välttämään pariutumista lähisukulaisten kanssa (vonHoldt ym. 2008; Geffen ym. 2011).

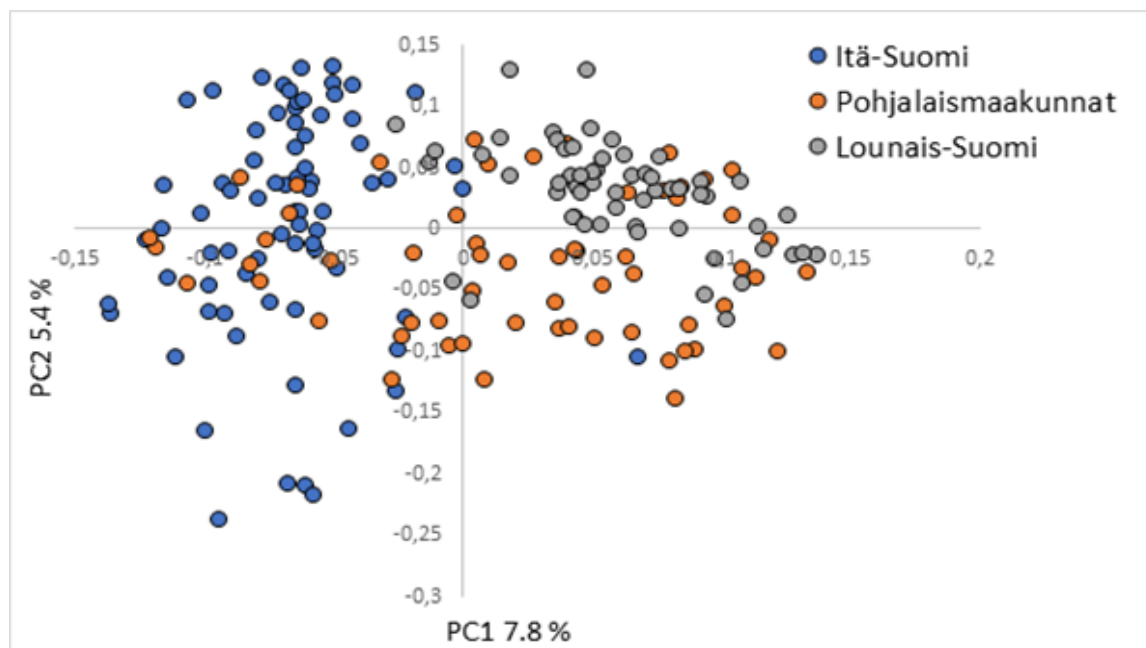


Kuva 14. Susien yksilökohtainen heterotsygotia-asteen (sMLHs) vaihtelu kolmella eri maantieteellisellä alueella: Itä-Suomi (N=75), pohjalaismaakunnat (N=60) ja Lounais-Suomi (N=58) vuoden 2019–2020 kannanseuranta-aineistosta laskettuna. Piste kuvaa alueen keskiarvoa. Heterotsygotian lasku on merkki sukusiitoksen määrän kasvusta. Lähde: Luonnonvarakeskus.

3.3.2. Fennoskandian susikantojen geneettinen rakenne ja muuttoliike

Geneettisen aineiston perusteella Suomen susikanta on yhtenäinen populaatio, eikä populaatio näytä jakautuneen osapopulaatioihin. Tähän tulokseen tultiin analysoimalla kannanseuranta-aineistoa viimeisimmältä näytekeräyskaudelta (2019–2020) kahdella eri menetelmällä, pääkomponenttianalyysillä ja bayesilaisella klusterointianalyysillä (STRUCTURE-ohjelma).

Pääkomponenttianalyysin perusteella vuoden 2019–2020 yksilöissä voidaan nähdä kuitenkin hienoista maantieteellistä ryhmittymistä (kuva 15). Itä- ja Lounais-Suomen sudet ovat jonkin verran geneettisesti erillään toisistaan, mutta pohjalaismaakuntien yksilöt ovat osittain päällekkäin muiden alueiden susien kanssa. Pällekkäisyys kuvaa sitä, että yksilöiden geneettinen muuntelu on samankaltaista eri alueiden yksilöiden kesken. Myös aiemmin Suomen susilla on havaittu maantieteellisestä etäisyydestä johtuvaa asteittaista geneettistä erilaistumista (Aspi ym. 2006). Sudet ovat siis sitä kaukaisempaa sukua toisilleen, mitä kauempana ne ovat maantieteellisesti toisistaan, vaikka populaatio ei olekaan jakautunut osapopulaatioiksi. Susien revii-rikartasta (luku 6.2.1. kuva 33) näkee, että revii-rit kulkevat Itä-Suomesta pohjalaismaakuntien kautta Lounais-Suomeen. Tämä on siis todennäköinen reitti susien liikkumiselle näiden alueiden välillä.

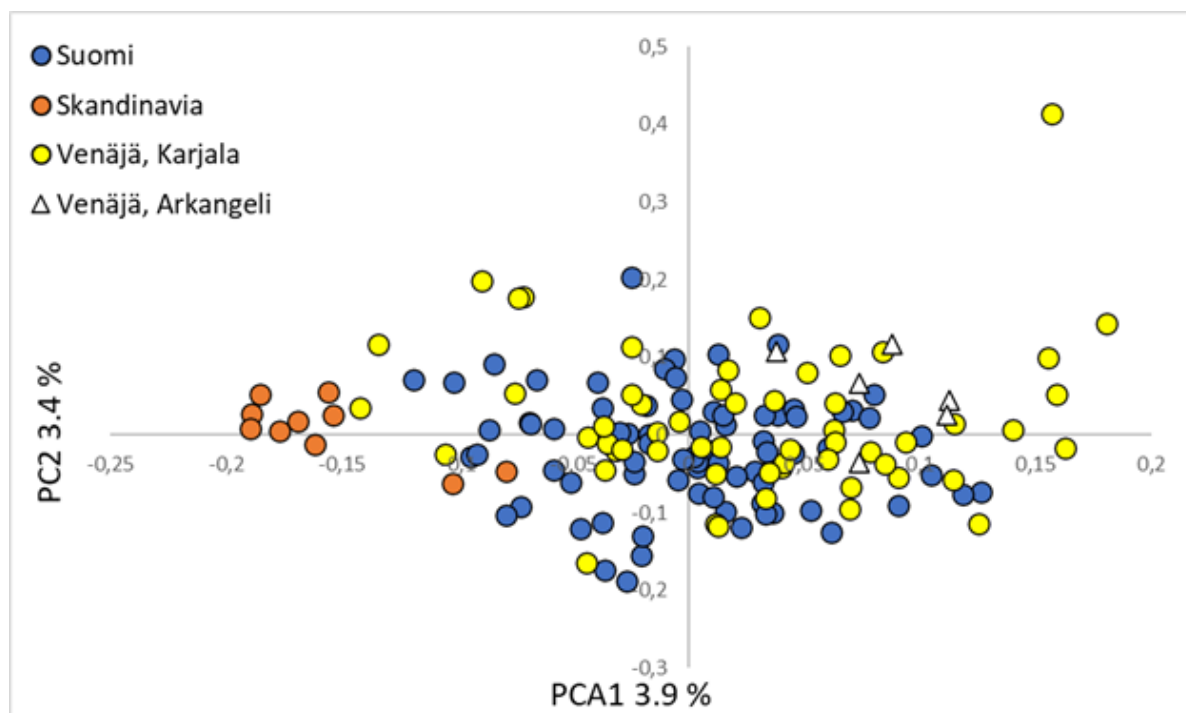


Kuva 15. Pääkomponenttianalyysi suomalaisille susille kannanseuranta-aineiston vuodelta 2019–2020. Yksilöt on jaettu kolmeen maantieteelliseen alueeseen näytteidenkeräyspaikkojen mukaisesti: Itä-Suomi (N=75), pohjalaismaakunnat (N=60) ja Lounais-Suomi (N=58). Lähde: Luonnonvarakeskus.

Koska monet geneettiset ohjelmat (kuten STRUCTURE) ovat herkkiä sille, että aineistossa on paljon toisilleen sukua olevia yksilöitä, useita sukupolvien ja sukusiitosta, aineistosta pyrittiin karsimaan näitä tekijöitä: 1) poistamalla kannanseuranta-aineistosta lähisukulaiset ja 2) ottamalla mukaan suomalaisista susista ainoastaan lisääntyvät sudet (alfasudet) yhdeltä vuodelta. Lähisukulaisten (vanhempi-jälkeläinen, täyssisarukset) karsiminen kannanseuranta-aineistosta osoitti, että suurin osa suomalaisista susista on lähisukulaisia keskenään. Kannanseuranta-aineiston 697 yksilöstä jäi lähisukulaisten karsimisen jälkeen jäljelle 77 yksilöä. Lisääntyvien susien sisällyttäminen ei välttämättä poista lähisukulaisia aineistossa, mutta ainakin se vähentää kokonaisten perheiden määrää ja sukupolvien päällekkäisyyttä. Alfasudet otettiin vuodelta 2018,

koska kyseiseltä vuodelta aineistosta löytyi genotyyppi mahdollisimman monesta alfasudesta (N=27).

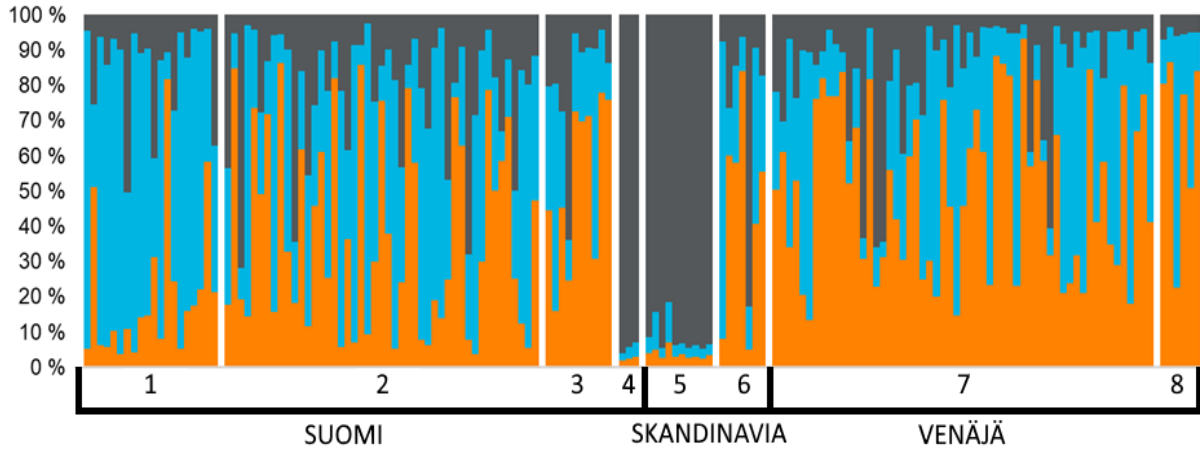
Pääkomponenttianalyysissä ei todettu selkeää maantieteellistä rakennetta Venäjän ja Suomen susipopulaatioiden välillä, kun analyysissä käytettiin lähisukulaisista karsittuja suomalaisia susia (N=77, kuva 16). Skandinaaviset sudet ryhmittivät hieman erilleen muista susista. Ero ei ole kuitenkaan kovin suuri, mikä voi selittyä sillä, että näytekoko Skandinavian susipopulaatiosta on pieni ja varhaisimmat näytteet ovat ajalta, jolloin Ruotsin susikanta elpyi paikallisesta sukupuutosta Suomesta/Venäjältä tulleiden immigranttien turvin (Åkesson ym. 2016). Suomalaisten ja venäläisten sudet ovat kuvassa päällekkäin, mikä viittaa susien geneettiseen samankaltaisuuteen.



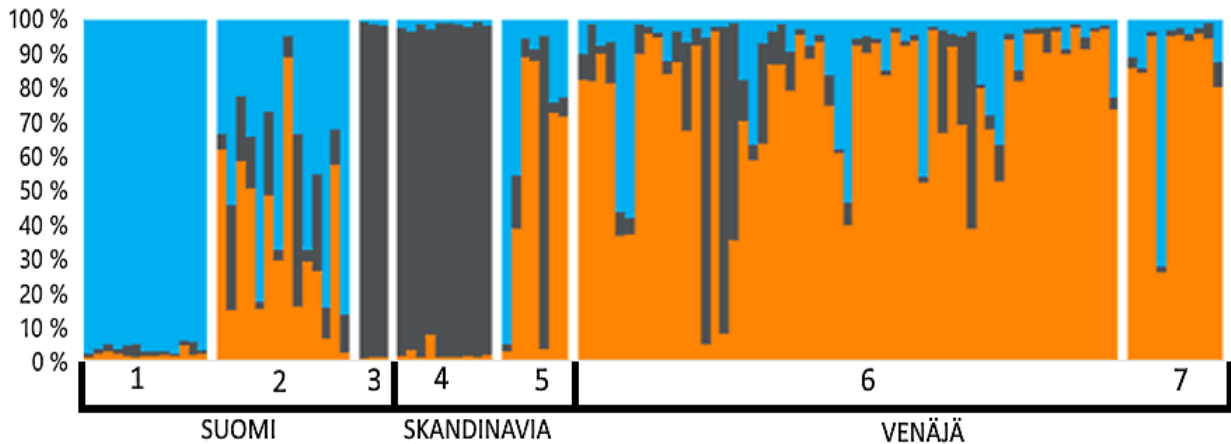
Kuva 16. Pääkomponenttianalyysi skandinaavisille (N=10), venäläisille (Karjala N=57, Arkangeli N=6) ja suomalaisille susille, joista on karsittu lähisukulaiset (N=77). Lähde: Luonnonvarakeskus ja Oulun yliopisto.

Kun lähisukulaisista karsitut sudet (N=77) tai pelkät alfasudet yhdeltä kannanseuranta-aineiston vuodelta (2018–2019, N=27) analysoitiin venäläisten ja ruotsalaisten susien kanssa STRUC-TURE-ohjelmalla, saatiin kummassakin tapauksessa todennäköisimmäksi populaatioiden määräksi kolme (K=3). Analyysissä eri maiden yksilöt voitiin geneettisesti erottaa omiksi populaatioikseen, vaikkakaan yksilöt eivät selkeästi kuulu tiettyyn populaatioon, vaan niissä on havaittavissa populaatioiden välistä sekoittumista (*engl. admixture*, kuvat 17 ja 18). Skandinaaviset sudet muodostavat selvimmin oman ryhmänsä ja siten sieltä Suomeen tulleiden immigranttien alkuperä on varsin helppo tunnistaa (tummanharmaat palkit kuvissa 17 ja 18). Suomen ja Venäjän susissa on nähtävissä enemmän sekoittumista, mutta Suomen susikannassa näkyy maantieteellistä vaihtelua: Länsi-Suomen sudet, erityisesti Lounais-Suomen lisääntyvät yksilöt, näyttävät muodostavan oman ryhmänsä (eniten sinistä, kuvat 17 ja 18), kun taas Itä-Suomen ja Lapin sudet ovat enemmän venäläisten susien kaltaisia (sinisen ohella oranssia). Onkin huomionarvoista, että osa lisääntyvistä yksilöistä (alfasusista) on perimältään kokonaan tai osittain venäläisten susien kaltaisia. Suomalaisten ja venäläisten susien samankaltaisuus on havaittu

myös koko perimän laajuiseen muunteluun perustuvassa tutkimuksessa (Smeds ym. 2020). Tämä osoittaa, että Suomen ja Venäjän susikannat ovat vahvasti yhteydessä toisiinsa.



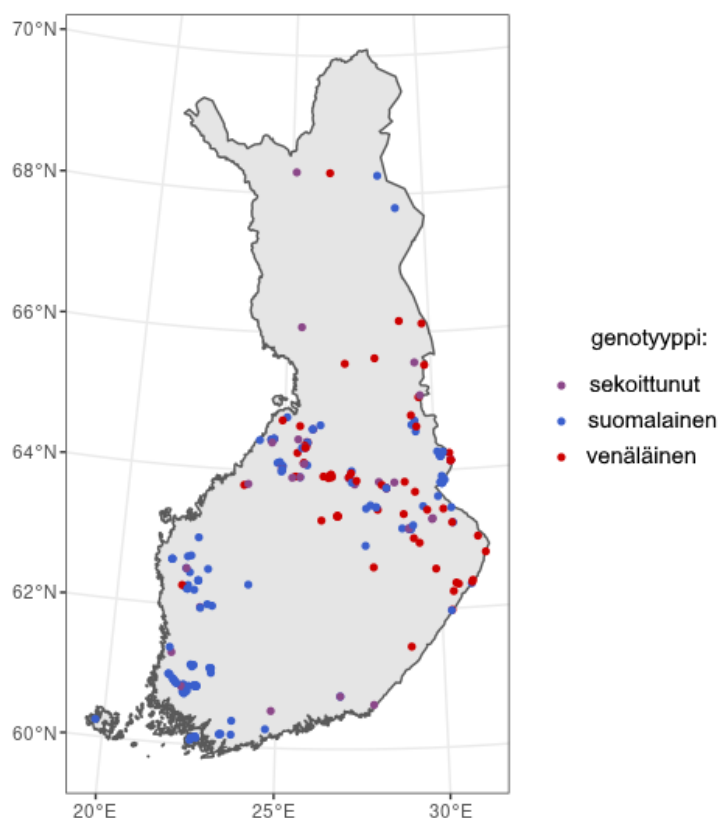
Kuva 17. Suomalaiset lähisukulaisista karsitut sudet (N=77) analysoituna STRUCTURE-ohjelmalla yhdessä ruotsalaisten ja venäläisten susien kanssa, jolloin todennäköisimmäksi populaatioiden määräksi tuli kolme. Kuvan kolme eri väriä kuvaavat sitä millä todennäköisyydellä (y-akseli) kukin yksilö (pystypalkit) kuuluu näihin kolmeen populaatioon. Lähisukulaisista karsitut suomalaiset sudet on jaettu maantieteellisesti kolmeen alueeseen: 1) Länsi-Suomi (N=20), 2) Itä-Suomi (N=47) ja 3) Lappi (N=10). Analyysissä on lisäksi 4) Suomessa kerätyt Skandinaaviasta tulleiksi immigranteiksi tunnistetut sudet (N=3), 5) Skandinavian susinäytteet (N=10), 6) Ruotsissa kerätyt Suomesta/Venäjältä tulleiksi immigranteiksi tunnistetut sudet (N=7) ja Venäjän 7) Karjalasta (N=57) ja 8) Arkangelista (N=6) kerätyt näytteet. Lähde: Luonnonvarakeskus ja Oulun yliopisto.



Kuva 18. Suomalaiset alfasudet vuodelta 2018 (N=27) analysoituna STRUCTURE-ohjelmalla yhdessä ruotsalaisten ja venäläisten susien kanssa, jolloin todennäköisimmäksi populaatioiden määräksi tuli kolme. Kuvan kolme eri väriä kuvaavat sitä millä todennäköisyydellä (y-akseli) kukin yksilö (pystypalkit) kuuluu näihin kolmeen populaatioon. 1) Lounais-Suomi (N=13), 2) Itä-Suomi (N=14), 3) Suomessa kerätyt Ruotsista tulleiksi immigranteiksi tunnistetut sudet (N=3), 4) Ruotsin susinäytteet (N=10), 5) Ruotsissa kerätyt Suomesta/Venäjältä tulleiksi immigranteiksi tunnistetut sudet (N=7), ja Venäjän 6) Karjalasta (N=57) ja 7) Arkangelista (N=6) kerätyt näytteet. Lähde: Luonnonvarakeskus ja Oulun yliopisto.

Vaikka Suomen ja Venäjän susikannat ovat vahvasti yhteydessä toisiinsa, ne eivät kuitenkaan ole yksi yhtenäinen populaatio. Tämä käy ilmi paitsi yllä olevista STRUCTURE-tuloksista myös RUBIAS-analyyseista, joissa arvioitiin kannanseuranta-aineiston yksilöiden (N=697) geneettistä todennäköisyyttä kuulua joko Suomen, Venäjän tai Skandinavian susikantaan. Analyysin tulosten perusteella kannanseuranta-aineiston susista ~50 % oli suomalaisiksi yksilöiksi geneettisesti tunnistettavia (ns. lounaissuomalaisia susia, katso alla), ~31 % oli venäläisiksi tunnistettavia, ~1 % skandinaavisiksi tunnistettavia ja loput ~19 % oli genotyypiltään sekoittuneita yksilöitä. Genotyypiltään suomalaisiksi yksilöiksi tunnistetut sudet löytyvät pääasiassa Lounais-Suomesta, kun taas geneettisesti venäläisiksi tunnistettuja yksilöitä tavataan itäisissä ja pohjoisissa osissa Suomea (kuva 19). Genotyypiltään venäläisiksi yksilöiksi tunnistettujen susien muuttovirta ei vaikuta ylettyvän Lounais-Suomeen saakka.

Skandinaaviksi yksilöiksi tunnistettiin yhteensä viisi sutta vuosien 2014–2020 välillä. Näitä viittä yksilöä yhdisti myös se, että niiden yksilökohtainen heterotsygotia-aste oli hyvin alhainen (keskimäärin 0,65 vrt. populaation keskimääräiseen arvo: ~1). Skandinaavinen susikanta ovat tunnetusti sukusiittoinen ja sukusiitoksen vaikutukset ilmenevät siellä suurempana pentujen talvi-kuolleisuutena (Liberg ym. 2005) ja luuston epämuodostumina (Räikkönen ym. 2006).



Kuva 19. Suomalaisiksi tai venäläisiksi susiksi genotyypin perusteella tunnistettujen yksilöiden sijainnit Suomessa. Yksilöt näytteidenkeräyskaudelta 2019–2020. Skandinaavisia susia ei havaittu ko. keräyskauden aineistossa. Lähde: Luonnonvarakeskus ja Oulun yliopisto.

Venäjältä Suomeen suuntautuvan susien tulomuuton tarkkaa määrää on vaikea arvioida geneettisen aineiston avulla, koska susikannat ovat niin vahvasti yhteydessä toisiinsa. Kun tulomuuttajien määriä Suomen ja Venäjän susipopulaatioiden välillä arvioitiin Genepop-ohjelmalla käyttäen aineistona kunakin näytteenottokautena (2014–2020) havaittuja uusia yksilöitä kannanseuranta-aineistosta, saatiin migraation määräksi 2,26 yksilöä per sukupolvi. Vuosilta 2007–2009 arvioitu tulomuuttajien määrä sukupolvessa oli samaa suuruusluokkaa, 1,2 yksilöä per sukupolvi (Jansson ym. 2012) ja sitä aikaisemmin tulomuuttajien määräksi arvioitiin 3,0 yksilöä per sukupolvi (Aspi ym. 2009). Kyseinen menetelmä kuitenkin tekee paljon oletuksia aineiston koostumuksesta; genotyypitetyn populaation tulisi esimerkiksi olla HW-tasapainossa. BayesAss-ohjelma ei tee oletusta HW-tasapainosta ja sen avulla myös migraation suunta maiden välillä saadaan selville. Tulosten mukaan n. 6–21 % vuosittaisesta Suomen susipopulaatiosta oli tulomuuttajia Venäjältä, mikä vastaa n. 10–23 yksilöä sukupolvessa (taulukko 5). Migraation määrä Suomesta Venäjälle oli 2–7 %, mikä vastaa 1–2 yksilöä sukupolvessa.

Taulukko 5. Suomen ja Venäjän susipopulaatioiden välillä liikkuvien yksilöiden osuutena populaation yksilöiden määrästä per sukupolvi BayesAss-ohjelmalla analysoituna. Hajonta on merkitty sulkuihin ja pyöristetyt yksilömäärät hakasulkuihin. Aineistona kannanseuranta-aineiston uudet yksilöt kultakin näytteidenkeräyskaudelta. Lähde: Luonnonvarakeskus ja Oulun yliopisto.

Näytekeräyskausi	Migraatiosuunta	
	Venäjä → Suomi	Suomi → Venäjä
2014–2015	0,181 (0,0167) [~18]	-
2015–2016	0,212 (0,015) [~23]	0,029 (0,0261) [~1]
2016–2017	0,131 (0,026) [~15]	0,076 (0,050) [~2]
2017–2018	0,149 (0,018) [~12]	0,018 (0,016) [~1]
2018–2019	0,064 (0,013) [~10]	-
2019–2020	0,172 (0,017) [~23]	-

3.3.3. Suomen susikannan efektiivinen populaatiokoko

Efektiivisen populaatiokoon (engl. *effective population size*, N_e) avulla arvioitiin Suomen susikannalle vähimmäiskoot, jotka säilyttäisivät kannan geneettisen elinvoimaisuuden lyhyellä ja pitkällä aikavälillä. Populaatiokoon arviointiin käytettiin sekä kannanseuranta-aineistoa että kokogenomiaineistoa. Laskettaessa efektiivisen populaatiokoon ja kannankoon suhdetta (N_e/N_c) verrattiin efektiivisen populaatiokoon estimaatteja aina edellisen vuoden (kannanseuranta-aineisto) tai edellisen sukupolven keskimääräiseen kannan kokoon (kokogenomidata), koska käytetty menetelmä arvioi aina kyseisen sukupolven vanhempien efektiivistä populaatiokokoa. Kannanseuranta-aineistoa käytettäessä sekä efektiivinen populaatiokoko (N_e) että efektiivisen populaation ja kannankoon suhde (N_e/N_c) vaihtelivat näytekeräyskausien välillä (taulukko 6). Ensin mainittu vaihteli välillä ~40–51 ja jälkimmäinen välillä 0,156–0,264. N_e/N_c -tulokset olivat

yhdenmukaisia alleelirikkaudessa havaitun ajallisen muutoksen kanssa (taulukko 4, kuva 12): suhdeluku kävi alhaalla heti seurantavuoden 2015–2016 jälkeen, jolloin viimeisin kannanhoidollinen metsästys toteutettiin. Suhdeluku (N_e/N_c) on jälleen kasvanut kahden viimeisen vuoden aikana, mikä viittaa suurempaan lisääntyvään populaatioon. Kannanseuranta-aineiston viimeisin estimaatti vuosille 2019–2020 vaihteli välillä 41,7–60,5, joita vastaavat suhdeluvut olivat 0,200–0,290.

Taulukko 6. Suomen susikannan efektiivinen populaatiokoko jokaiselle kannanseuranta-aineiston näytekeräyskaudelle 2014–2020. Efektiivinen populaatiokoko arvioitiin kolmella menetelmällä, joiden vaihteluväli ja keskiarvo esitetään taulukossa. N_c = kannankoko, N_e = efektiivinen populaatioko, N_e/N_c = efektiivisen populaatiokoon ja kannankoon suhdeluku laskettuna käyttäen N_e keskiarvoa. Lähde: Luonnonvarakeskus.

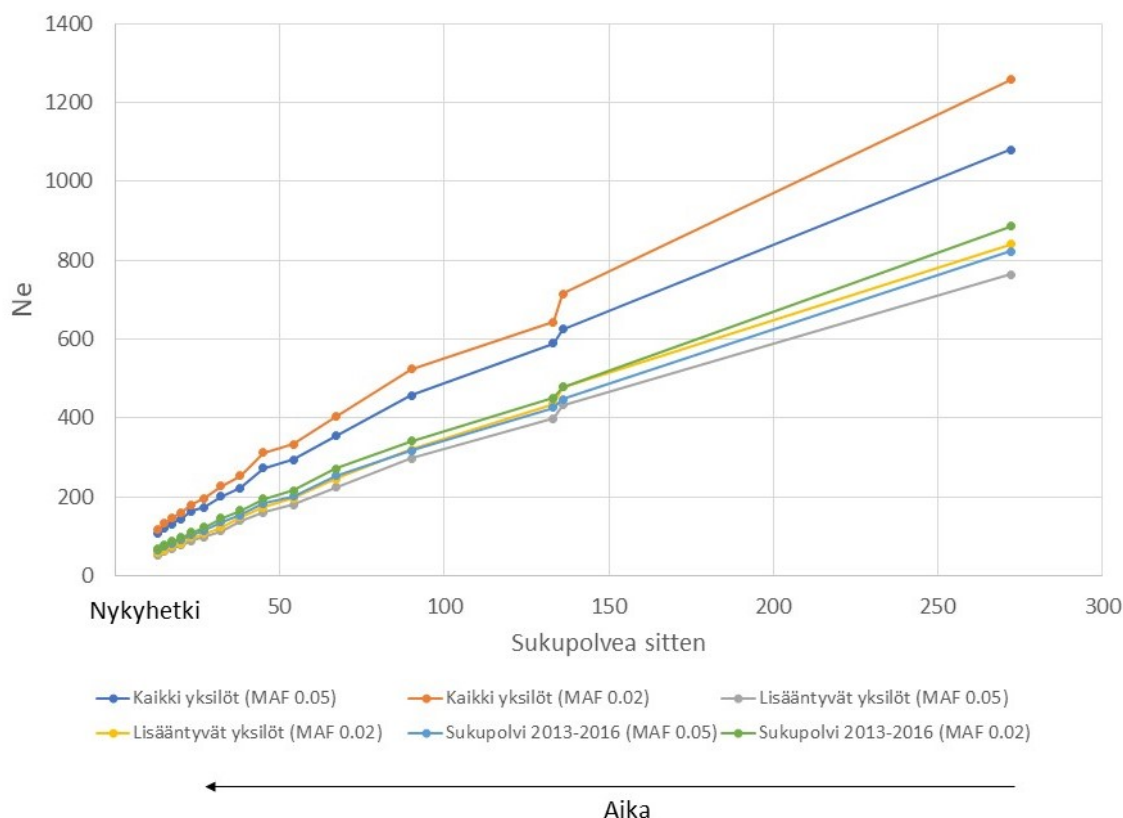
Keräyskausi	N_c edellinen kevät	N_e	N_e keskiarvo	N_e/N_c keskiarvo
2014–2015	147,5	36,9–41,0	39	0,264
2015–2016	232,5	46,2–52,2	48,63	0,209
2016–2017	292,5	42,0–52,2	45,5	0,156
2017–2018	223	34,9–45,4	39,77	0,178
2018–2019	202,5	37,6–52	44,47	0,220
2019–2020	215	41,7–60,5	50,93	0,237

Kokogenomiaineisto jaettiin kolmeen osaan efektiivisen populaatiokoon estimointia varten: koko aineisto ($N=95$), lisääntyvät yksilöt ($N=20$) ja kolmivuotiset aineistot, mitkä vastaavat pyöreästi sudelle arvioitua sukupolven pituutta 3,4 vuotta (Aspi ym. 2006). Koska aineistossa harvinaisena esiintyvät alleelit voivat johtaa vinoutuneisiin estimaatteihin, efektiivisen populaatiokoon estimoinnissa käytettiin kolmea eri kriteeriä näiden alleelien poistamiseksi (MAF, *minimum allele frequency*). Kokogenomiaineiston perusteella nykyisen susikannan efektiivisen populaatiokoon estimaatit vaihtelivat välillä 13,0–25,0 käytettäessä 20 lisääntyvän yksilön aineistoa, välillä 35,0–42,7 käytettäessä koko aineistoa ja välillä 26,9–32,1 käytettäessä vuosien 2013–2016 aineistoa. Jatkoanalyseissa käytetään vain aineiston tuoreinta sukupolvea (2013–2016), koska muiden kolmivuotisten sukupolvien estimaatit eivät ole luotettavia pienen otoskoon takia. Efektiivisen populaatiokoon ja kannankoon suhdeluku (N_e/N_c) sukupolvelle 2013–2016 oli 0,2, mikä vastaa hyvin kannanseuranta-aineiston perusteella estimoituja suhdelukujia (taulukko 6).

Suomen susikannan efektiivisen populaatiokoon historiallinen trendi oli laskeva riippumatta siitä, mitä kokogenomin aineistoa (koko aineisto, lisääntyvät yksilöt, sukupolvi 2013–2016 ja eri kriteerit harvinaisten alleelien poistamiseksi) käytettiin (taulukko 7 ja kuva 20). Lisääntyvien yksilöiden määrä on vähentynyt keskimäärin neljällä sudella per sukupolvi ja tätä muutosvauhtia soveltaen nykyhetken lisääntyvien yksilöiden määräksi voidaan arvioida 63,6.

Taulukko 7. Suomen susikannan historiallinen muutos efektiivisessä populaatiokoossa estimoituna noin 800 vuoden ja 300 susisukupolven takaa tähän päivään. Tulokset esitetty sekä koko aineistoon (95 sutta), lisääntyviin yksilöihin (20 sutta) ja sukupolven 2013–2016 perustuvien analyysien pohjalta. MAF=käytetty minimialleelifrekvenssi harvinaisten alleelien poistamiseksi. Lähde: Oulun yliopisto.

Vuosia sitten	Sukupolven sitten	Kaikki yksilöt (MAF 0,05)	Kaikki yksilöt (MAF 0,02)	Lisääntyvät yksilöt (MAF 0,05)	Lisääntyvät yksilöt (MAF 0,02)	2013–2016 (MAF 0,05)	2013–2016 (MAF 0,02)
39	13	107	119	54	58	65	69
45	15	120	133	62	67	76	80
51	17	132	146	69	74	82	87
60	20	144	160	77	83	92	97
69	23	164	181	89	97	104	111
81	27	174	197	99	107	115	123
96	32	201	227	114	124	137	146
114	38	223	254	139	150	155	166
135	45	274	312	161	174	183	195
162	54	295	334	181	196	201	217
201	67	354	404	224	245	254	271
270	90	458	524	297	321	318	342
399	133	590	644	398	437	427	451
408	136	625	715	433	478	447	478
816	272	1080	1258	764	841	823	886



Kuva 20. Suomen susikannan efektiivisen populaatiokoon historiallinen muutos estimoituna 300 susisukupolven takaa nykypäivään (ks. myös taulukko 7). MAF = käytetty minimialleelifrekvenssi harvinaisten alleelien poistamiseksi. Lähde: Oulun yliopisto.

Kokogenomiaineiston viimeisimmän sukupolven 2013–2016 Ne oli keskimäärin 28 yksilöä, joka antaa Ne/Nc-suhdeluvuksi 0,2. Kokogenomidatan pohjalta voidaan siis arvioida susikannan tämänhetkiseksi (2019–2020) efektiiviseksi kooksi 55,5 yksilöä, joka on keskiarvo estimaateista 47,4 (kun käytetään Ne/Nc 0,2 ja kannankoon arviota 237) ja 63,6 (ennuste historiallisen muutosvauhdin pohjalta). Kannanseuranta-aineistosta laskettu Ne:n keskiarvo 50,9 näytekeräyskaudelle 2019–2020 on samaa suuruusluokkaa ja sen pohjalta laskettuna Suomessa on ollut näinä vuosina 27,75 lisääntyvää paria, joka on hieman pienempi verrattuna aiempaan arvioon 46:sta (CI 43–49) revieristä (lauma- tai parireviiri, Heikkinen ym. 2020). Ero estimaateissa voi johtua siitä, että jokaisen parin ei odotetakaan lisääntyvän, jolloin näiden lukujen vertailu korostaa hyvin eroa potentiaalisesti lisääntyvien ja todellisuudessa lisääntyvien yksilöiden lukumäärissä. Toisin sanoen havaitulla geneettisen muuntelun määrällä tarvitaan ainakin 46 asuttua reviiriä, jotta saavutetaan 56 yksilön efektiivinen populaatiokoko.

Efektiiviselle populaatiokoolle on perinteisesti asetettu kaksi raja-arvoa geneettisen elinkyvyn turvaamiseksi. Jos halutaan välttää sukusiitosheikkoutta lyhyellä aikavälillä (noin 5 sukupolvea), tarvitaan $Ne > 50$, ja jos halutaan turvata evolutiivinen potentiaali muuttuvassa ympäristössä pitkällä aikavälillä, vaaditaan $Ne = 500–5\,000$ (Franklin 1980). Minimikoko $Ne = 50$ on myöhemmin osoitettu liian pieneksi ja uusin suositus raja-arvoksi on $Ne \gg 100$, jotta luonnonpopulaatio välttyisi sukusiitosheikkoudelta yli viiden sukupolven ajan (tällöin kelpoisuuden menetys jää alle 10 %:iin, Frankham ym. 2014). Kaikki raportissa esitetyt Ne-estimaatit jäävät näiden raja-arvojen alle, joten Suomen susipopulaatio on liian pieni säilyäkseen elinvoimaisena lyhyellä ja pitkällä aikavälillä. Jos käytetään yksistään yllä olevia raja-arvoja ja Ne/Nc-suhdelukua 0,2,

Suomen susipopulaation tulee olla 500 yksilön suuruinen, jotta saavutetaan $N_e = 100$ lyhyen aikavälin geneettisen elinkyvyn turvaamiseksi. Vastaava populaatiokoko evolutiivisen potentiaalisen turvaamiseksi ($N_e = 500$) on 2500. Nämä minimivaatimukset populaatiokoolle ovat kuitenkin alustavia ja lopulliset suositukset saadaan, kun geneettiset tekijät voidaan mallintaa yhdessä muiden muuttajien kanssa. Ehdotettu 2500 suden populaatio voisi esiintyä myös maantieteellisesti Suomea laajemmalla alueella, mutta tällöin tulee määrittää Suomeen tulevan geenivirran minimitaso, jolla susikantamme säilyy elinvoimaisena osana tällaista suurempaa populaatiota. Skandinavian susipopulaatiolle on suositeltu viitearvoa 340, niin kauan kuin se saa vähintään yhden immigrantin per sukupolvi suuremmasta (vähintään 1700 sutta, jotta $N_e = 500$ saavutetaan N_e/N_c -suhdeluvulla 0,3, Liberg ym. 2015) metapopulaatiosta.

Suomen ja Venäjän Karjalan sudet muodostavat geneettisesti suhteellisen hyvin sekoittuneen populaation, joten efektiivinen populaatiokoko tulisi arvioida alueiden susikannoille yhteisesti. Näin pyritään tekemään projektin seuraavassa vaiheessa. Suomen susikannassa on havaittu yksilöitä myös Skandinavian populaatiosta, joten valtioiden välinen yhteistyö on tärkeää tämän laajemman alueen susipopulaation geneettisen elinkyvyn turvaamisessa. Tämä nostetaan esille myös Skandinavian susipopulaation vastaavassa raportissa, sillä sen populaation elinkyky riippuu vielä voimakkaammin muualta tulevista yksilöistä (Liberg ym. 2015).

On kuitenkin olennaista muistaa, että kukin valtio on vastuussa rajojensa sisällä elävistä lajeista ja niiden populaatioiden suotuisasta suojelutasosta. Näin ollen Suomi ei voi nojata pelkästään yhteyteen Venäjän suurempaan susikantaan ja sieltä tulevaan tulomuuttoon, vaan susikannan Suomessa tulee säilyä suotuisalla suojelutasolla riippumatta naapurimaan susikannan heilaheluista. Vaikka Suomeen eittämättä saapuu susia rajan takaa, ei tulomuutolla ole merkitystä susikantamme geneettiselle elinvoimaisuudelle, mikäli immigrantit eivät pääse lisääntymään. Läheskään kaikki muuttajat eivät lisäänty, mikä tulee ilmi verrattaessa efektiivisen populaatiokoon estimaatteja, jotka on laskettu kokogenomiaineiston pohjalta pelkästään lisääntyville yksilöille ($N = 20$, $N_e = 13-25$) ja koko aineistolle ($N = 95$, $N_e = 35-43$). Jälkimmäinen saa suuremman arvon, mikä selittyy sillä, että kyseinen aineisto sisältää todennäköisesti sellaisia Venäjältä tulleita yksilöitä, jotka eivät päässeet lisääntymään Suomessa (kokogenomiaineisto pohjautuu kuolleitten susien kudoksenäytteisiin).

3.3.4. Yhteenvedo geneettisistä tuloksista

- Suomen susipopulaation geneettisen monimuotoisuuden taso on tällä hetkellä hyvä, mutta huolestuttavaa on monimuotoisuuden laskeva suuntaus 1990-luvun puolestavälistä tähän päivään. Myös viimeisten kuuden vuoden aikana on tapahtunut lasku, joka ajoittuu yhteen voimakkaamman metsästyspaineen kanssa.
- Suomen ja Venäjän susikantojen välillä on vahva yhteys ja Suomen susikannassa havaitaan geneettinen vaihtuminen idästä länteen tultaessa: geneettisesti venäläisten susien kaltaisten yksilöiden osuus vähenee länttä kohti.
- Lounais-Suomen sudet ovat sukusiittoisempia kuin Itä-Suomen sudet, ja alueen sudet ovat geneettisesti hieman eriytyneet Itä-Suomen ja Venäjän susikannasta.
- Suomen nykyinen susikanta ei ole riittävän suuri geneettisen monimuotoisuuden ylläpitämiseksi ja sukusiitoksen vaikutusten estämiseksi. Pienin geneettisesti elinvoimainen populaatiokoko voi olla tässä väliraportissa arvioitua 500 yksilöä pienempi, mikäli muuttovirtaa tulee Venäjältä tarpeeksi.
- Tällä hetkellä muuttovirta ei näytä riittävän korvaamaan geneettisen muuntelun menetyksiä, eikä myöskään ulottuvan Lounais-Suomeen asti. Maiden välinen yhteistyö on tärkeää muuttovirran takaamiseksi.

4. Huomioita demografisten viitearvojen käyttämisestä

4.1. Viitearvo-laskentamallin käyttäminen

Suden suotuisan suojelutason viitearvon määrittäminen ei ole mahdollista vain tieteellisiin kriteereihin perustuen. Seuraavassa on esitetty lyhyt tiivistys viitearvon määrittämisen edellyttämistä valinnoista, mikäli viitearvo perustuu demografisella populaation elinvoimaisuusanalyysillä arvioituun pienimpään elinvoimaiseen populaatioon.

1. Miten suden PEP määritellään? PEP:n määrittely edellyttää päätöstä seuraavista asioista:

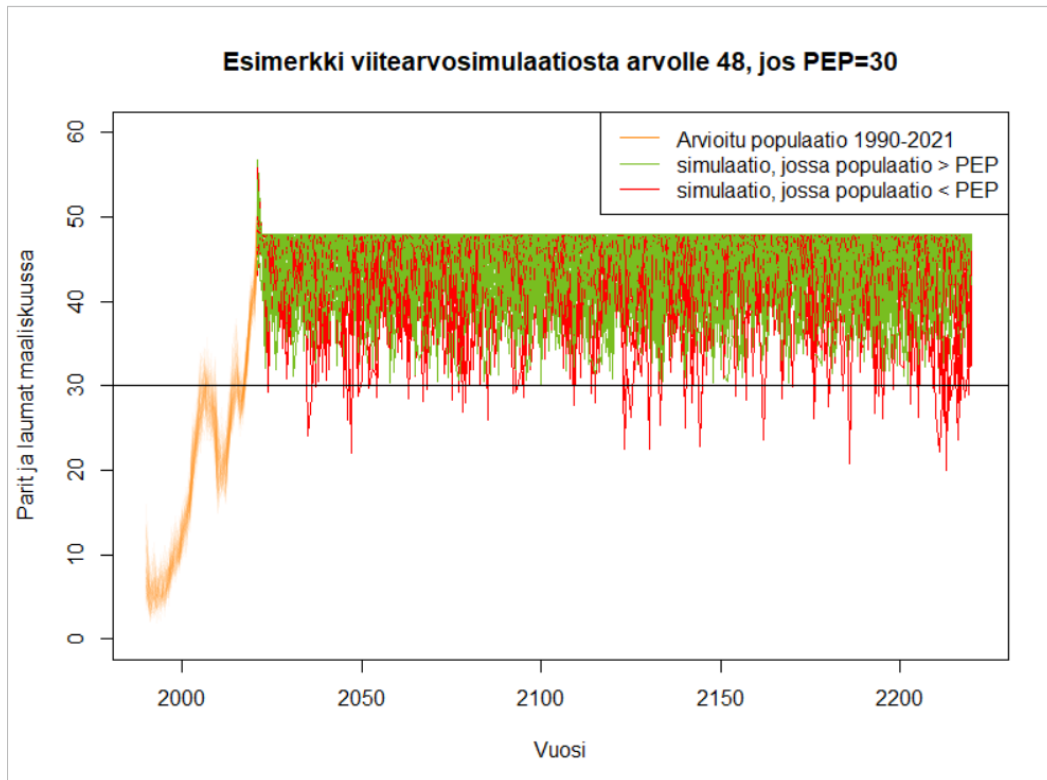
- *Mikä tarkastelujakso valitaan?*
Se voi olla esimerkiksi 100 tai 1000 vuotta tai 40 sukupolvea.
- *Miten suuri todennäköisyys populaation häviämiseksi valitun tarkastelujakson kuluessa hyväksytään?*
Se voi olla esimerkiksi 1 %, 5 % tai 10 %.
- *Minkä komponentin/komponenttien kautta populaatiota tarkastellaan?*
Tarkastelu voi perustua esimerkiksi perhelaumoihin tai reviireihin. PEP:ta laskettaessa populaation rajoittaminen kohdistuu samaan komponenttiin.
- *Miten populaation häviäminen määritellään?*
Se voidaan määritellä perustuen esimerkiksi ajanjaksoon (esim. vuosia), jonka aikana populaatioon ei synny uusia pentueita.
- *Millaisia oletuksia tehdään Venäjän populaation kehityksestä?*
PEP voidaan määritellä olettamalla Venäjälle menevien ja sieltä saapuvien vaeltajien määrän esimerkiksi pysyvän suurin piirtein samalla tasolla kuin se viime aikoina on ollut tai PEP voidaan määrittää olettamalla, että tulomuutto Venäjältä loppuu.

2. Millainen yhteys viitearvolla on PEP-tasoon? Viitearvon ja PEP-tason välinen yhteys voidaan määritellä useilla eri tavoilla. Viitearvo voidaan määritellä esimerkiksi kaksinkertaiseksi PEP-tasoon nähden (Liberg ym. 2015). Luke kehitti tätä hanketta varten uuden lähestymistavan, joka perustuu päätöksentekijän riskiasenteeseen. Tällöin päätöksentekijä valitsee, miten suuren riskin hän on valmis hyväksymään sille, että populaatio käy alle valitun PEP-tason tietyn ajanjakson aikana. Tätä riskitasoa vastaava populaatiokokoo on sitten suotuisan suojelutason viitearvo. Erilaiset riskiasenteet johtavat erilaisiin viitearvoihin.

4.2. Viitearvo kannanhoidon mitoittamisessa

Viitearvo on teoreettinen konsepti, joka ei sisällä yhteiskunnallista valintaa siitä, kuinka suurella todennäköisyydellä tämän arvon pitäisi vuosittain ylittyä tai millaisella kannanhoidostrategialla populaatio pysyy viitearvon yläpuolella halutulla todennäköisyydellä.

Pienimmän elinvoimaisen populaation ja riskiperusteisen viitearvon määrittäminen perustuvat teoreettiseen ajatukseen, että populaation koko olisi mahdollista rajoittaa tarkasti siten, että se ei ylitä tiettyä tasoa. Mikäli näin voitaisiin todellisuudessa toimia, populaatio voisi satunnaisvaihtelun vuoksi jäädä useinkin tason alapuolelle (kuva 21). Riskiperusteisen viitearvon määrittäminen perustuu todennäköisyyteen, että populaatio tippuisi niin alas, että se alittaisi pienimmän elinvoimaisen populaation. Populaatiokoko vaihtelisi siis suuren osan ajasta pienimmän elinvoimaisen populaation ja suotuisan suojelutason viitearvon välissä. Heti populaation ylittäessä viitearvon, se palautettaisiin viitearvon tasolle (kuva 21).



Kuva 21. Kuvitteellinen esimerkki viitearvon simuloinnista, kun PEP on 30 ja sen perusteella määritetty viitearvo 48. Osassa simulaatiosta populaatio päättyy vähintään kerran pienemmäksi kuin PEP (punaiset populaatiotrajektorit), osassa simulaatioista populaatio pysyy koko laskentajakson PEP:n yläpuolella (vihreät populaatiotrajektorit). Lähde: Luonnonvarakeskus.

Mikäli tavoitellaan tilannetta, jossa populaatio olisi myös metsästyksen jälkeen useimmiten viitearvoa suurempi, harvennusstrategian täytyy poiketa edellä kuvatusta teoreettisesta tilanteesta, jolla riskiperusteinen viitearvo on tällä hetkellä määritelty. Jos tavoite on ylläpitää viitearvoa suurempaa populaatiota, kaikkia viitearvon ylittäviä revierejä/laumoja ei voi poistaa. Erilaisia strategioita on mahdollista vertailla samantapaisilla simulaatiotyökaluilla, joilla viitearvokin määritellään.

5. Viitearvon määrittelyn edelleen kehittäminen

Viitearvon määrittäminen tapahtuu kaksivuotisessa projektissa, ja väliraportissa kuvataan projektin alustavia tuloksia ja työn nykyistä tilannetta. Tähän mennessä on tunnistettu tiettyjä keskeisiä kehityskohteita, joita pyritään huomioimaan projektin seuraavissa vaiheissa.

Demografisen mallinnuksen osalta on tunnistettu seuraavia mahdollisia kehitystarpeita:

- Populaatiomalli ei ole spatiaalinen eli populaatiodynamiikka ei huomioi eikä se ilmennä alueellisia tekijöitä. Spatiaalisuus voidaan ottaa mallinnuksessa mukaan yksilöperusteisella mallilla.
- Populaatiomallissa ei toistaiseksi huomioida lajien välisiä vuorovaikutuksia, eli malliin ei ole sisällytetty peto-saalisdynamiikkaa eikä suden ja muiden petojen välisiä vuorovaikutuksia. Erityisesti saaliseläintiheyden merkitys suden lisääntymismenestykselle on asia, joka on hyvä pyrkiä sisällyttämään malliin.
- Malli ei tällä hetkellä huomioi populaation tiheysriippuvuutta populaation lähestyessä elinympäristön kantokykyä, ja tiheysriippuvuuden mallintaminen myös pienemmissä populaatiokoissa kaipaa lisää realismia, sillä todennäköisyys, jolla vaeltava susi löytää parin ei huomioi maiseman rakennetta ja reviirien etäisyyttä toisistaan.
- Tällä hetkellä malli mahdollistaa populaatiokoon tarkastelun joko perhelaumojen tai reviirien (parit ja perhelaumat) lukumäärään perustuen. Populaatiokoon tarkastelu myös yksilömäärään perustuen pyritään jatkossa toteuttamaan.
- Suotuisan suojelutason viitearvon määrittämisessä tulee ottaa huomioon niin demografiset kuin geneettiset tekijät, minkä takia nämä tekijät pyritään jatkossa yhdistämään samaan mallinnuskehikkoon. Yksi mahdollisuus tähän on siirtyä käyttämään yksilöperusteista mallinnusta, joka mahdollistaa yksilökohtaisen geneettisen tiedon huomioimisen mallintamisessa.

Genetiikkatyöhön liittyen on tunnistettu seuraavia kehitystarpeita:

- Suomen ja Venäjän susikantojen geneettisestä samankaltaisuudesta johtuen tulomuu-ton (immigraation) määrää Venäjältä ei pystytty arvioimaan mikrosatelliittiaineiston perusteella. Hankkeen toisessa vaiheessa pyritään tuottamaan tarkempia immigraatio-estimaatteja käyttämällä aineistona myös kokogenomi- ja SNP-aineistoa, sekä tekemällä sukulaisuusperusteisia-analyysyjä.
- Maiden välisen yksilöiden vaihtuvuuden tämänhetkisen tilan tarkempaan arviointiin tarvittaisiin kattavammat ja tuoreemmat näytteet naapurimaiden susikannoista.
- Suomen ja Venäjän susikantojen välillä todettiin yhteys, mutta yhteyden vahvuutta ja vaikutusta pienimpään geneettisesti elinvoimaiseen populaatioon ei pystytty arvioimaan immigraatio-estimaattien ja Venäjän Karjalan efektiivisen populaatiokokoarvion puuttuessa. Nämä pyritään arvioimaan hankkeen toisessa vaiheessa.

6. Aineistot ja menetelmät

6.1. Demografia ja populaatiomallinnus

6.1.1. Aineistot

Suotuisan suojelutason alustavien demografisten viitearvojen määrittely pohjautuu työn tässä vaiheessa populaatiomalleihin, joissa käytetään kannan elinvoimaisuuden näkökulmasta tärkeitä tunnuslukuja. Näitä ovat esimerkiksi populaation runsauskehitys, kantaa vahvistamaan syntyvien uusien yksilöiden määrä sekä susien kuolleisuus. Kuva rakentuu osioista, joita ovat mm. susikannan ikäjakauma, naaraiden ikä ensimmäisen pentueen syntyessä, pentuekoko ja pentujen säilyminen keväästä alkutalveen. Tunnuslukujen arvot perustuvat pääasiassa Suomessa toteutetun kannanseurannan ja tutkimuksen tuloksina kertyneeseen tietoon. Kaikilta osin Suomen susikannasta kertynyt aineisto ei ole populaatiomalleihin riittävän kattavaa, minkä takia tietoaineistoa on kerätty myös muista, etenkin Suomen lähialueilla olevia susikantoja koskevista tutkimuksista.

Tämän työn populaatiomallinnuksessa käytettiin kannanseurannan tuottamia arvioita kokonaan Suomen puolella olleiden susilaumojen vuosittaisesta määrästä marras-joulukuussa (1996–2016) ja maaliskuussa (2017–2021). Susilaumojen määrä maaliskuussa 1996–2016 ja marras-joulukuussa 2016–2021 on arvioitu asiantuntija-arviona edellä kuvattua populaatiomallia varten. Parien määrää on arvioitu yhtenä kannanseurannan tunnuslukuna vuodesta 2008 lähtien. Myös parimääräarvion suhteen maaliskuun parimäärä vuosille 2008–2016 ja marras-kuun parimäärä vuosille 2016–2021 on arvioitu takautuvasti. Arviot näkyvät populaatiomallin tuloksia esittävässä kuvassa 1.

Populaatiomallissa on käytetty myös riistakolmiolaskentojen tuloksia, joiden avulla on voitu hahmottaa susikannan kehitystä 1990-luvun alusta lukien. Sellaisten kolmioiden osuus, joilla sudenjalkea tavattiin, kasvoi koko 1990-luvun ja on seurannut muihin aineistoihin pohjautuvia kanta-arvion trendejä vielä 2010-luvulle asti (ks. myös Kojola ym. 2014).

Susikannan pentutuotosta on parhaiten saatavissa tietoa vuosilta 2016–2021, jolloin kartoitettiin kolmeen aineistoon (havainnot, DNA, pantasusien paikannukset) perustuen reviirien rajat (Kojola ym. 2018). Aiemmin reviirien rajat olivat tiedossa vain pantasusilta. Talvesta 2016/2017 lähtien reviirikohtaisista havainnoista ja DNA-analyysin tunnistettujen eri yksilöiden lukumäärästä reviireillä on ollut saatavissa myös arviopohjaa pentujen lukumäärästä kahta eri ajankohtaa koskien. Vuosina 1996–2015 tehdyt arviot laumojen yksilömäärästä koskivat sen sijaan vain yhtä vuodenaikaa, tavallisimmin loppuvuoden tilannetta. Tämän takia arviot aikaisempien vuosien pentutuotosta pohjautuvat arvioihin vuosien 2016–2021 pentueiden keskimääräisestä koosta. Ennen vuodenvaihdetta kertyneen aineiston katsotaan vastaavan marras-joulukuun ja vuodenvaihteen jälkeen kertyneen aineiston maaliskuun tilannetta. Mallinnuksessa käytetään myös aineistoa pantasusien tuottamien pentueiden koosta ja selviytymisestä keväästä seuraavaan talveen.

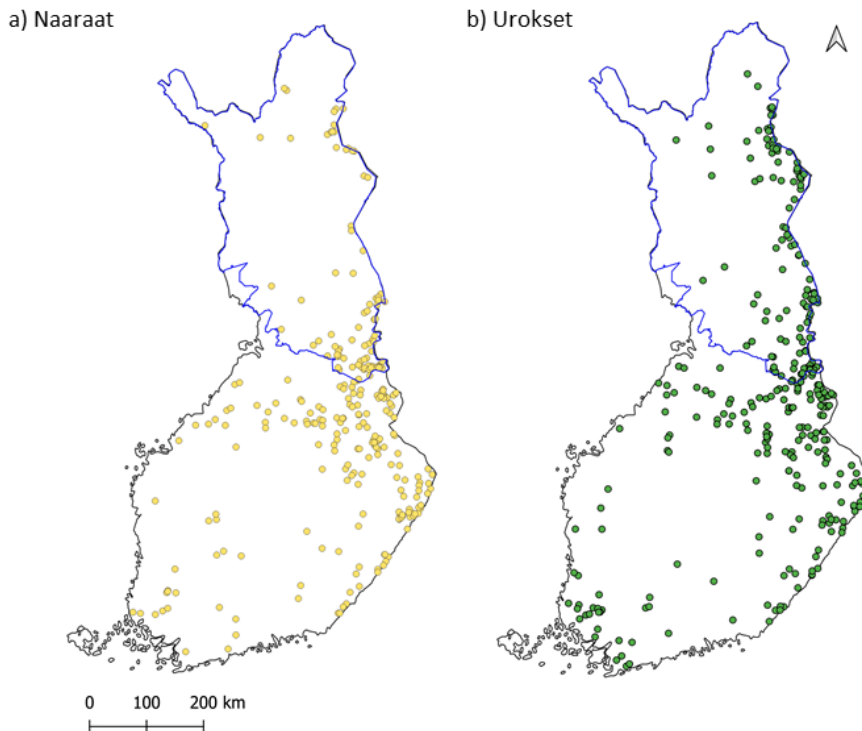
Susien runsauskehitys itäisen valtakunnanrajan takana heijastunee Suomeen saapuvan tulo-
muuton määrään. Mallinnuksessa otetaan huomioon myös susikannan runsauskehitys Venäjän Karjalassa, mistä on saatu susien määrää kuvaava jälki-indeksi vuosilta 1965–2020 (kuva 27).

Metsästetyt ja vahinkoperusteisilla luvilla ammutut sudet lähetetään tutkittaviksi Luken riistan-
tutkimuslaboratorioon, ja kuolleena löydetty, sekä poliisin päätöksellä lopetetut sudet

Ruokavirastoon. Susien ruhot avataan näytteiden ottoa ja mittauksia varten. Esimerkiksi eläimen mitat, lisääntymistila, yleiskunto ja mahdollisten sairaudet, loiset ja fyysiset poikkeamat tutkitaan. Susien ikä määritetään hammasleikkeestä yhdysvaltalaisessa, asiaan erikoistuneessa laboratoriossa.

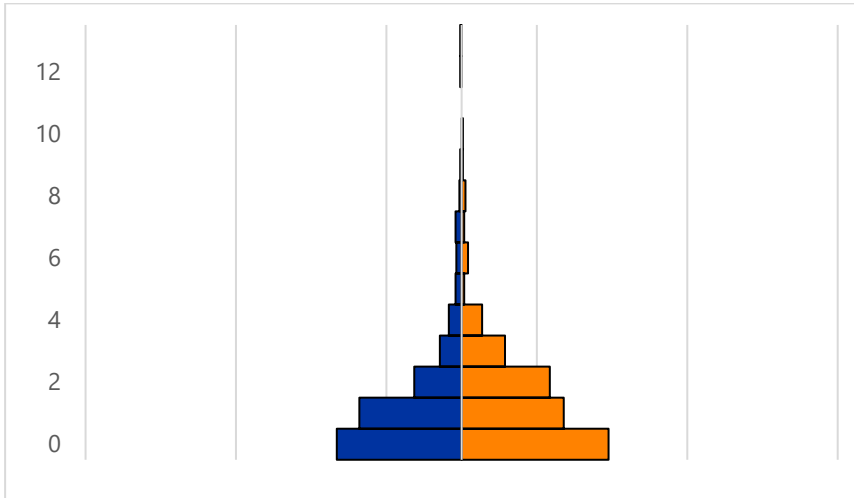
Kuolleisuus

Aineistossamme on tiedot 669 sudesta vuosilta 1996–2020 (kuva 22), joista 589 (88 %) oli ikämääritetty. Niistä susista, joiden ikää ei ollut määritetty, 30 oli naaraita ja 50 uroksia. Syntyvien susien sukupuolijakauma on yleensä tasainen, mutta saattaa vaihdella esimerkiksi populaatiotiheydestä johtuen (Mech 1975, Sidorovich ym. 2007). Suomen susipopulaatiossa tunnettu kuolleisuus on urosvoittoista (naaraat: 43,5 %, urokset: 56,5 %, kuva 23a). Suurin osa aineiston susista on alle vuoden ikäisiä pentuja (36,2 %) ja yksivuotiaita (27,2 %). Pentujen ja yksivuotiaiden kuolleisuus on melko tasaista molemmilla sukupuolilla. Kaksivuotiailla urosten osuus kasvaa (naaraat: 6,3 %, urokset: 11,7 % tunnetusta kokonaiskuolleisuudesta). Yli viisivuotiaita susia on näyteaineistossamme hyvin vähän, ja näistä suurin osa on naaraita. Vanhin aineistossamme oleva naaras on 13-vuotias ja vanhin uros on 10-vuotias. Poronhoitoalueella tunnettu kuolleisuus on selvästi urosvoittoista (kuva 23b) verrattuna muuhun maahan (kuva 23 c).

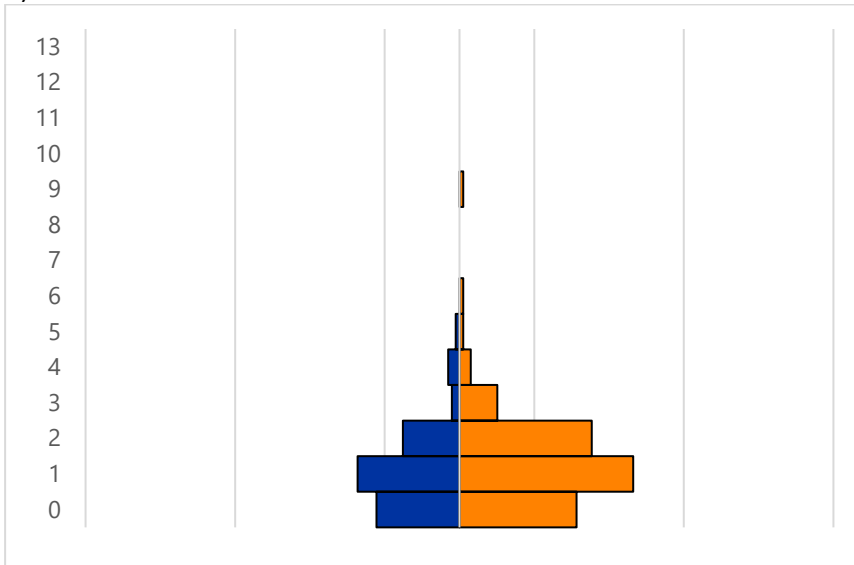


Kuva 22. Kuolleisuustietojen aineistona käytettyjen ikämääritettyjen susien löytö- tai kuolinpaikat a) naaraat, b) urokset, N = 589. Lähde: Luonnonvarakeskus ja Suomen riistakeskus.

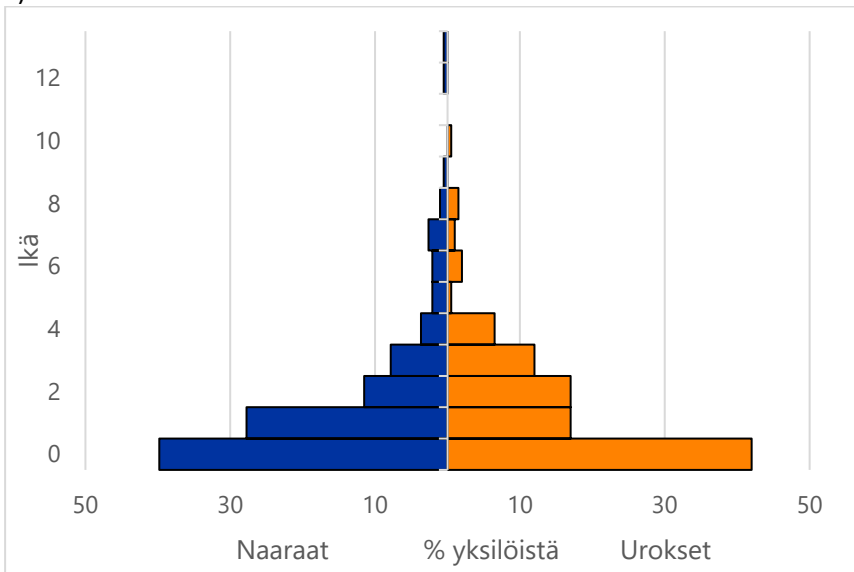
a)



b)

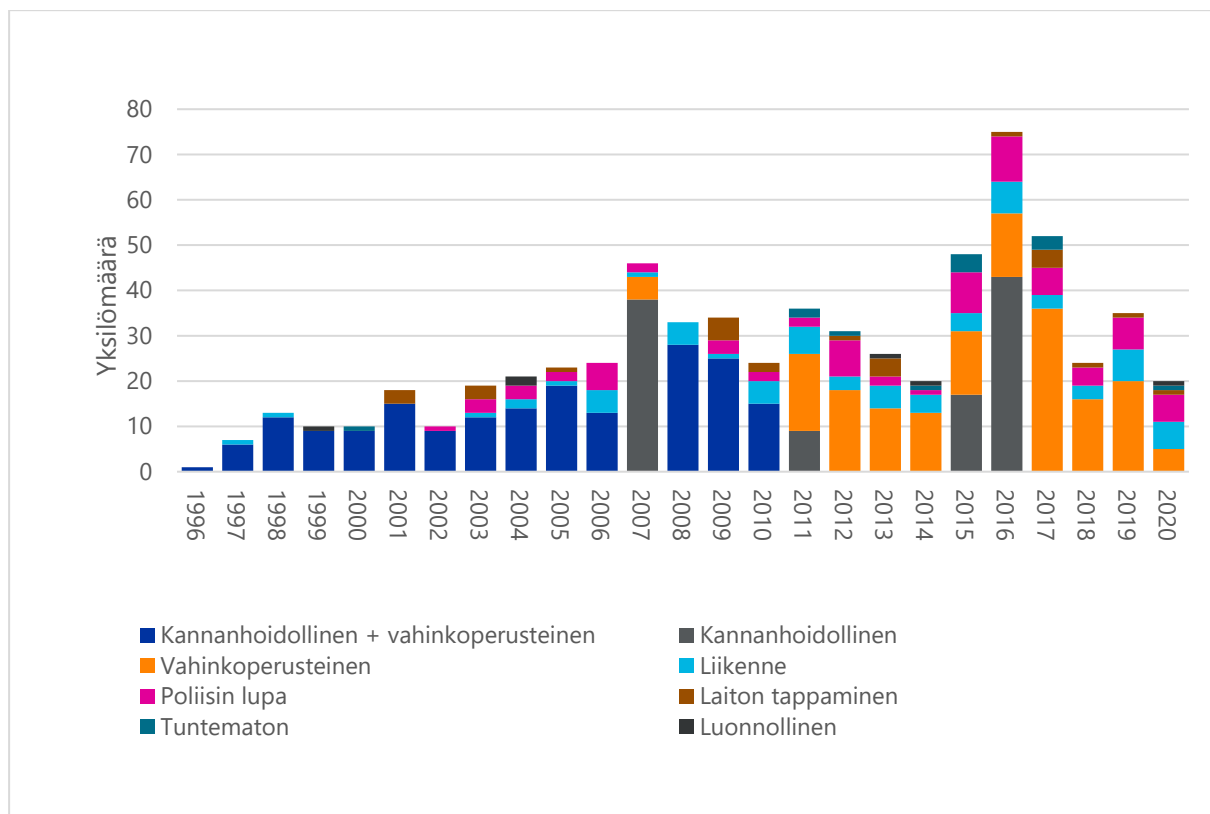


c)

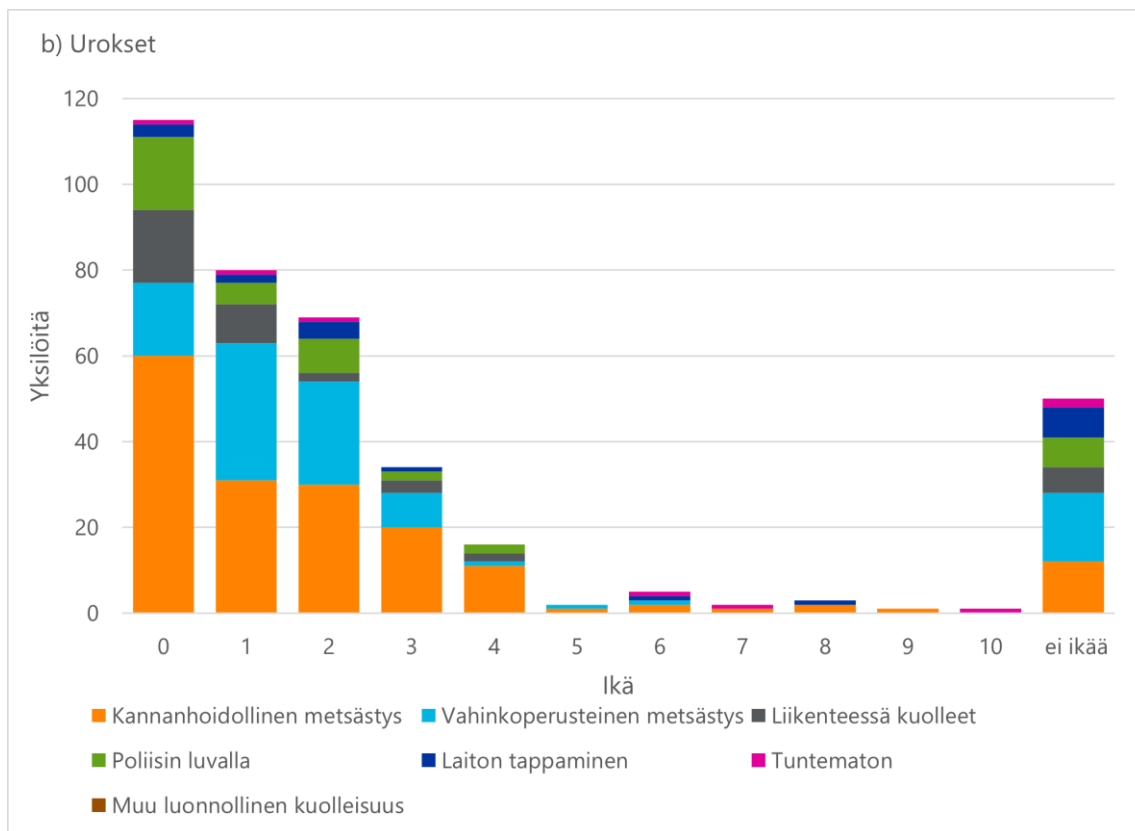
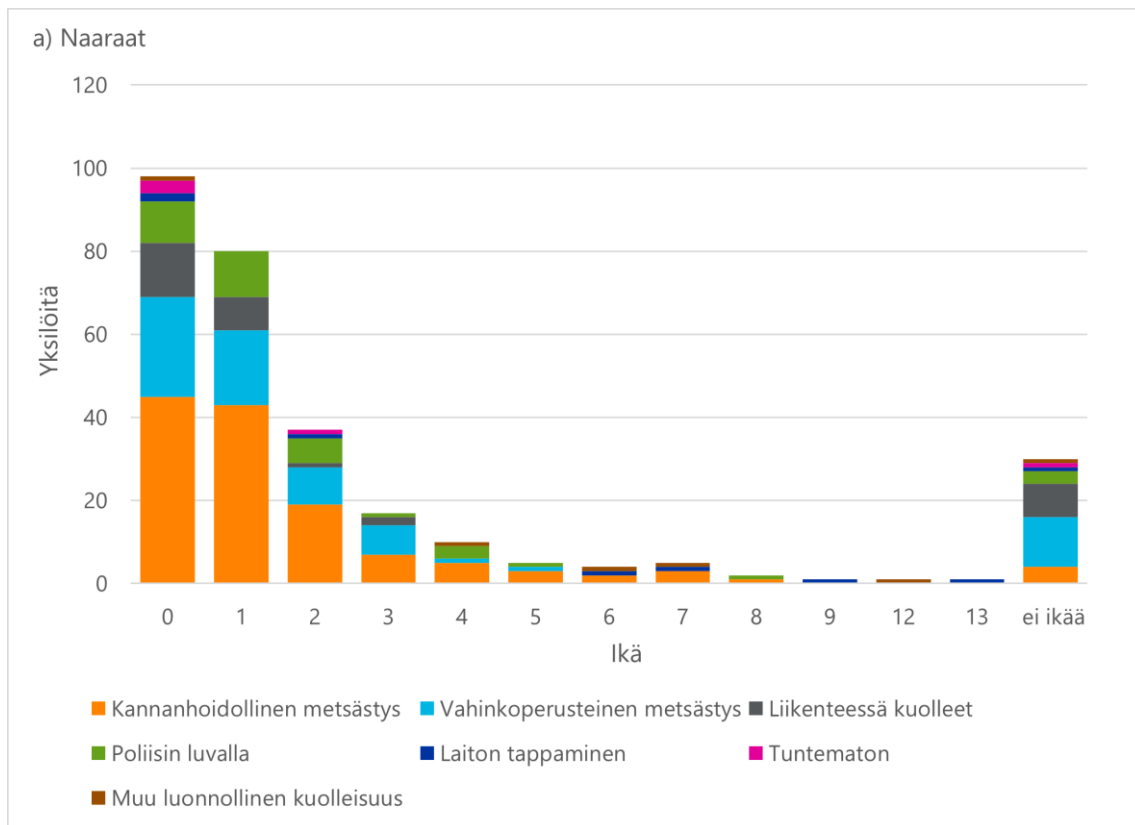


Kuva 23. Kuolleiden susien ikä- ja sukupuolijakauma a) koko aineistossa b) pronhoitoalueella c) pronhoitoalueen ulkopuolella vuosilta 1996–2019. Lähde: Luonnonvarakeskus.

Jaoimme tunnetun kuolleisuuden todetun kuolinsyyn mukaisesti kannanhoidolliseen metsästykseseen, vahinkoperusteiseen metsästykseseen, poliisin määräyksellä poistoon, laittomaan tappamiseen, liikennekuolemiin, luonnollisiin kuolemiin ja tuntemattomiin kuolinsyihin (kuva 24). Vahinkoperusteista metsästystä ei voitu erottaa kannanhoidollisesta metsästyksestä kuin vuonna 2007 sekä vuodesta 2011 eteenpäin erilaisen kirjaustavan vuoksi. Muina vuosina vahinkoperusteinen metsästys oli kirjattu samoin kuin kannanhoidollinen metsästys (kuva 24). Kannanhoidollinen ja vahinkoperusteinen metsästys yhdessä olivat tärkeimmät kuolinsyyt 0–3-vuotiaille susille, näiden kahden tavan suhteellisen osuuden vaihdellessa hieman sukupuolen mukaan (kuva 25).



Kuva 24. Tunnetut kuolinsyyt Suomen susikannassa vuosina 1996–2020. N = 589 yksilöä. Vahinkoperusteinen metsästys voitiin erottaa kannanhoidollisesta metsästyksestä vain vuosina 2007 ja 2011–2020. Lähde: Luonnonvarakeskus ja Suomen riistakeskus.



Kuva 25. Tunnettu kuolleisuus jaoteltuna iän ja kuolinsyyn mukaan Suomen susipopulaatiossa a) naarailla (N = 291) ja b) uroksilla (N = 378). Vahinkoperusteinen metsästys voitiin erottaa kannanhoidollisesta metsästyksestä vain vuosina 2007 ja 2011–2020. ei ikää = ikää ei ole määritetty. Aineisto: Luonnonvarakeskus.

Susia, jotka olivat kuolleet laittoman tappamisen takia, luonnollisesti tai tuntemattomasta syystä, on aineistossamme vähän. Määrä peilaa sitä, kuinka harvoin kuolleita susia löytyy luonnosta, ei mainittujen syiden takia kuolleita populaatiossa.

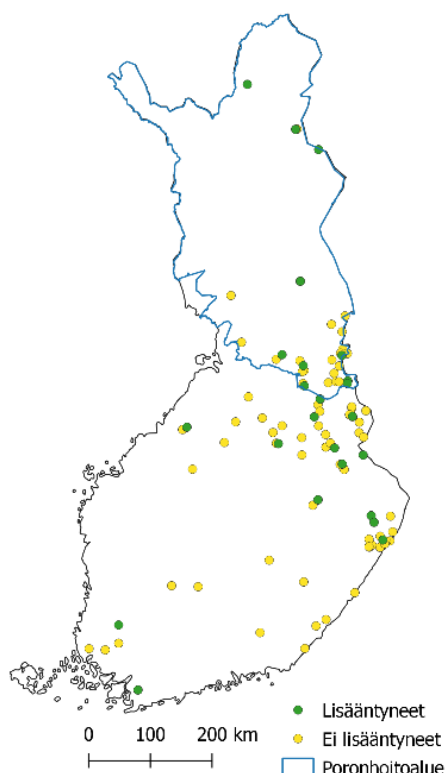
Lisääntyminen

Naarassudet tulevat ensimmäistä kertaa kiimaan vajaan kahden vuoden iässä (22 kk) (Parker & Luttich 1985, Mech ym. 2016). Myöskään urokset eivät lisäännä ennen kahden vuoden ikää. Kaksivuotiaina lisääntyvien osuus voi riippua saaliseläinten runsaudesta tai susikannan tiheyteen liittyvästä, sisäisestä säätelystä (Mech ym. 2016). Nuorten susien on löydettävä pari ja oma reviirialue lisääntyäkseen, mikä voi viivästyttää lisääntymisen aloitusta. Urosten lisääntymisstatus on mahdotonta määrittää metsästysnäytteistä jollei kyse ole ennestään tunnetuista yksilöistä, joten aineistomme koostuu lisääntyvien naaraiden osuudesta eri ikäluokissa.

Aineistomme koostui 131 ikämääritetystä susinaaraasta, jotka olivat kuolleet vuosina 2003–2021 (kuva 26). Naaraiden kohduista etsittiin lisääntymistä osoittavia arpia. Tutkimistamme susista 25:llä (21,9 %) oli kohdunarpia ja ne olivat siten lisääntyneet edellisellä lisääntymiskaudella, 89 yksilöllä arpia ei ollut (78,1 %) (taulukko 8). Suurin osa naaraista oli pentuja ja yksivuotiaita, mikä selittää lisääntyneiden susien pienen osuuden aineistossamme. Kohdunarpia löytyi 35 %:lla kaksivuotiaista susista.

Taulukko 8. Naarassuden ikä, kokonaislukumäärä, sekä lisääntyneiden naaraiden määrät ikäluokittain käytössä olleessa aineistossa. N= 131. Aineisto: Luonnonvarakeskus.

Ikä	Yksilöitä kpl	Lisääntyneitä	%
0	46	0	0
1	26	0	0
2	23	8	35
3	8	6	75
4	5	5	100
6	5	5	100
8	1	1	100



Kuva 26. Analyseissa käytettyjen lisääntyneiden susinaaraiden löytö- tai kuolinpaikat vuosilta 2003–2020. Lähde: Luonnonvarakeskus ja Suomen riistakeskus.

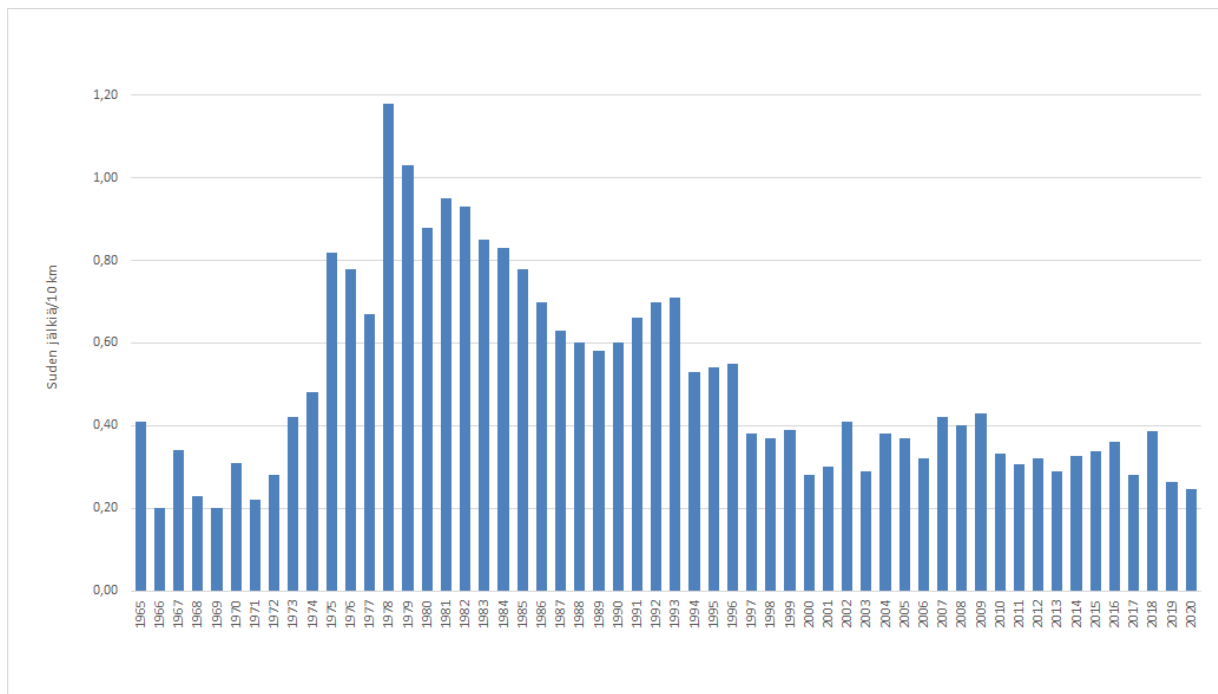
Riistakolmiot, joissa havaittiin susia

Riistakolmiot ovat pysyviä metsäriistan runsauden seurantaan varten perustettuja laskentareittejä. Riistakolmio on tasasivuinen kolmio, jonka sivu on 4 km, ja siten laskentareitin kokonaispituus on 12 km. Kolmiot säilyvät vuodesta toiseen samoina (Linden ym. 1996, <http://riistakolmiot.fi>). Riistakolmioiden talvilaskenta toteutetaan kevättalvella, jolloin lasketaan riistanisäkkäiden jäljet. Laskenta perustuu kolmion sivujen ylittävien jälkien määrään. Riistakolmioita on yhteensä noin tuhat. Talvilaskentojen tulosten pohjalta voidaan hahmottaa susikannan kehitystrendi 1990-luvun alkupuolella. Populaatiomallissa käytettävä tunnusluku ilmaisee osuuden sellaisille talvella lasketuille kolmioille, joilla on havaittu suden ylitysjäljet.

Venäjän Karjalan susi-indeksi

Suomeen noin 720 km:n matkalla rajoittuvan Venäjän Karjalan (pinta-ala 172 400 km²) susikannassa tapahtuvat muutokset heijastunevat susien poismuuttoon alueelta, minkä takia on oletettavaa, että Suomeen vaeltavien susien määrällä on yhteys Venäjän Karjalan susikannan runsauteen. Talvella liikkuvien riistanisäkkäiden kannanseuranta Venäjällä perustuu ylitysjälkien määrään metsästäjien läpikäymillä laskentareiteillä (Bragina ym. 2015). Jälki-indeksit ovat olleet vallitseva kannanseurantajärjestelmä vuodesta 1965 lähtien. Niiden perusteella on arvoitu eri lajien populaatiokokoja nk. Formosovin kaavalla, joka ottaa huomioon kunkin lajin kulkeman vuorokautisen reitin keskimääräisen pituuden. Suomen susikannan populaatiomalli ottaa huomioon jälki-indeksin, joka ilmaisee susien ylitysjälkien määrän kymmentä laskentakilometriä kohden. Venäjän Karjalan susikanta voimistui noin vuoteen 1980, mutta väheni sittemmin ja on

ollut melko vakaa vuodesta 1990 eteenpäin (kuva 34). Venäjän Karjalan susikannan tulevaisuutta on mahdoton ennakoida. Kannan säätely tapahtuu metsästämisellä ja susikannan vuotuisen muutokseen heijastuu vahvemmin kaadettujen susien yksilömäärä kuin hirvikannan runsaus (Kojola ym. 2021, käsikirjoitus).



Kuva 27. Susipopulaation muutokset jälki-indeksiin (jälkiä/10 km) mukaisesti Venäjän Karjalassa 1965–2020. Aineisto: Karelian Research Centre of Russian Academy of Sciences (IB KRC RAS), Valtion lupanumero # 0221–2018–0002.

Pantasusien pentutuotto ja pentujen selviytyminen talveen

Populaatiomalli ottaa huomioon Suomessa pannoitettujen susien tuottamien pentueiden koon ja pentujen selviytymisen talveen. Tutkimuslaitoksen keväällä suorittamien tarkastusten tuloksena on kertynyt aineisto 19 pentueesta, jotka edustavat keväistä vertailukohtaa samalla revii- rillä talvella tavattujen perhelaumojen koolle. Keväällä pentueissa havaittiin olevan keskimäärin 5,4 pentua (vaihteluväli 2–9 pentua). Kuudestatoista keväällä lasketusta pentueesta oli aineistoa talvisesta perhelauman koosta. Näissä perhelaumoissa oli talvella keskimäärin 4,0 pentua (vaihteluväli 1–8 pentua). Kaikista keväällä tarkastetuista pantasusien pentueista vähintään yksi pentu oli selviytynyt kevästä alkutalveen. Näistä pentueista 86 % oli sellaisia, joista vähintään yksi pentu oli selviytynyt myös helmi-maaliskuulle, jolloin lauman tilanne tarkastettiin mahdollisia uudelleenpannoituksia ajatellen.

Kanta-arviot 1996–2021: laumat, parit ja pennut

Todennäköisten perhelaumojen lukumäärä on arvioitu Suomessa vuodesta 1996 lähtien (Kojola ym. 2014). Parien asuttamien revii-rien määrä on ollut osa vuosittaista kanta-arviota vuodesta 2008 lähtien. Laumojen ja parien määrään suhteen rajoitutaan Suomen puolella todettuihin revii-reihin, sillä itärajan molemmilla puolilla liikkuvien laumojen ja parien määrää on ollut mahdoton luotettavasti arvioida ennen genetiikkaan perustuvaa yksilötunnistusta (Heikkinen ym. 2017, Kojola ym. 2018). Kanta-arviot koskivat ennen vuotta 2017 loppuvuoden tilannetta muutamaa poikkeusta lukuun ottamatta. Populaatiomallin maaliskuuta koskevat luvut

laumojen ja parien määristä ovat jälkikäteen tehtyjä asiantuntija-arvioita, jotka pohjautuvat saman talven alkutalvea tai keskitalvea koskevaan arvioon. Populaation vuotuinen pentutuotto arvioidaan marraskuulle ja maaliskuulle perustuen vuosien 2017–2021 kanta-arvioihin (Heikkinen ym. 2017, 2018, 2019, 2020, 2021), joissa on aineistoa laumojen koosta reviiireillä sekä ennen vuodenvaihdetta että vuodenvaihteen jälkeen. Pentujen määrä laumassa on tässä yhteydessä yksilömäärä, joka on saatu vähentämällä lauman arvioidusta yksilömäärästä kaksi yksilöä, joka vastaa aikuisten susien osuutta perhelaumassa. Tässä yhteydessä on huomattava, että etenkin marraskuussa toisen tai sitä myöhemmän pentueen tuottaneen parin perhelaumaan voi vielä kuulua jokunen yksilö aiemman vuoden pentueesta, vaikka nuoret sudet yleensä lähetevät jo noin vuoden ikäisinä synnyinlaumoistaan (Kojola ym. 2006).

6.1.2. Menetelmät

PVA-mallinnuksen periaatteet

Demografisen PVA-mallinnuksen eli populaation elinvoimaisuusmallinnuksen ytimessä on demografinen populaatiomalli eli matemaattinen kuvaus populaatiosta ja sen dynamiikasta. Populaatiomallin avulla voidaan ennustaa populaation kohtalo erilaisissa tilanteissa ja skenaarioissa. Pienintä elinvoimaista populaatiokokoa (PEP) määritettäessä populaatiokoko rajoitetaan tiettyyn arvoon, minkä jälkeen seurataan, millä todennäköisyydellä populaatio häviää tietyn, ennalta päätetyn ajanjakson kuluessa. Eri populaatiokokoja kokeilemalla voidaan saada arvioitua esimerkiksi pienin populaatio, jonka voi olettaa säilyvän elossa 10 prosentin todennäköisyydellä 100 vuotta.

Suden suotuisan suojelutason viitearvon määrittämisessä käytetyn PVA-mallin rakentamisessa on käytetty ns. bayesilaista lähestymistapaa (esim. Mäntyniemi ym. 2015), joka mahdollistaa useiden erilaisten tietolähteiden sujuvan yhdistämisen ja epävarmuuden huomioimisen.

Tieteessä epävarmuuden mittana toimii todennäköisyyden käsite. Todennäköisyyden avulla kuvataan, kuinka paljon erilaisiin asioihin, kuten mallinnuksessa käytettäviin parametrisoihin, uskotaan. Epävarmuutta kuvataan todennäköisyysjakaumalla, joka kertoo, kuinka mahdollisina pidämme kuvattavan asian mahdollisia arvoja. Jos jakauma on leveä, olemme epävarmoja tästä arvosta; kapea jakauma kuvaa vuorostaan suhteellisen varmaa tietoa.

Bayesilaisen populaatiomallin, jolla halutaan tutkia populaation kehitystä tulevaisuuteen ja joka on sovellettavissa PVA-analyysiin, voidaan ajatella rakentuvan kolmesta osasta. Ensimmäinen on systeemimalli, joka kuvaa nykyistä käsitystä tutkittavasta ilmiöstä eli tässä tapauksessa susipopulaation dynamiikasta. Kuvaus perustuu olemassa olevaan biologiseen ymmärrykseen systeemille ja sen toiminnalle tärkeistä tekijöistä eli muuttujista ja parametreista, niiden välisistä suhteista ja niiden mahdollista arvoista.

Toinen osa on havaintomalli, joka määrittelee, mitä ajattelemme populaatiota koskevasta havaintoaineistosta – miten tarkan kuvan aineisto antaa tutkittavasta asiasta? Havaintomallin kautta aineisto päivittää käsitystämme tutkittavasta systeemistä ja sen toiminnasta. Mallin parametrit päivittyvät havaintoaineiston avulla, jolloin malli kuvaa parasta ymmärrystämme systeemistä.

Kolmas osa on ennusteosa, jolla ennustetaan kannan kehitystä tulevaisuuteen. Tällöin mallia ajetaan eteenpäin käyttämällä parametrien arvoina systeemimallin päivittyneitä arvoja. Kun tavoitteena on arvioida pienintä elinvoimaista populaatiokokoa PVA-analyysin avulla, mallia ajetaan rajoittamalla populaatiokoko vuorotellen eri tasoille ja seuraamalla populaation kohtaloa

valittu aikajakso eteenpäin. Ennustemallilla voidaan testata myös muita oletuksia liittyen esimerkiksi Venäjän alueelta saapuvien vaeltajien määrään. Mallia voidaan käyttää myös populaatiokoon tarkasteluun sen kantokyvyn läheisyydessä: tällöin populaation annetaan kasvaa ilman keinotekoista rajoitusta niin, että vain vapaana olevien potentiaalisten reviirialueiden määrä vaikuttaa populaatiokokoa rajoittavasti. Maksimaalisena reviirialueiden määränä käytetään elinympäristömallilla (ks. luku 6.2) saatuja tuloksia. Tällä tavoin mallia voidaan käyttää myös kantokykyyn perustuvien viitearvojen määrittämiseen.

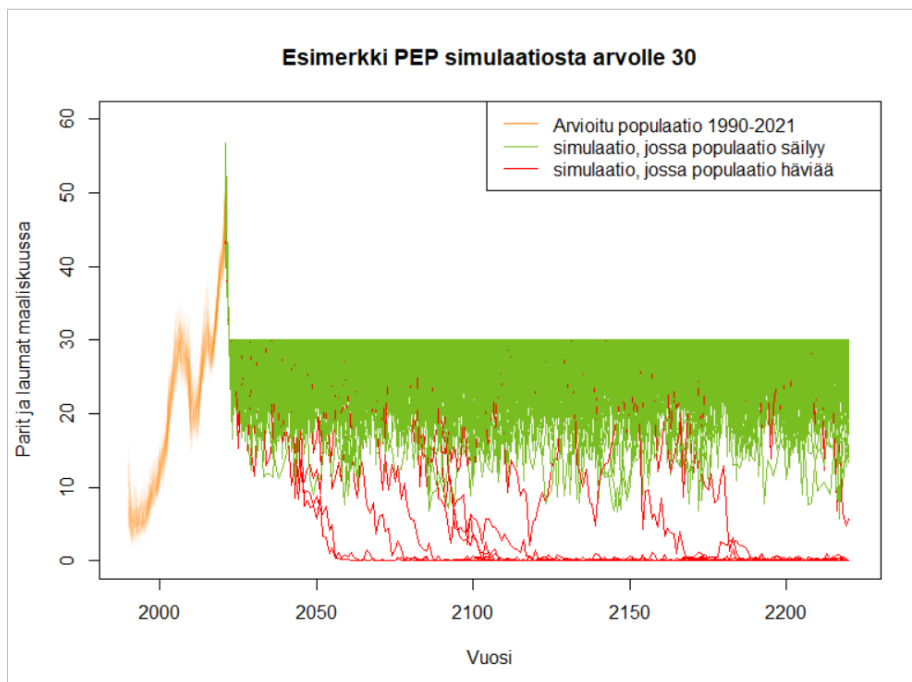
PVA-mallinnuksen oletukset ja toteutus

Mallinnuksessa joudutaan aina tekemään tiettyjä oletuksia systeemistä ja sen toiminnasta. Nämä oletukset on määriteltävä täsmällisesti, jotta ne voidaan ilmaista matemaattisin lausekein mallia rakennettaessa. Kun mallia käytetään esimerkiksi populaation häviämisen ennustamiseen, on ensin määriteltävä, mitä "häviämisellä" tarkoitetaan. PVA-mallinnuksessa käytetty malli ja sen oletukset esitellään tarkemmin kohdassa "PVA-analyyssissä käytetty populaatiomalli", ja seuraavat oletukset liittyvät itse PVA-analyyssiin:

- Pienin elinvoimainen populaatio voidaan määritellä analyyssissä kahdella tavalla eli maaliskuun reviirien (perhelaumat ja parit) tai maaliskuun perhelaumojen lukumäärinä.
- Susipopulaatio määritellään hävinneeksi, jos se ei tuota Suomen alueella yhtään pentuetta kolmeen perättäiseen vuoteen.
- Susikannan rajoittaminen tiettyyn kokoon PEP:ta ja viitearvoa määritettäessä oletetaan tapahtuvan täydelliseen tietoon ja kontrolliin perustuen siten, että maaliskuun populaatio voidaan rajoittaa täsmälleen tutkittavan arvon suuruiseksi.

PVA-analyyssissä simulaatio etenee seuraavasti:

- Simulaatio alkaa viimeisimmästä kanta-arviosta.
- Luonnollinen kuolevuus, laiton tappaminen, liikennekuolevuus, vahinkoperusteiset poistot ja poliisin tekemät poistot oletetaan tapahtuviksi samalla todennäköisyydellä kuin ajanjaksolla 1990–2021. Kannanhoidollista metsästystä ei tapahdu, jos kanta on pienempi kuin tutkittavana oleva PEP-ehdokas (populaatorajoite).
- Jos simuloitu vuotuinen susikanta on suurempi kuin tutkittavana oleva populaatorajoite, kanta palautetaan täsmälleen tutkittavan arvon suuruiseksi (kuva 28). Jos populaatiokokoa kuvataan maaliskuun perhelaumoina, laumojen määrä leikataan täsmälleen tutkittavaan arvoon. Maaliskuun laumojen ja parejen käytettäessä molempien lukumäärää leikataan samassa suhteessa siten, että niiden yhteismäärä asettuu tutkittavaan arvoon.
- Simulaatio toistetaan 10 000 kertaa jokaiselle mahdolliselle PEP-arvolle. Jokaisen toiston kohdalla tutkitaan, täytyvätkö populaation häviämisen kriteerit tarkastelujakson aikana (kuva 28).
- Häviämistodennäköisyys määritellään niiden simulaatioajojen, joissa populaatio häviää, osuutena kaikista simulaatioista ($tn = \text{lkm}(\text{populaatio häviää}) / 10\,000$).
- Kun käydään vuorotellen läpi populaatorajoitteet välillä 1–200, tuloksena syntyy käyrä (kuva 2), joka kuvaa häviämistodennäköisyyden populaatorajoitteen funktiona. Kun PEP-arvon määrittelyssä käytettävä riskitaso on ensin valittu, sitä vastaava PEP-arvo luetaan käyrältä.



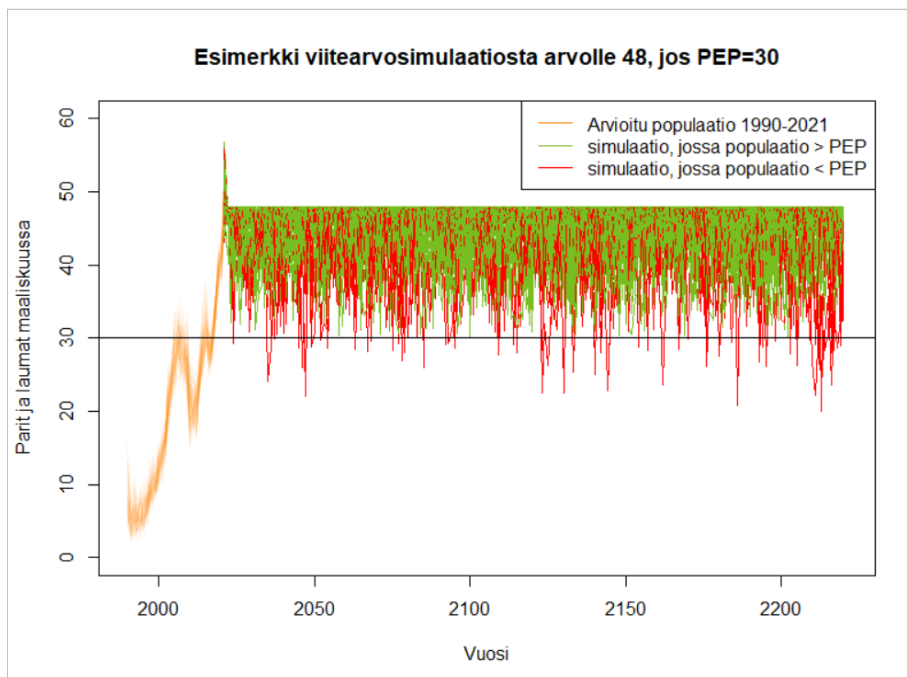
Kuva 28. Esimerkki PEP-simulaatiosta, jolla määritetään todennäköisyys, että populaatio häviäisi, jos populaation ei anneta koskaan kasvaa 30 reviiriä (parit ja perhelaumat) suuremmaksi. Osassa simulaatioista populaatio säilyy hengissä koko tarkasteluajan (vihreät populaatiotrajektorit), osassa populaatio häviää (punaiset populaatiotrajektorit). Lähde: Luonnonvarakeskus.

Riskiperusteinen viitearvomallinnus

Riskiperusteisen viitearvon mallintaminen perustuu samantyyppiseen ajattelutapaan kuin PEP-arvon määrittely. Viitearvoa mallinnettaessa todennäköisyys lasketaan populaation häviämisen sijasta sille, että tarkastelujakson aikana populaatio alittaa valitun PEP-arvon vähintään kerran.

Viitearvoa laskettaessa simulaatio etenee seuraavasti:

- Simulaatio alkaa viimeisimmästä kanta-arviosta.
- Luonnollinen kuolevuus, laiton tappaminen, liikennekuolevuus, vahinkoperusteiset poistot ja poliisin tekemät poistot oletetaan tapahtuviksi samalla todennäköisyydellä kuin 1990–2021. Kannanhoidollista metsästystä ei tapahdu, jos kanta on pienempi kuin tutkittavana oleva viitearvoehdokas (populaatorajoite).
- Jos simuloitu vuotuinen susikanta on suurempi kuin tutkittavana oleva populaatorajoite, kanta palautetaan täsmälleen tutkittavan arvon suuruiseksi (kuva 29). Jos populaatiokokoa kuvataan maaliskuun perhelaumoina, laumojen määrä leikataan täsmälleen tutkittavaan arvoon. Maaliskuun laumoja ja pareja käytettäessä molempien lukumäärää leikataan samassa suhteessa siten, että niiden yhteismäärä asettuu tutkittavaan arvoon.
- Simulaatio toistetaan 10 000 kertaa jokaiselle mahdolliselle viitearvolle. Jokaisen toiston kohdalla tutkitaan, käykö populaatio kertaakaan PEP-arvon alapuolella (kuva 29).
- PEP-arvon alitustodennäköisyys määritellään niiden simulaatioajojen, joissa populaatio käy PEP-arvo alapuolella, osuutena kaikista simulaatioista ($tn = \text{lkm}(\text{populaatio alittaa PEP-arvon}) / 10\,000$).
- Kun käydään vuorotellen läpi populaatorajoitteet välillä 1–200, tuloksena syntyy käyrä (kuva 4), joka kuvaa PEP:n alitustodennäköisyyden populaatorajoitteen funktiona. Kun viitearvon määrittelyssä käytettävä riskitaso on ensin valittu, sitä vastaava viitearvo luetaan käyrältä.



Kuva 29. Esimerkki riskiperusteisen viitearvon määrittämisessä tarvittavasta simulaatiosta. Kuvan simulaatiossa määritetään todennäköisyys, että populaatio alittaisi PEP-arvon vähintään kerran siinä tapauksessa, että populaatiota ei koskaan päästettäisi kasvamaan suuremmaksi kuin 48 reviiriä (parit ja perhelaumat). Osassa simulaatioista populaatio ei alita PEP-arvoa (vihreät populaatiotrajektorit), osassa populaatio alittaa PEP-arvon (punaiset populaatiotrajektorit). Lähde: Luonnonvarakeskus.

Elinympäristön kantokyvyn mallintaminen

Kantokyky on teoreettinen taso, jonka ympärillä populaation ajatellaan vaihtelevan pitkällä aikavälillä, jos populaation annettaisiin kasvaa rajoituksetta ilman ihmisen aiheuttamaa kuolleisuutta.

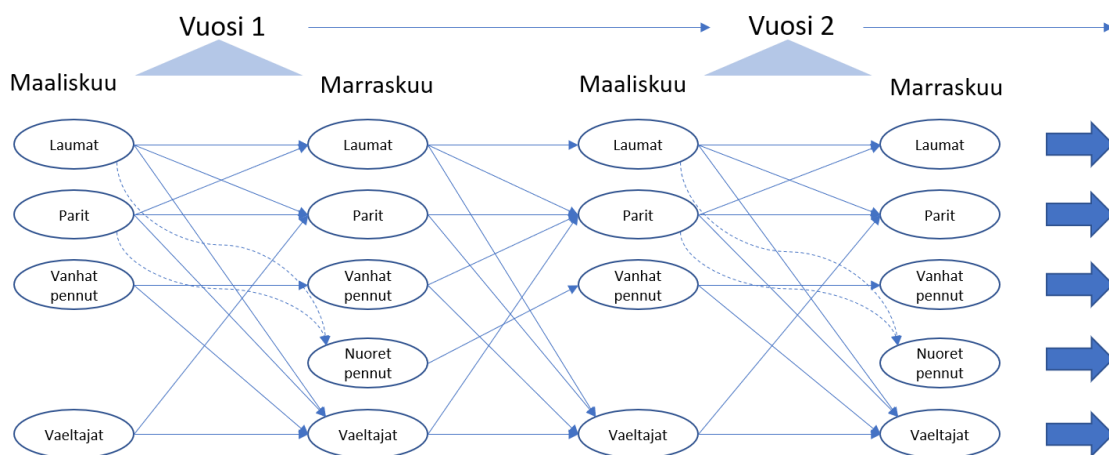
Populaation kantokyky arvioidaan populaatiomallin avulla seuraavasti:

- Simulaatio alkaa viimeisimmästä kanta-arviosta.
- Oletetaan, että populaatiossa ilmenee vain luonnollista kuolleisuutta.
- Simuloidaan populaation kehitys 250 vuotta eteenpäin.
- Toistetaan simulaatio 10 000 kertaa poimimalla populaatioparametrien arvot niitä kuvaavista todennäköisyysjakaumista. Näin saadaan huomioiduksi populaatioparametreihin liittyvä epävarmuus.
- Simulaatioista tunnistetaan ajanjakso, jonka jälkeen populaatio on saavuttanut tasapainotilan ja vaihtelee siis kantokykynsä ympärillä. Tässä työssä tämä ajanjakso on 50 ensimmäistä vuotta, joten 200 jäljelle jäävää vuotta käytetään kantokyvyn arvioinnissa.
- Jokaisesta 10 000 simulaatiosta lasketaan populaation keskiarvo jälkimmäisten 200 vuoden ajalta.
- Kaikki 10 000 simulaatiosta laskettua keskiarvoa muodostavat todennäköisyysjakauman, joka kuvaa kantokyvystä vallitsevaa epävarmuutta.
- "Puolet kantokyvystä"-viitearvon todennäköisyysjakauma muodostuu, kun jokainen kantokykyä kuvaava simuloitu arvo puolitetään.

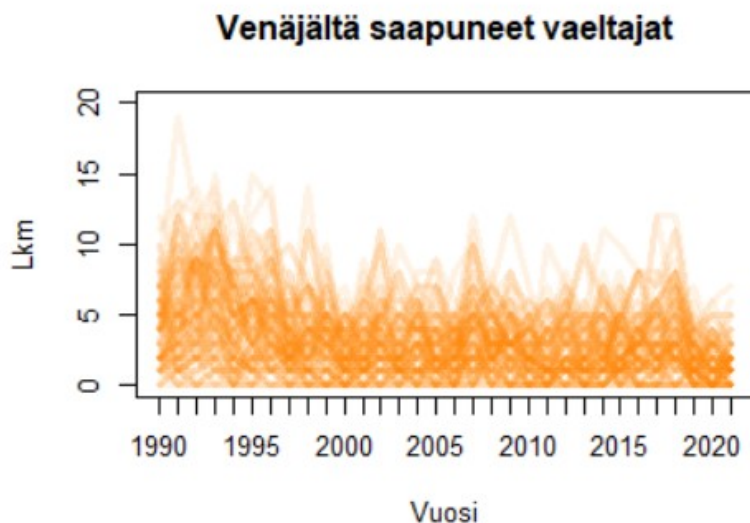
Elinvoimaisuusanalyysissä käytetty populaatiomalli

Elinvoimaisuusanalyysissä käytetyssä populaatiomallissa Suomen alueella elävä susipopulaatio jakautuu reviiireillä eläviin laumoihin ja pareihin, alle vuoden ja yli vuoden ikäisiin (eli uusiin ja vanhoihin) laumoissa eläviin pentuihin ja vaeltaviin yksilöihin. Jokainen näistä ryhmistä on mallissa oma muuttujansa, jonka arvo muuttuu ajan myötä riippuen luokkaan kuuluvien yksilöiden kohtalosta ajan hetkestä toiseen. Mallissa vuosi on jaettu kolmeen ajankohtaan, joiden kohdalla luokkia tarkastellaan: 1) kevät (noin maaliskuu) ennen uusien pentujen syntymistä, 2) loppukevät (noin toukokuu), jolloin uudet pennut ovat syntyneet, ja 3) loppusyksy (noin marraskuu). Nämä ovat mielekkäitä ajankohtia sekä suden biologian että kannan seurannan kannalta.

Populaation kuvaus (kuva 30) alkaa kevästä, jolloin populaatioon kuuluu laumoja, uusia (eli talven aikana muodostuneita) ja jo vakiintuneita pareja, vanhoja eli edellisvuonna syntyneitä pentuja ja vaeltavia (eli reviirittömiä) aikuisia yksilöitä. Osa laumoista ja pareista saa keväällä pentuja, jolloin loppukevästä populaatiossa on edellisten lisäksi myös uusia pentuja. Tässä vaiheessa osa pareista siirtyy laumoiksi pentueen syntymisen myötä. Kesän ja syksyn aikana erilaisia siirtymisiä luokkien välillä on useita mahdollisia: laumoista voi tulla pareja, jos lauman kaikki pennut kuolevat, laumat tai parit voivat hävitä kokonaan, jos niiden kaikki yksilöt kuolevat, ja toisaalta vaeltajat voivat muodostaa uusia pareja, mikäli vapaata aluetta reviirien muodostamiselle on olemassa. Laumat ja parit voivat myös pysyä koossa tai ne voivat hajota, mikäli toinen aikuisista kuolee. Lauman hajotessa oletetaan, että puolet pennuista selviää ja siirtyy vaeltajiksi. Myöhäissyksystä seuraavan vuoden keväeseen mahdolliset siirtymät muuttujien välillä ovat samanlaisia kuin kesällä, mutta vanhojen eli yli vuoden ikäisten pentujen oletetaan viimeistään tässä vaiheessa jättävän laumansa, jos ne pysyvät elossa: ne siis joko siirtyvät vaeltaviksi yksilöiksi tai perustuvat keväeseen mennessä uuden parin toisen vaeltajan kanssa, mikäli vapaita reviirialueita on tarjolla. Edellisenä keväänä syntyneistä pennuista tulee talven aikana vanhoja pentuja. Malli huomioi myös vaeltajien määrään vaikuttavan susien liikkumisen Suomen ja Venäjän välillä (kuva 31). Keväällä syntyvät taas uudet pentueet pareille ja laumoille, ja kierto alkaa alusta.



Kuva 30. Yksinkertaistettu kuvaus populaatiomallista kahden vuoden osalta. Populaatiossa on laumoja, pareja, vaeltajia ja nuoria sekä vanhoja pentuja. Keväällä (noin maaliskuu) populaatiossa esiintyy laumoja, pareja, vanhoja pentuja ja vaeltajia, ja loppuvuodesta (noin marraskuu) populaatiossa esiintyy näiden lisäksi myös maaliskuun jälkeen populaatioon syntyneitä nuoria pentuja. Nuoret kuvaavat mahdollisia siirtymisiä eri ryhmien välillä. Katkoviivat kuvaavat laumojen ja parien pentueiden saamista. (Huom. Todellisuudessa mallissa on vuoden sisällä kolmas ajankohta (noin toukokuu pentueiden syntymisen jälkeen), joka on jätetty pois kuvasta selkeyden vuoksi. Lähde: Luonnonvarakeskus.



Kuva 31. Populaatiomallin avulla arvioitu vuosittainen Venäjältä Suomeen vaeltaneiden nuorten susien määrä. Tummempi värisävy kuvaa suurempaa todennäköisyyttä. Huom. Tulokset ovat alustavia ja voivat vielä muuttua. Lähde: Luonnonvarakeskus.

Mallissa siirtymiset ajanhetkestä ja mahdollisesti ryhmästä toiseen kuvataan matemaattisilla lausekkeilla, jotka ilmentävät siirtymisen prosessia: esimerkiksi pari pysyy kevään ja syksyn välillä parina, jos molemmat yksilöt selviävät hengissä. Selviytyminen ajan hetkestä toiseen, keskimääräinen pentuekoko jne. ovat mallin parametrejä, joihin liittyvä epävarmuus huomioidaan kuvaamalla parametri todennäköisyysjakaumana. Myös populaation alkutilaan eli laskennan ensimmäisen kevään yksilömäärät kuvataan todennäköisyysjakaumien avulla.

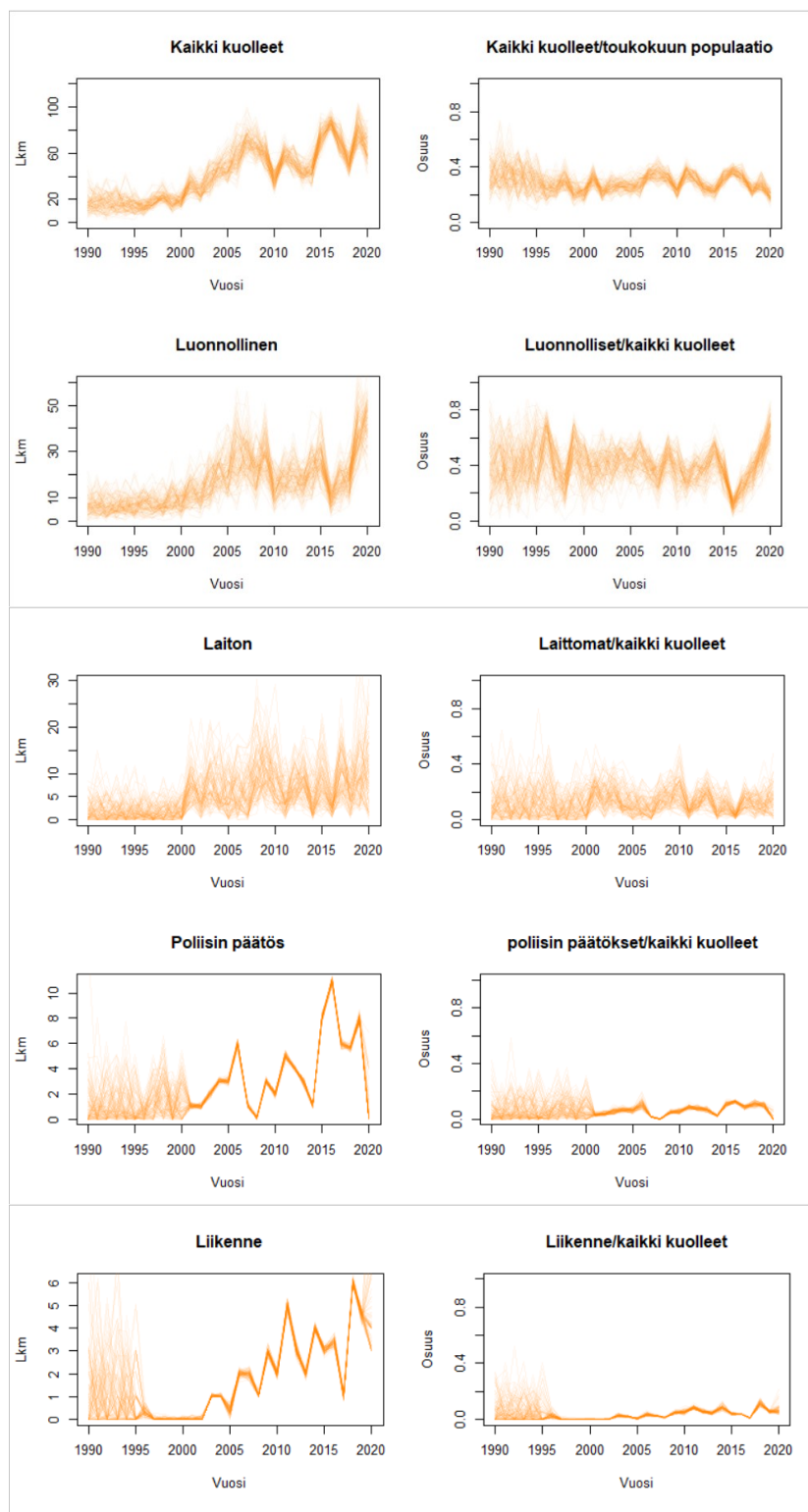
Populaatiomallin laskenta voidaan jakaa kahteen osaan. Ensin malli laskee populaation dynamiikkaa ottamalla huomioon edellisten vuosien havaintoaineistot. Tällöin parametreille annetut alkuperäiset todennäköisyysjakaumat eli ns. priorijakaumat päivittyvät ns. posteriorijakaumiksi eli muuttuvat hieman vastaamaan tarkemmin havaintoaineiston kuvaamaa populaation dynamiikkaa. Kun malli on laskenut historian läpi ja näin päivittänyt parametrien arvot, käytetään päivitettyä mallia populaation tulevan kehityksen ennustamiseen populaation elinvoimaisuusanalyyseissä asetettujen reunaehtojen mukaisesti.

Mallin parametrissa eli priorijakaumien muodostamisessa on käytetty useita tietolähteitä. Esimerkiksi eri ryhmien (aikuiset, pennut, vaeltajat) luonnollinen selviytyminen ajanhetkestä toiseen perustuu muista susipopulaatioista julkaistuihin tieteellisiin artikkeleihin (Fuller ym. 2003, Chapron ym. 2016, Stenglein ym. 2018, Barber-Meyer ym. 2021), joiden arvoja on tarpeellisin osin muokattu vastaamaan Suomen susipopulaatiota. Suden lisääntymisen parametrissa perustuu soveltuvin osin tieteellisiin artikkeleihin (Chapron ym. 2016) ja luvussa 6.1.1 esitettyihin aineistoihin.

Koska elinvoimaisuusanalyyseissä on tehtävä oletus, että populaation kasvua ei tarkoituksellisesti kontrolloida silloin, kun populaatio on tutkittavana olevaa populaatorajoitetta pienempi, on ennustemallin kyettävä erittelemään erilaiset kuolleisuuslähteet toisistaan. Perusoletus on, että kannanhoidollista metsästystä lukuun ottamatta suden kuolevuusparametrit ovat tulevaisuudessa samat kuin ne ovat olleet historiassakin. Tämän vuoksi populaatiomalli erittelee seuraavat kuolevuuslähteet toisistaan ja arvioi niitä kuvaavat parametrit havaintoaineistoa hyväksi käyttäen (kuva 32):

- Luonnollinen kuolevuus
- Vahinkoperusteiset poikkeusluvut
- Kannanhoidollinen metsästys
- Laiton tappaminen
- Poliisin päätökset
- Liikenne

Luonnollisen kuolevuuden ja laittoman tappamisen osalta mallissa oletetaan, että kaikki tapaukset eivät tule tietoon. Näille kuolevuuslähteille malli arvioi todennäköisyyttä, että kuollut susi päätyy havaintoaineistoon. Muiden kuolevuuslähteiden osalta oletetaan, että kaikki tapaukset on kyetty havaitsemaan.



Kuva 32. Populaatiomallin tuottamat arviot eri tekijöiden takia kuolleiden susien absoluuttisista lukumääristä (vasen sarake) ja suhteellisista osuuksista (oikea sarake) vuosina 1990–2021. Eniten epävarmuutta liittyy luonnollisen ja erityisesti laittoman pyynnin aiheuttaman kuolleisuuden arvioihin, sillä näistä kuolleisuustekijöistä on saatavilla vähemmän havaintoaineistoa kuin muista tekijöistä. Huom. Tulokset ovat alustavia ja voivat muuttua. Lähde: Luonnonvarakeskus.

Susikannan koosta kertovina havaintoaineistoina käytetään vuotuisien kanta-arvioiden ja riistakolmiolaskentojen tietoja. Kanta-arvioiden oletetaan kertovan absoluuttisista laumojen, parien ja pentujen lukumääristä. Riistakolmioaineiston oletetaan kertovan susireviirien määrän suhteellisesta vaihtelusta. Venäjän Karjalan susipopulaation vaihtelua kuvaavan indeksin oletetaan kertovan Venäjältä Suomeen vuosittain vaeltavien susien lukumäärän suhteellisesta vaihtelusta. Vaihtelun absoluuttinen taso arvioituu mallin avulla, kun kaikki havaintoaineistot ja ennakkotiedot muista mallin parametreista otetaan huomioon. Mallissa käytetyt havaintoaineistot on esitetty taulukossa 9.

Taulukko 9. Populaatiomallissa käytetyt aineistot lähteineen.

Aineisto	Kuvaus	Ajanjakso	Lähde
Kanta-arvio: syksy	Havainnot, GPS-aineisto (2019 eteenpäin myös DNA)	1996–2016, 2019–2020	Luke
Kanta-arvio: kevät	DNA, havainnot, GPS-aineisto	2017–2021	Luke
Riistakolmiot	Susihavaintoja sisältävien kolmioiden osuus	1990–	Luke
Susien runsausindeksi (Venäjä)	Susien ylitysjäljet/10 km	1965–2020	K. Tirronen (Karjalan tutkimuskeskus, Petroskoi)
Tunnettu kuolleisuus	Kuolleiden susien tiedot ja tilastoitu kuolleisuus kuolinsyineen	1996–2021	Luke, Ruokavirasto (ent. Evira), Suomen riistakeskus

Bayesilaisen populaatiomallin parametrien, kuten syntyvyyden ja kuolevuuden, arvoja ei voida analyttisesti ratkaista suoraan laskentakaavojen avulla. Parametrien arvoja kuvaavat todennäköisyysjakaumat saadaan selville tietokonesimulaation avulla käyttäen Markov chain Monte Carlo (MCMC)-menetelmää. Tyypillisesti simulaatioita tehdään vähintään kaksi, käyttäen erilaisia alkuarvoja. Kun kaikki erilliset simulaatiot päätyvät samaan lopputulokseen, simulaation sanotaan olevan konvergoitunut, ja saatuja parametrien arvoja voidaan pitää teknisesti luotettavina. Tyypillisesti simulaatioiden tuottamat ratkaisut lähestyvät toisiaan vähitellen. Kun kyseessä on uusi populaatiomalli, simuloinnin konvergoitumiseen tarvittavaa aikaa ei voida etukäteen tarkasti ennustaa. Konvergointi voi tapahtua muutamassa sekunnissa, mutta se voi viedä viikkoja tai kuukausiakin. Tätä väliraporttia varten kehitetyn populaatiomallin MCMC-simulaatiota ehdittiin ajaa hieman yli kaksi viikkoa. Tässä ajassa suurin osa mallin parametreista ehti konvergoitua, mutta muutamien tärkeiden parametrien osalta erilliset simulaatiot eivät vielä olleet päätyneet täsmälleen samaan lopputulokseen. MCMC-simulaatiota jatketaan väliraportin julkaisemisen jälkeen. Tässä raportissa esitetyt tulokset ovat populaatiomallin ja siihen perustuvien PEP-pohjaisten viitearvojen osalta alustavia ja saattavat poiketa lopullisista tuloksista.

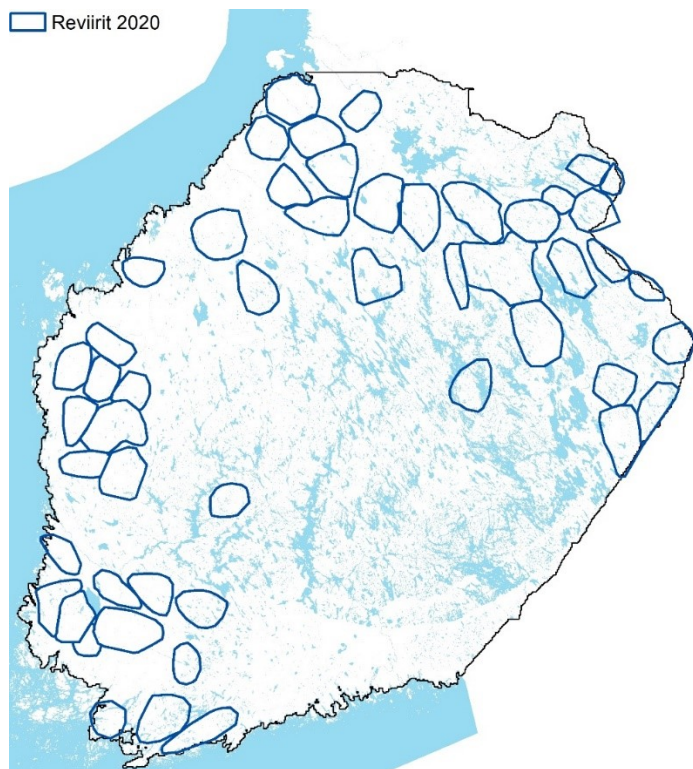
6.2. Elinympäristöt ja saaliseläinlajisto

6.2.1. Aineistot

Todetut reviirirajat

Kanta-arviota muodostettaessa reviirien alueellisen sijoittumisen lisäksi pyrittiin määrittämään reviirien rajat. Reviirien rajat muodostettiin käyttämällä GPS-merkittyjen susien tuottamia havaintopisteitä, joista uloimmat pisteet yhdistettiin polygoniksi (Minimum Convex Polygon, MCP). Sellaisten reviirien, joilla ei asustanut GPS-merkittyjä susia, rajojen määrittäminen perustui lähinnä petoyhdyshenkilöiden tuottamiin susihavaintoihin kahdesta tai useammasta sudesta, jotka oli kerätty aikajaksolla 1.8.–28.2. sekä DNA-havaintomateriaaliin. Kahden vierekkäisen reviirin DNA-materiaalista voitiin useimmissa tapauksissa erottaa alue, jolla havaittiin vain samassa laumassa asuvia susiyksilöitä. Joissakin tapauksissa aluerajaus perustui pelkästään petohavaintomateriaaliin. Reviirien rajat on tuotettu vuodesta 2017 lähtien ja sitä ennen tuotettiin vain reviiritieto, jossa ei ollut aluerajoja.

Reviirien teoreettisen maksimilukumäärän laskennassa käytettiin vuosien 2017–2020 suden kanta-arvioiden elinpiirirajoja reviirien sisäisen elinympäristön arvioimiseksi. Saatuja elinympäristötunnuksia käytettiin laskentaa ohjaavina parametreina. Koska todellisten reviirien sijainti vuosien välillä vaihtelee vain vähän, lopullisessa laskennassa käytettiin vuoden 2020 kanta-arvion elinpiirirajoja. Vuoden 2021 suden kanta-arvio ei ollut vielä laskentahetkellä käytettävissä. Laskennasta poistettiin poronhoitoalueella sijaitsevat reviirit, mutta Venäjän rajareviirit sisällytettiin mukaan. Vuoden 2020 kanta-arviossa reviirien kokonaismäärä koostui n. 30 laumasta ja 17–20 parista. Itse laskenta-aineistossa reviirejä on kaikkiaan 51. Käytetyn aineiston elinpiirirajat on esitetty kuvassa 33.



Kuva 33. Reviirien teoreettisen maksimilukumäärän laskennassa käytetyt susien elinpiirirajat (vuodelta 2020). Lähde: Luonnonvarakeskus.

Paikkatieto- ja saaliseläinaineistot

Elinympäristölaskennassa käytettiin paikkatietoaineistoja. Aineistot olivat Maanmittauslaitoksen 2018 maastotietokannan tiestöt, vakavedet sekä pellot, Suomen ympäristökeskuksen yhdyskuntarakenneaineiston (YKR) 2017 taajamarajaukset, Luonnonvarakeskuksen tuottamat monilähteiset valtakunnan metsien inventointiaineistot (ML-VMI) vuodelta 2017 sekä Suomen riistakeskuksen Oma riista -järjestelmän metsästysseurojen ilmoittamat hirvieläinten jäävän kannan arviot 2020. Kaikki aineistot ovat ilmaisia ja Oma riista -aineistoa lukuun ottamatta niihin sovelletaan vapaasti käytettävien aineistojen Creative Commons 4.0 -lisenssiä.

6.2.2. Menetelmät

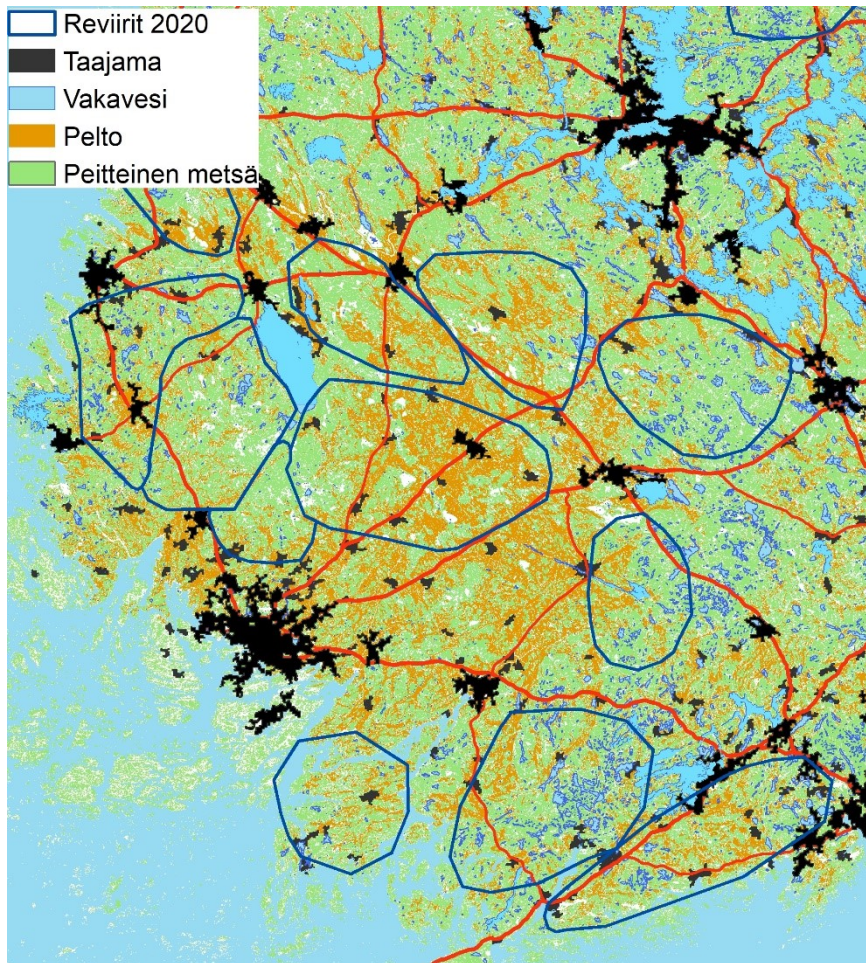
Susireviirien teoreettinen maksimimäärä Suomessa

Suden elinympäristö- ja saalistarkastelun lähtökohtana on tuottaa tietoa, onko Suomessa tällä hetkellä ja näköpiirissä olevassa tulevaisuudessa riittävästi elinympäristöä ja ravintoa elinvoimaisen susikannan säilymiseksi. Yksi elinympäristön soveltuvuutta kuvaava mittari on arvio susireviirien teoreettisesta enimmäismäärästä. Arvio perustuu tietoon suden nykyisistä elinympäristövaatimuksista sekä oletukseen, että sudet voisivat lisääntyä ja elää ilman ihmisen suoraa puuttumista. Saatuja tuloksia sovellettiin tämän jälkeen koko poronhoitoalueen ulkopuoliseen Suomeen. Laskenta toteutettiin simulointiohjelmalla hyödyntämällä paikkatietojärjestelmiä, -aineistoja ja -menetelmiä.

Aikaisemmista tutkimuksista tiedetään, että susi on elinympäristönsä suhteen generalisti eli se pystyy asuttamaan maisemapiirteiltään hyvin erilaisia alueita (Boitani 2003). Reviirin sijoittumista ja kokoa ohjaa saalistilanne sekä maisemapiirteet, jotka mahdollistavat reviirin merkkäämisen ja puolustamisen.

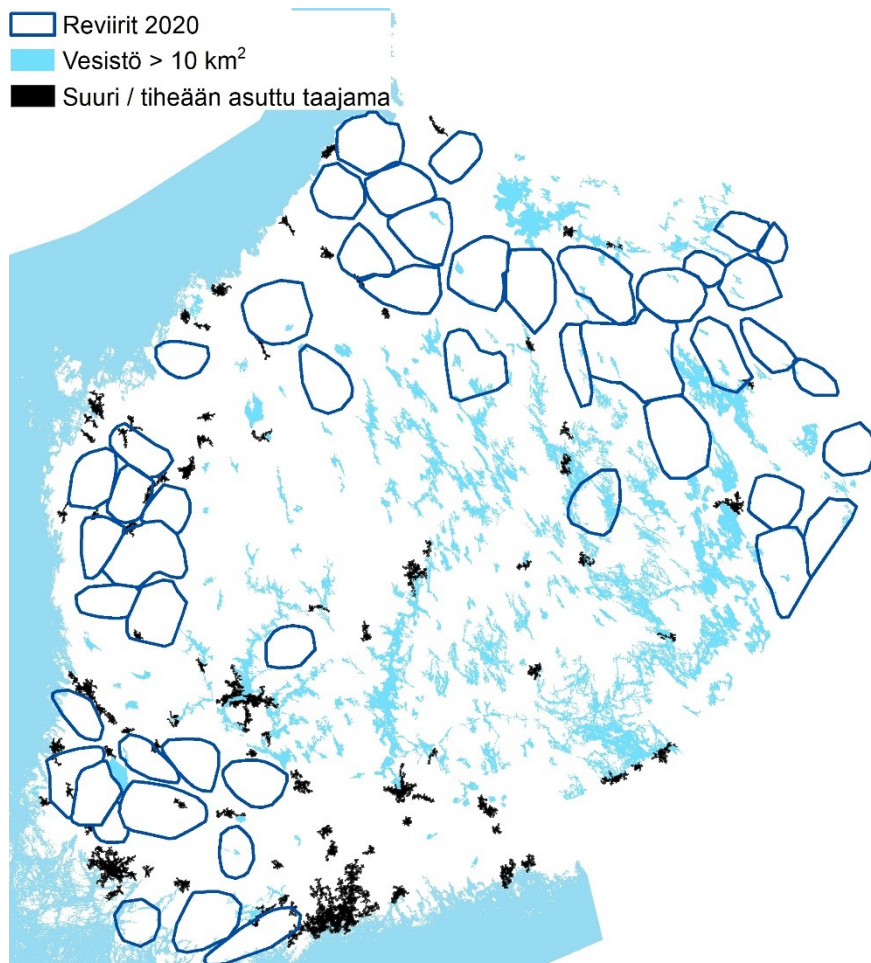
Reviirien teoreettisen maksimimäärän laskemiseksi aluksi selvitettiin nykyisten (2020) elinpiirien maisemarakennetta. Suomen susireviirien keskimääräinen koko 2020 elinpiiriaineiston mukaan on n. 974 km². Pelkästään elinpiirien laajuus poissulkee sen, että niiden sisällä olisi sellaisia pienialaisia maisemapiirteitä, jotka erityisesti vaikuttaisivat reviirien sijoittumiseen. Tutkimusalueen maisema on pääosin metsäinen, mutta vaihteleva. Sitä pirstovat erikokoiset vesistöt sekä erilaiset ihmistoiminnan aiheuttamat jäljet, erityisesti asutus, pellot ja tiestö. Alueen itä- ja keskiosassa ihmisen muokkaamaa maisemaa on vähemmän verrattuna etelä-, lounais- ja länssiosaan.

Elinpiirien sisäisen maisemarakenteen selvitys aloitettiin tarkastelemalla visuaalisesti maiseman yleispiirteitä sekä reviirien sijoittumista. Suden maisemankäytön monipuolisuus käy hyvin ilmi esimerkiksi Lounais-Suomen osa-alueen kuvasta 34; maisemapiirteet vaihtelevat reviirien välillä suuresti. Osassa reviirejä peltojen määrä on huomattava, toisissa vesistöjä on puolestaan paljon. Vilkkaasti liikennöidyt päätiety halkovat osaa reviireistä, osa on sijoittunut pääteiden väliin. Suuret päätiety kuitenkin näyttävät vaikuttavan jonkin verran reviirien sijoittumiseen. Pienemmän luokan tiety, kuten metsäautotiet (puuttuvat kuvasta 34), kulkevat tiheänä verkostona jokaisella reviirillä. Kaikilla reviireillä on ihmisasutusta, osassa esiintyy suurempiakin taajamia. Yhteistä kaikille on, että niissä on peitteistä metsää suojaksi.



Kuva 34. Susireviirien yleiset maisemapiirteet. Lähde: Luonnonvarakeskus.

Vaikka vesistöt ja ihmistoiminta eivät näyttäisikään olevan ehdoton rajoite suden elinpiirien sijainnille ja koolle, tilanne muuttui, kun maisemapiirteiden mittakaavaa vaihdettiin. Kun yhte-näisen vesistön koko kasvoi suuremmaksi kuin 10 km^2 ja taajamien pinta-ala yli 15 km^2 sekä asukasmäärä ylitti 10 000, reviiit sijoittuivat lähes poikkeuksetta tällaisten alueiden väliin (kuva 35). Näitä kynnsarvoja käytettiin parametreina teoreettisen reviirien maksimimäärän lasken-nassa.



Kuva 35. Reviirien sijoittuminen suhteessa suuriin vesistöihin ja taajamiin. Lähde: Luonnonvarakeskus.

Saalislajisto

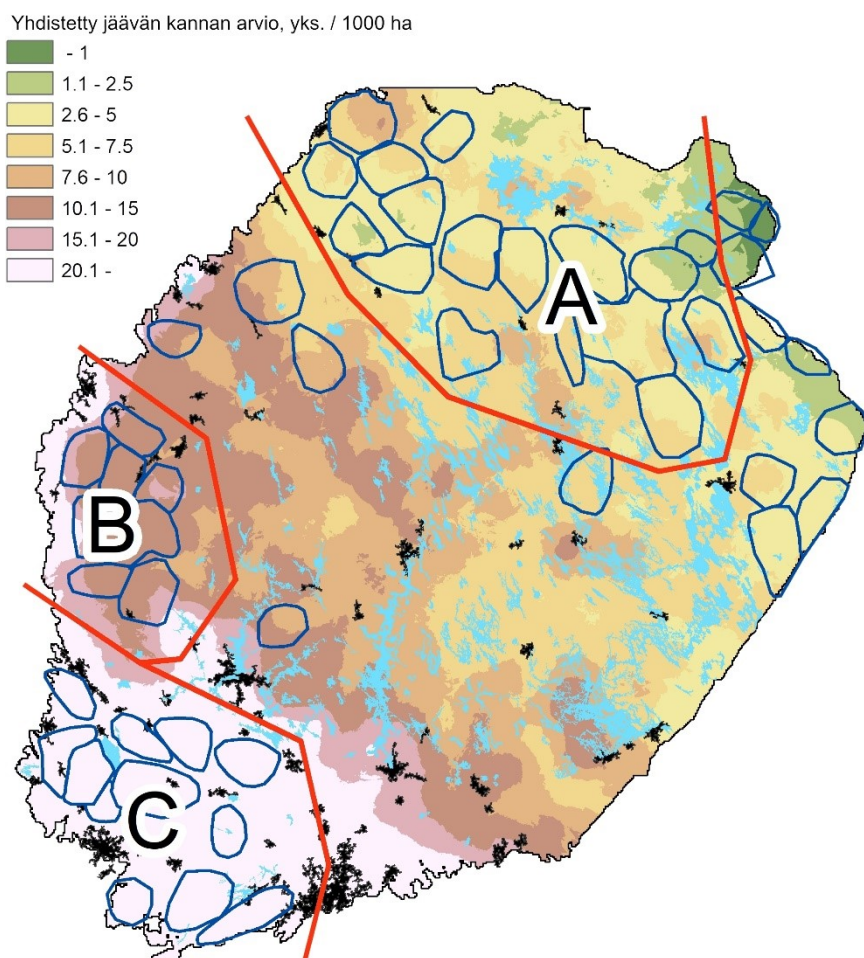
Koko tutkimusalueella suden tärkein saalislaji on perinteisesti ollut hirvi (*Alces alces*). Hirvikanta säädellessään Suomessa tehokkaasti ja kanta onkin alueella jokseenkin tasaisesti jakaantunut. Joitakin alueellisia eroja on, esimerkiksi Kainuussa hirvitiheys on muuta tutkimusaluetta pienempi. 2010-luvulla erityisesti Lounais- ja Länsi-Suomessa valkohäntäpeuran (*Odocoileus virginianus*) sekä metsäkauriin (*Capreolus capreolus*) kannat ovat kasvaneet erittäin voimakkaasti ja niiden merkitys suden saalislajeina on tullut entistä tärkeämmäksi. Kainuussa metsäpeuralla (*Rangifer tarandus*) on sudelle saalislajina merkitystä hirvikantojen ollessa pienemmät. Villisika (*Sus scrofa*) levittäytyy Virosta ja Venäjältä Suomeen yhä laajemmalle. Sen kanta on vielä jokseenkin harva, mutta on ilmeisesti kasvussa. Reviirien maksimimäärän laskennassa huomioitiin hirvi, valkohäntäpeura sekä metsäkauris. Metsäpeura jätettiin pois, koska sen merkitys saalislajeina koko alueella on pieni. Villisian merkityksestä saalislajina ei ole Suomessa vielä tarpeeksi tietoa.

Kullekin hirvieläinlajille laskettiin arvio jäävästä kannasta metsästyskaudelle 2019–2020. Tulokset tuotettiin ns. jatkuvamuotoisiksi tasopinnoiksi eli rastereiksi ja tulosityksikkönä käytettiin hirvieläinyksilöä/1000 ha. Aineistona käytettiin Suomen riistakeskuksen Oma riista -järjestelmän metsästysseurojen ilmoittamia jäävän kannan arvioita. Luonnonvarakeskus tuottaa viralliset kanta-arviot hirvelle ja valkohäntäpeuralle. Arviot on tuotettu laajemmille hallinnollisille alueille (hirvitalousalue ja riistanhoitoyhdistys) ja reviirilaskennan tarpeiden kannalta niistä puuttuu

tarkempi alueellinen vaihtelu. Metsäkauriille ei ole olemassa virallisia kanta-arvioita lainkaan. Metsästysseurakohtaiset arviot tuovat paremmin esille saalislajien tiheyden paikallisen vaihtelun. Vaikka aineistoon liittyikin epävarmuutta arvioiden tarkkuudesta, myös metsäkauris voitiin ottaa tätä kautta laskentoihin mukaan.

Jäävän kannan laskenta suoritettiin muuntamalla seurojen ilmoittamat lajikohtaiset arviot aluksi yksikköön yksilöä/1000 ha seuran käyttämän metsästysalueen pinta-alan mukaan. Arvot liitettiin paikkatietojärjestelmässä jokaisen seuraan liittyvään sijaintipisteeseen. Sitten sijaintipisteiden lajikohtaiset kanta-arviot interpoloitiin Kriging-menetelmällä (eksponentiaalinen malli) tutkimusalueelle 250x250 m resoluutioon ja kaikkien kolmen lajin tulokset summattiin yhdeksi hirvieläinten jäävän kannan arvioksi.

Tämän jälkeen tutkimusalue jaettiin kolmeen osa-alueeseen A, B ja C. Jakoperusteena käytettiin 2020 suden kanta-arvion mukaisia susireviirien sijainteja. Alueet muodostettiin reviirien muodostamien väljien ryhmien ympärille. Jotkin yksittäiset, irralliset reviirit sekä rajareviirit jätettiin osa-alueiden ulkopuolelle (kuva 36).



Kuva 36. Hirven, valkohäntäpeuran ja metsäkauriin yhteenlaskettu kanta-arvio ja osa-alueet. Lähde: Luonnonvarakeskus.

Lopuksi osa-alueiden reviireille laskettiin tunnusluvut reviireiden kokovaihtelusta sekä saalistihydestä. Tulokset on esitetty taulukossa 10.

Taulukko 10. Tutkimusalueen osa-alueiden susireviirien kokovaihtelu ja saalistiheys. Lyhenneet: pa = pinta-ala, ka = keskiarvo, min = minimi, max = maksimi. Lähde: Luonnonvarakeskus.

Osa-alue	Reviirilkm	Keski-pa	Min-pa	Max-pa	Saalis-ka	Saalis-min	Saalis-max
A	17	1192	405	2642	4.6	1.5	7.7
B	8	914	629	1568	13.7	11.7	15.4
C	12	860	335	1536	43.0	32.5	69.8

Taajamien ja vesistöjen tapaan saadut tunnusluvut toimivat parametreina maksimaalisen reviirimäärän simulointilaskennassa.

Reviirien simulointilaskenta

Tutkimusalueen reviirien teoreettisen maksimimäärän laskenta tapahtui paikkatietojärjestelmässä (Esri ArcGIS for Desktop 10.6) tarkoitusta varten kehitetyllä simulointiohjelmalla. Laskentaa ohjaavina syöteinä toimivat vuoden 2020 suden kanta-arvion elinpiireille lasketut tunnusluvut. Simuloinnin tarkoituksena on sijoittaa laskenta-alueelle mahdollisimman monta susireviiriä satunnaisperiaatteella siten, että reviirien sijoittumisessa huomioidaan aikaisemmin lasketut elinympäristökijät sekä saaliskanta ja että reviirit pyrkivät hyödyntämään mahdollisimman suuren osan käytettävissä olevasta laskenta-alueesta.

Laskenta-alueena oli poronhoitoalueen ulkopuolinen Manner-Suomi mukaan lukien Lounais-Suomen mantereeseen välittömässä läheisyydessä sijaitsevat suurimmat yksittäiset saaret. Alueen kokonaispinta-ala oli n. 208 500 km².

Laskennan ensimmäisessä vaiheessa alue jaettiin 1 x 1 km ruutuihin (soluihin). Kuhunkin soluun laskettiin tietä siinä olevasta taajamien ja vesistön määrästä sekä hirven, valkohäntäpeuran ja metsäkauriin jäävän kannan summa-arvio (yksilöä / 1000 ha) metsästysseurojen ilmoittamien lukujen mukaan interpoloidusta tasopinnasta.

Tämän jälkeen laskenta jaettiin kahteen simulointiskenaarioon. Yksi skenaario sisältää ohjeituksen siitä, kuinka suuria simuloitavat reviirit voivat olla, sekä ympäristörajoitteet, jotka ohjaavat reviirien sijoittumista alueelle. Käytännössä ympäristörajoitteilla pyritään sulkemaan pois tilanteet, joissa reviiri muodostuisi liikkumisrajoitteen, esimerkiksi suuren vesialueen, molemmille puolille siten, että reviirin puolustaminen olisi laumalle/parille käytännössä hankalaa, ellei mahdotonta.

Simuloinnissa tietyn reviirin pienin ja suurin sallittu pinta-ala määräytyy ko. alueen saaliskannan koon mukaan. Kuhunkin alueen soluun tallennettiin tieto saaliskannan koosta sekä sallitun yksittäisen reviirikoon vaihteluväli. Käytettyjen skenaarioiden laskentaparametrit ja rajoitteet olivat seuraavat.

Skenaario 1:

Saaliskanta (yks / 1000 ha)	Sallittu revii- ripinta-ala
0–10	700–1400
10.1–30	700–1200
Yli 30	500–1000

Lisäksi reviiiri ei voi laajentua soluun, jos solu leikkaa vesistöä, jonka pinta-ala on vähintään 10 km², tai taajamaa, jonka pinta-ala on yli 15 km² tai asukasluku yli 10 000, tai jos vesistöjen ja taajamien yhteenlaskettu pinta-ala solussa on yli 30 %.

Skenaario 2:

Saaliskanta (yks / 1000 ha)	Sallittu revii- ripinta-ala
0–10	600–1400
10.1–30	500–1200
Yli 30	300–900

Lisäksi reviiiri ei voi laajentua soluun, jos solu leikkaa vesistöä, jonka pinta-ala on vähintään 10 km² ja veden osuus solussa on yli 50 %, tai taajamaa, jonka pinta-ala on yli 15 km² tai sen asukasluku on yli 10 000 ja taajaman osuus solusta on yli 50 %.

Molemmista skenaarioista ajettiin kymmeniä simuloitteja. Yksi simulointi tuottaa yhden vektorimuotoisen paikkatietoaineiston, jossa on satunnaistamisperiaatteella muodostettu laskenta-alueelle mahdollisimman monta reviiiriä optimoimalla käytettävissä oleva tila.

Simuloitujen reviiirien muodostaminen

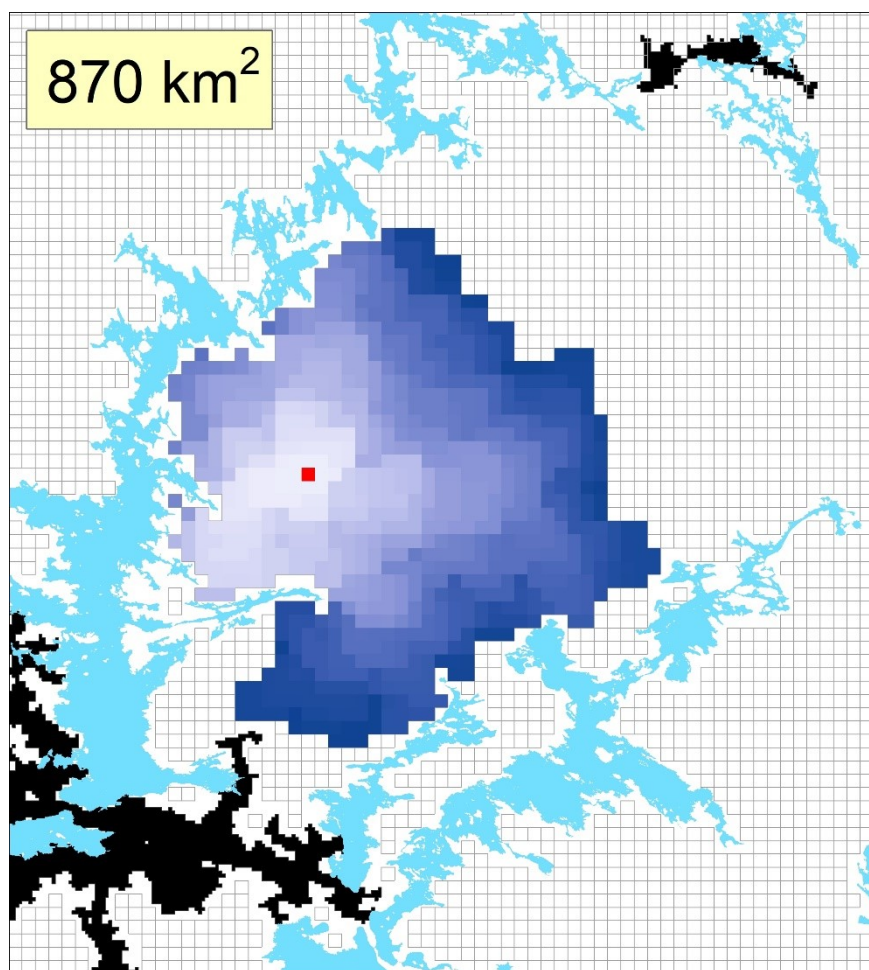
Simulointilaskenta perustuu satunnaisuuteen. Satunnaisuus koskee sekä reviiirien sijoittumista että muotoa. Ennen ensimmäisen reviiirin muodostamista laskenta-alueelta poistetaan solut, jotka eivät täytä elinympäristölle skenaariossa asetettuja vaatimuksia eli vesistön ja/tai ihmis-asutuksen määrä ylittää sallitut minimirajat. Reviiirit voivat syntyä ja levittäytyä jäljelle jääneisiin soluihin.

Ensimmäisen muodostettavan reviiirin sijainti alueella määräytyy satunnaisesti arpomalla jäljellä olevista soluista aloituskohta. Soluun tallennettu saaliskannan koko määrää vaihteluvälin, jonka kokoiseksi reviiiri voi minimissään ja maksimissaan kasvaa. Vaihteluvälit on esitetty edellä kuvatuissa skenaariotauluissa. Tämän jälkeen luotavan reviiirin tavoitekokoa arvotaan satunnaisesti vaihteluvälin rajoissa.

Aloituskohdan arpomisen jälkeen simuloitava reviiiri alkaa laajentua aktiivisen solun naapurisoluihin. Naapureiksi lasketaan solut, jotka ovat kiinni aktiivisessa solussa joko sivusta tai kulmastaan. Yhdellä solulla voi siten olla naapureita nollasta kahdeksaan. Jos aktiivisella solulla ei ole lainkaan naapureita, reviiirin laajentuminen ei kyseisessä kohdassa voi enää jatkua. Laajentumisen aikana naapureista poimitaan satunnaisesti yksi kerrallaan ja solu lisätään syntyvään reviiiriin. Lisäyksen yhteydessä saaliskannan kokoa lisättävän solun osalta ei enää huomioida. Reviiirin laajentuessa solu kerrallaan jo saavutettua pinta-alaa verrataan tavoitekokoon. Jos reviiiri on saavuttanut tavoitekokonsa, sen laajentuminen päättyy. Jos tavoitekokoa ei ole saavutettu,

valitaan naapureista satunnaisesti uusi solu vertailuun. Kun aktiivisen solun kaikki naapurit on käsitelty, valitaan satunnaisesti jokin siihen mennessä reviiriin lisätyistä ulkoreunasoluista uudeksi aktiiviseksi soluksi. Tämän jälkeen reviirin laajentuminen jatkuu aktiivisen solun naapureista solu kerrallaan edellä kuvatulla tavalla, kunnes laajentuminen ei enää ole mahdollista.

Reviirin laajentuminen voi päättyä kahdella tavalla: a) reviiri saavuttaa tavoitekokonsa, tai b) reviirin ympäristössä ei ole enää jäljellä yhtään naapurisolua, johon laajentuminen voisi tapahtua. Kun laajentuminen on päättynyt, muodostuneen reviirin kokoa verrataan sen aloituskohdassa määriteltyyn reviirikoon sallittuun vaihteluväliin. Jos reviirin koko on vähintään vaihteluvälin minimi, se hyväksytään mukaan, reviiri lisätään tulosaineistoon ja se saa yksilöivän tunnuksen (=juokseva numero). Laajentumisen periaate on esitetty kuvassa 37. Esimerkkikuvassa laskenta-alueelta on satunnaisesti arvottu reviirin aloituskohta (punainen solu) ja reviirin tavoitekoko on niin ikään arvottu satunnaisesti solussa olevan saaliskannan koon määräämään vaihteluvälin rajoissa. Tavoitekooksi on kuvan esimerkissä tullut 870 km^2 . Tämän jälkeen reviiri on laajentunut ympäristöönsä, kunnes tavoitekoko on saavutettu. Laajentumisen etenemisjärjestys on esitetty sinisen sävyillä; mitä tummempi sävy, sitä myöhäisemmässä vaiheessa solu on lisätty mukaan. Esimerkissä elinympäristörajoitteina käytetyillä suurilla vesistöillä ja taajamilla on ollut selkeä vaikutus laajenemisen etenemissuuntaan.



Kuva 37. Yksittäisen reviirin laajentumisen periaate. Lähde: Luonnonvarakeskus.

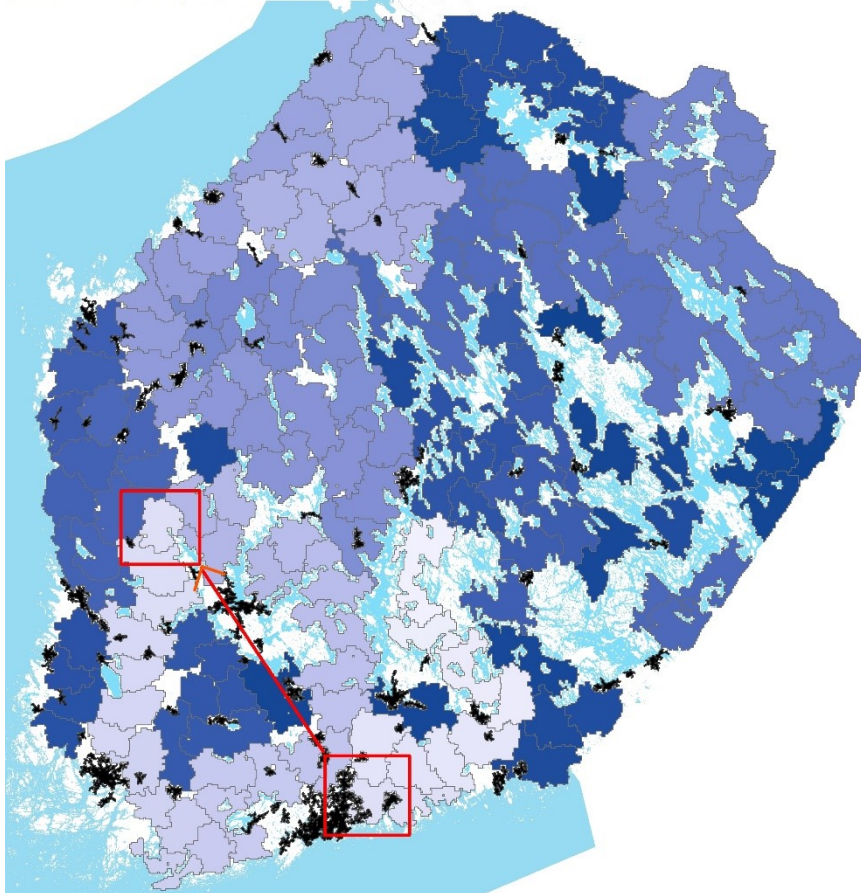
Laajenemisen päätyttyä seuraavan reviirin aloituskohta arvotaan satunnaisesti alkavaksi edellisen reviirin jostakin reunasolusta. Uuden valituksi tulleen aloituskohdan saaliskannan koko määrittää muodostuvan reviirin tavoitekoon edellä esitetyn periaatteen mukaisesti. Koska uuden reviirin muodostus alkaa edellisen reviirin reunasta, tulee koko alueen tilankäyttö mahdollisimman tehokkaasti optimoiduksi. Uusien reviirien muodostusta jatketaan, kunnes kaikki las-kenta-alueen elinympäristövaatimukset täyttävät solut on käyty läpi.

Koska alueen maisema on vesistöjen ja ihmisasutuksen pirstaloima, laajentuminen voi edetä tilanteeseen, jossa uusia reviirejä ei voi enää syntyä edellisen reviirin viereen. Tällaisissa tapauk-sissa jäljellä olevista alueen soluista arvotaan satunnaisesti uusi aloituskohta samoin periaattein kuten ensimmäisen reviirin kohdallakin. Tämän jälkeen reviirien syntyminen ja laajentuminen jatkuu edellä kuvatulla tavalla. Simulointi päättyy, kun kaikki alueen solut on käyty läpi eikä uusia reviirejä ole enää mahdollista syntyä.

Simuloinnin etenemistä on mahdollista tarkastella tulosaineistojen reviirit yksilöivän tunnuslu-vun perusteella. Koska luku on juokseva numero väliltä 1 - reviirien lukumäärä, voidaan reviirit symboloida yksittäisen reviirin laajentumisen periaatteen mukaisesti käyttämällä värisävyjä. Ku-vassa 38 on esitetty yhden simuloinnin tuloksena syntyneiden reviirien syntyjärjestys; mitä tum-mempi sinisen sävy, sitä myöhemässä simulointivaiheessa reviiri on syntynyt. Esimerkissä en-simmäinen reviiri on syntynyt alueen keskiosaan ja laajentuminen on jatkunut etelään päättyen pääkaupunkiseudun suuriin asutuskeskuksiin. Tämän jälkeen levittäytyminen on jatkunut uu-desta satunnaiskohdasta (nuolen osoittama neliö). Reviirien syntyminen on jatkunut samalla periaatteella, kunnes alueen kaikki elinympäristökriteerit täyttävät solut on käyty läpi. Simu-loinnin tuloksena alueelle on syntynyt kaikkiaan 163 reviiriä keskipinta-alan ollessa 933 km². Alueen kokonaispinta-alasta 72,9 % on allokoitunut reviireille. Valkoiset alueet eivät ole olleet riittävän yhtenäisiä ja/tai laajoja reviirien syntymiselle.

Simulaatio 4 (933 km²)

163 reviiiriä, allokoitu: 72.9%



Kuva 38. Yksittäisen simuloinnin tulos reviiirien syntyjärjestyksestä. Lähde: Luonnonvarakeskus.

Simuloiteja toistetaan kussakin skenaariossa määritelly määrä. Reviiirien lukumäärä, koko, muoto ja sijainti voivat vaihdella simuloitien välillä huomattavasti riippuen käytetyistä parametreista.

6.3. Genetiikka

6.3.1. Aineistot

Tämän raportin geneettinen aineisto pohjautuu pääosin 17 mikrosatelliittimarkkeriin. Vuosien 1995–2009 aineisto on julkaistu kansainvälisissä tieteellisissä julkaisusarjoissa osana Suomen susien populaatiogenetiikkaa käsitteleviä tieteellisiä julkaisuja (Aspi ym. 2006; Jansson ym. 2012; Jansson ym. 2014; Niskanen ym. 2014). Vuosien 2010–2021 geneettinen aineisto on aikaisemmin julkaisematonta. Genetiikkatuloksia ei hyödynnetä mallinnuksessa vielä tässä väliraportissa, mutta syksyllä 2022 julkaistavaa loppuraporttia varten genetiikkatulokset integroidaan malliin. Lisäksi aiemmin julkaistua kokogenomiaineistoa (Smeds ym. 2019 ja 2020) on käytetty tässä väliraportissa susien efektiivisen populaatiokoon arviointiin (tarkempi kuvaus alla).

Kudosnäytteisiin pohjautuva aineisto vuosilta 1995–2018

Ajallisesti luokiteltu kudoksenäyteaineisto pohjautuu kuolleisiin yksilöihin, joille on tehty iänmääritys hampaiden juurisementin vuosirenkaiden perusteella. Ikätiedon avulla pystyttiin laskemaan yksilöiden tarkka syntymävuosi, minkä jälkeen yksilöt ryhmiteltiin kolmen vuoden aikajaksoihin syntymävuoden perusteella (taulukko 11), samoin kuin Jansson ym. (2012) olivat tehneet. Kolme vuotta vastaa pyöreästi suomalaisille susille arvioitua sukupolven pituutta 3,4 vuotta (Aspi ym. 2006). Näin saatiin kasvatettua näytemäärää kussakin ajallisessa ryhmässä sopivaksi analyysejä varten. Iänmääritykset eivät ole vielä valmistuneet vuotta 2018 tuoreemmista näytteistä, minkä vuoksi aineisto rajautuu vuoteen 2018. Ennen vuotta 2014 kerätyt näytteet on genotyyppitetty Oulun yliopistossa ja sitä tuoreemmat näytteet Turun yliopiston evoluutiobiologian sovelluskeskuksessa.

Taulukko 11. Näytemäärät kuolleista yksilöistä, jotka on jaettu kolmen vuoden pituisiin sukupolviin syntymävuoden perustella. Lähde: Luonnonvarakeskus ja Oulun yliopisto.

Sukupolvi	Näytemäärä
1995–1997	22
1998–2000	40
2001–2003	57
2004–2006	84
2007–2009	87
2010–2012	66
2013–2015	100
2016–2018	71

Kannanseuranta-aineisto vuosilta 2014–2020

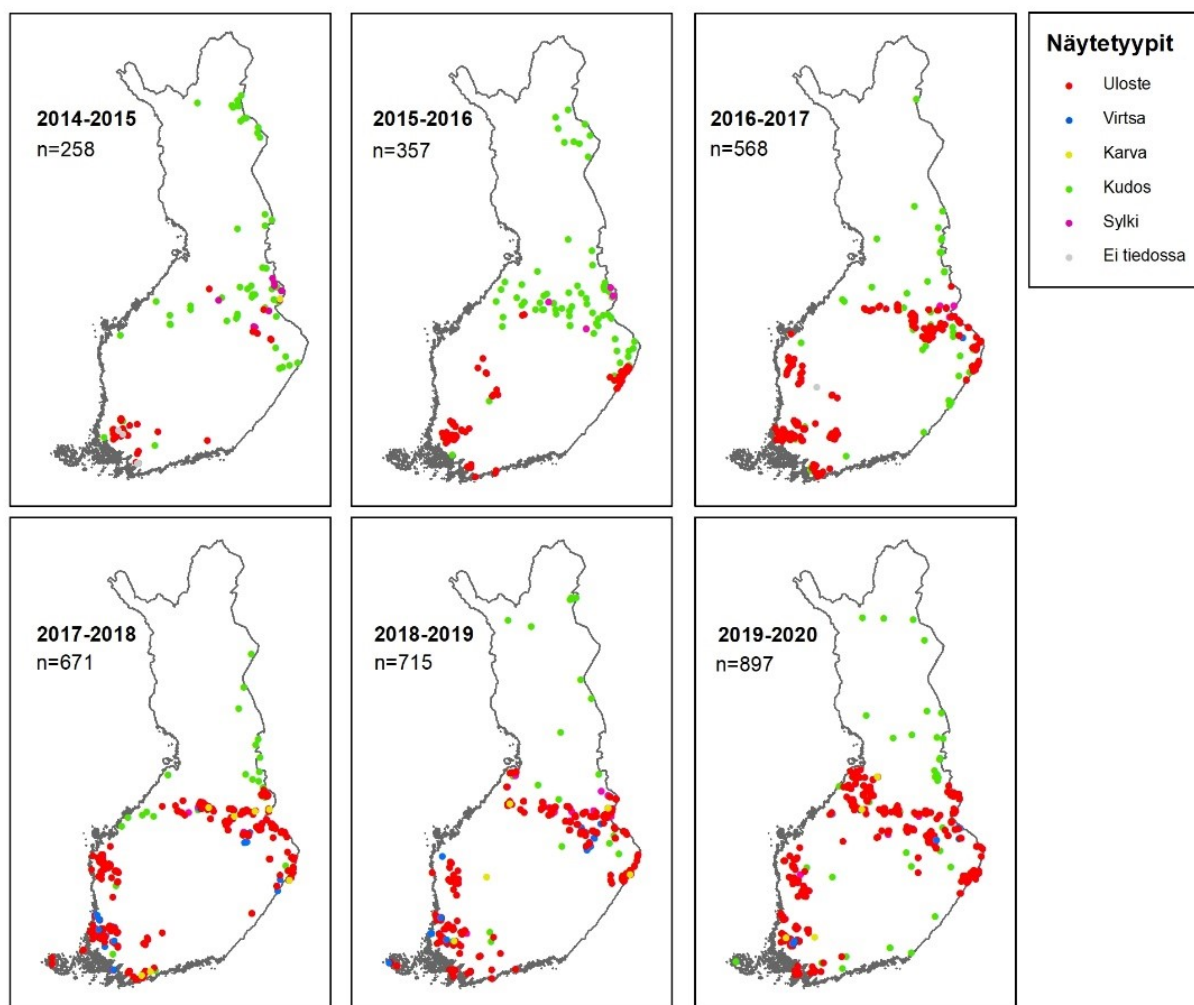
Vuodesta 2014 lähtien Luonnonvarakeskus on hyödyntänyt DNA-analyysejä susikannan seurannassa ja kannanarvioinnissa. Aineistoa on käytetty kannan koon arvioimiseen vuodesta 2016 lähtien (Luke 2016), reviirirajojen määrittämiseen vuodesta 2017 lähtien (Luke ym. 2017) ja tämä vuonna myös lauman sisäisten sukulaisuuksien selvittämiseen (Heikkinen ym. 2021).

Näytteet ovat pääosin non-invasiivisesti kerättyjä, eli ne ovat luonnosta löytyneitä näytteitä eikä näytteenotto ole häirinnyt tutkittavaa lajia. Koska näytekeräys tapahtuu pääosin talvella tässä raportissa mainitut näytekeräyskaudet sisältävät kaksi vuosilukua. Aineiston runsain näytetyyppi ovat ulostenäytteet, joita vapaaehtoiset kerääjät ja Luken työntekijät ovat keränneet lumelta talvikauden aikana (taulukko 12). Viime vuosina lumelta on kerätty talteen myös virtsanäytteitä. Lisäksi pannoituksen tai pentupesällä käynnin yhteydessä susilta on otettu sylkinäytteitä. Näiden lisäksi on vähäisissä määrissä kerätty myös muun tyyppisiä näytteitä kuten karva- tai verinäytteitä. Myös kudoksenäyteaineiston kudoksenäytteet näiltä vuosilta (2014–2020) on sisällytetty tähän aineistoon, sillä ne ovat runsaudeltaan toiseksi suurin näytetyyppi, joten niiden lisäys mahdollistaa kattavan otannan populaatiosta. Erytisen runsas kudoksenäyteaineisto kerättiin kausina 2014–2015 ja 2015–2016, jolloin kannanhoidollisen metsästyksen seurauksena jopa 30 % keräyskauden näytteistä oli kudoksenäytteitä. DNA-näytteiden määrä sekä näytteiden keräysalueiden laajuus ovat kasvaneet vuosien aikana (kuva 39). Keräyskaudella 2014–2015 näytteitä kerättiin 38 kunnan alueelta ja kaudella 2019–2020 keräyskaudella näytekeräys kattoi

82 kuntaa (taulukko 13). Kuvasta ja taulukosta näkee, että ulostenäytteitä on kerätty vuosi vuodelta enemmän, joten niiden osuus kaikista näytteistä on kasvanut huomattavasti.

Taulukko 12. Erilaisten näytteiden määrät kullakin näytekerauskaudella. Muu-kategoria sisältää harvinaiset näytetyypit kuten karva- ja verinäytteet. Lähde: Luonnonvarakeskus.

Keräyskausi	Uloste	Kudos	Virtsa	Sylki	Muu
2014–2015	120	52	0	13	1
2015–2016	188	79	5	7	0
2016–2017	332	56	7	12	0
2017–2018	417	28	36	7	12
2018–2019	424	21	28	92	5
2019–2020	633	39	21	12	8



Kuva 39. Näytteiden keräyssijainnit kaikkina kannanseurannan näytteidenkeräysvuosina (2014–2020). Lähde: Luonnonvarakeskus.

Luonnonvarakeskus on tilannut näytteiden genotyyppityksen ja yksilöntunnistuksen Turun evoluutiobiologian sovelluskeskuksesta. Analyysissa on käytetty samoja 17 mikrosatelliittilokusta, joita on käytetty aiemmissa geneettisissä susitutkimuksissa (ks. yllä). Vain ne yksilöt, joiden genotyyppitys onnistui vähintään 15 lokuksella, on hyväksytty mukaan yksilötietokantaan. Kyseessä on yleinen käytäntö, kun on kyse heikkolaatuisista DNA-näytteistä, kuten uloste- ja virtsanäytteistä. Mahdollisten genotyyppitysvirheiden todennäköisyys on sitä pienempi mitä parempi näyte on, ja sen vuoksi mukaan otetaan vain näytteet, joiden genotyyppitys on onnistunut hyvin. Genotyyppityksen lisäksi näytteille on tehty yleisesti risteymien tunnistamiseen käytetty analyysi NewHybrids-ohjelmalla (Anderson & Thompson 2002), jonka avulla on saatu todennäköisyys sille, onko yksilö susi, koira vai niiden välinen risteymä (ensimmäisen polven risteymä: F1 tai takaisinristeymä: F1 × susi). Analyyseissä vertailuaineistona käytettiin suomalaisia (N=292) ja venäläisiä (N=44) susia artikkelien Aspi ym. (2009) ja Jansson ym. (2012) aineistosta. Koirien vertailuaineisto koostui eläinlääkäreiltä saaduista koiranäytteistä (N=43), jotka genotyyppitettiin Turun evoluutiobiologian sovelluskeskuksessa samoilla mikrosatelliittilokuksilla, sekä Hannes Lohelta Helsingin yliopistosta saaduista saksanpaimenkoirien ja laikojen näytteistä (N=35), jotka genotyyppitettiin Oulun yliopistossa ja aineisto luovutettiin Turun evoluutiobiologian sovelluskeskuksen käyttöön.

Taulukko 13. Analysoitujen näytteiden, yksilöiden ja näytteidenkeräyskuntien määrät kannaseuranta-aineistossa 2014–2020. Taulukkoon merkitty myös jokaisena vuotena uusien, ensimmäistä kertaa havaittujen yksilöiden määrät. Näytteenottokunta puuttui 89 näytteestä. Lähde: Luonnonvarakeskus.

Keräyskausi	Analysoidut näytteet	Yksilömäärä	Kumulat. yksilöiden määrä	Uudelleenotantatahti	Uudet yksilöt	Keräyskuntien määrä
2014–2015	264	98	186	1.90	98	39
2015–2016	367	123	279	2.27	110	48
2016–2017	578	147	407	2.77	115	55
2017–2018	686	138	500	3.62	83	63
2018–2019	732	230	570	2.48	160	66
2019–2020	907	234	713	2.93	134	82

Kullakin keräyskaudella 50 % susista havaittiin geneettisessä aineistossa kerran ja toiset 50 % havaittiin aineistossa 2–19 kertaa. Kun eri keräysvuosien yksilöitä verrattiin keskenään 509 sutta (73 %) tavattiin vain yhtenä keräyskautena ja loput 188 sutta (27 %) tavattiin 2–6 keräyskaudella.

Analyysistä ja sen käyttötarkoituksesta riippuen aineistona on käytetty kaikkia yksilöitä kaikilta keräyskausilta (N=979), maantieteellisesti tasaisella otannalla poimittuja näytteitä (N=840) tai vain kunakin vuonna uusia, ensimmäistä kertaa havaittuja yksilöitä (N=697). Lisäksi joihinkin analyysihin tarvittiin lähisukulaisista karsittua aineistoa (N=77) tai pelkästään lisääntyviä susia (alfa) yhdeltä näytteidenkeräysvuodelta (2018–2019, N=27). Käytetyn aineiston kuvaus löytyy jokaisen analyysin yhteydestä erikseen.

Aineisto naapurimaiden susipopulaatioista ja tunnetuista immigranteista

Oulun yliopiston geneettisessä aineistossa on myös Skandinavian ja Venäjän susipopulaatioista genotyyppitettyjä yksilöitä sekä geneettisesti tunnistettuja immigrantteja (taulukko 14). Suomen susikannasta tunnistettuja immigrantteja on yhteensä kolme: yksi on Skandinavisessa radio-seurantatutkimuksessa ollut yksilö, joka kulki Norjasta Suomeen vuosien 2003–2005 välillä (Wabakken ym. 2007) ja kaksi muuta on kokogenomianalyysien perusteella Skandinavisiksi tunnistettuja yksilöitä (Smeds ym. 2020). Mikael Åkesson (Sveriges landbruksuniversitet, SLU) on luovuttanut Oulun yliopiston käyttöön näytteitä Skandinaviasta kerätyistä susista; Ruotsista (N=5, 1989–2000) ja Norjasta (N=5, 1999–2001). Skandinavian susinäytteet ovat suhteellisen vanhoja eivätkä enää kuvaa populaation nykytilannetta, joten seuraavaa raporttia varten pyrimme hankkimaan tuoreempia näytteitä Skandinaviasta. Skandinavian susikannasta on kerätty myös näytteitä, jotka on tunnistettu olevan alun perin peräisin Suomen tai Venäjän susipopulaatiosta (N=7). Venäläiset susinäytteet on kerätty pääosin Venäjän Karjalasta, mutta osa näytteistä on peräisin kauempaa Venäjältä Arkangelista, eli Vienankaupungista. Vanhemmat Karjalasta kerätyt näytteet ovat vuosilta 1999–2010, joten joissakin analyyseissä käytimme ainoastaan tuoreempia näytteitä vuosilta 2015–2018.

Taulukko 14. Aineisto naapurimaiden susipopulaatioista ja geneettisesti tunnistetuista immigranteista. Lähde: Luonnonvarakeskus ja Oulun yliopisto.

Keräysalue	Aineiston lähde	Näytemäärä	Keräysvuodet
Suomi	Immigrantit Skandinaviasta	3	2005, 2014
Skandinavia	Ruotsi ja Norja	10	1989–2001
	Immigrantit Suomesta/Venäjältä	7	1977–2011
Venäjä	Karjala	27	1999–2010
	Karjala	30	2015–2018
	Arkangeli	6	1995–2000

Kokogenomiaineisto vuosilta 2000–2016

Aineistona käytettiin aiemmin julkaistuja (Smeds ym. 2019 ja 2020) kokogenomisekvensejä 95 suomalaisesta sudesta, joiden kudospäätteet oli kerätty vuosina 2000–2016 eri puolilta Suomea (liite 2, taulukko L2.1). Näistä 81 yksilön ikä oli tiedossa, joten niiden syntymävuosi pystyttiin laskemaan. Susien syntymävuodet ajoittuivat vuosiin 1994–2016. Sekvenssidata oli erittäin korkealaatuista (sekvensointisyvyys 30x) ja siitä johdetut genotyypit valittiin huolella genotyyppitysvirheiden välttämiseksi.

6.3.2. Menetelmät

Ajalliset ja maantieteelliset muutokset geneettisessä monimuotoisuudessa

Standardoitu yksilökohtainen heterotsygotia-aste (sMLHs) määritellään yksilön heterotsygotisten lokusten määränä jaettuna populaation keskimääräisten lokuspohjaisten heterotsygotia-asteiden summalla. Korkea heterotsygotia-aste kertoo yksilön korkeasta geneettisestä monimuotoisuudesta, kun taas matala heterotsygotia-arvo viittaa sukusiitokseen, sillä se tunnetusti vähentää yksilöiden geneettistä monimuotoisuutta. Yksilökohtaiset heterotsygotia-asteet

laskettiin sekä kuolleiden susien kudoksenäytteisiin pohjautuvasta aineistosta (v. 1995–2018) että kannanseuranta-aineistosta, joka koostuu pääasiassa non-invasiivisesti kerätyistä näytteistä (v. 2014–2020), käyttämällä R-laskentaympäristön (versio 4.0.5) analysointipakettia nimeltä inbreedR (Stoffel ym. 2016). Kudoksenäyteaineiston yksilöt jaettiin sukupolviin synnyinvuoden perusteella ja kunkin sukupolven yksilöille tehtiin oma viulukuvaaja R-laskentaympäristön pakeilla ggplot2 (Wickham 2016), niin että x-akselilla sijaitsevat sukupolvet aikajärjestyksessä ja y-akselilla on nähtävissä sukupolven yksilöiden heterotsygotia-asteiden vaihtelu ja keskimääräinen arvo (piste). Ajallisessa järjestyksessä olevien sukupolvien ja sukupolven keskimääräisten heterotsygotia-asteiden välistä riippuvuutta testattiin regressioanalyysillä. Kannanseuranta-aineistosta lasketuista heterotsygotia-arvoista tehtiin samalla tavalla kuvaaja käyttäen x-akselilla näytteidenkeräyskausia ja y-akselilla kuvattiin kyseisen kauden yksilöiden heterotsygotia-asteiden vaihteluväli ja keräysvuoden keskimääräinen arvo (piste).

Muiden geneettistä monimuotoisuutta mittaavien estimaattien laskemiseen käytettiin kannanseuranta-aineiston kaikkia yksilöitä kaikilta keräyskausilta (N=979), sekä maantieteellisesti tasaisella otannalla poimittuja näytteitä (N=840). Kummastakin aineistoista laskettiin odotettu heterotsygotia (H_s ; havaittujen alleelifrekvenssien perusteella laskettu heterotsygotia, olettaen että populaatio on Hardy-Weinbergin tasapainossa) ja alleelirikkaus (A_R ; näytekokoon suhteutettu alleelien keskimääräinen lukumäärä) käyttäen R-laskentaympäristön analysointipakettia nimeltä adegenet (Jombart 2008) ja PopGenReport (Gruber & Adamack 2015). Sukusiitosarvot (F_{IS}) laskettiin Genepop-ohjelmalla v. 4.7 (Raymond & Rousset 1995). Kyseinen arvo mittaa onko populaatiossa heterotsygotian vajeusta tai ylimäärää. Jos arvo on lähellä nollaa heterotsygoottien (kaksi erilaista alleelia lokuksessa) ja homotsygoottien (kaksi samaa alleelia lokuksessa) lukumäärät ovat tasapainossa. Jos arvo on positiivinen, esiintyy populaatiossa odotettua enemmän homotsygoottisia yksilöitä. Tilastollisen merkitsevyyden testaukseen käytettiin R-laskentaympäristön lineaariregressiota käyttämällä näytteidenkeräysvuotta ajallisena muuttujana.

Geneettisessä monimuotoisuudessa olevien mahdollisten maantieteellisten erojen selvittämiseksi kannanseuranta-aineistosta otettiin yksi, kaikista viimeisin raporttiin sisällytetty näytteidenkeräyskausi 2019–2020 (N=193). Kauden yksilöt jaettiin kolmeen suunnilleen yhtä suureen alueeseen näytteidenkeräyspaikan perusteella ja nimettiin seuraavasti: Itä-Suomi (N=75), pohjalaismaakunnat (N=60) ja Lounais-Suomi (N=58). Mukaan otettiin vain kaikkein uusin aineisto, koska sudet ovat vasta 2000-luvun puolella pysyvästi asettuneet Lounais-Suomeen. Mahdollisten maantieteellisten erojen havaitsemiseksi sukusiitoksen määrässä, näiden kolmen alueen yksilöiden heterotsygotia-asteiden keskiarvojen erojen merkitsevyyttä testattiin käyttämällä yksisuuntaista ANOVA:a. Koska ero oli tilastollisesti merkitsevä, käytettiin myös Tukey B post-hoc testiä sen selvittämiseksi, mitkä alueet erosivat toisistaan merkitsevästi. Lasku yksilöiden heterotsygotia-asteesta kuvaa yksilökohtaisen geneettisen monimuotoisuuden laskua ja on yleensä seurausta sukusiitoksen määrän kasvusta.

Fennoskandian susikantojen geneettinen rakenne ja muuttoliike

Suomen susipopulaation mahdollista jakautumista pienempiin osapopulaatioihin tutkittiin käyttämällä R-laskentaympäristössä käytettävää populaatiogeneettistä analysointipakettia nimeltä LEA (Frichot ja Francois 2014), sekä STRUCTURE-ohjelmaa (Pritchard ym. 2000).

LEA-analysipaketilla aineistolle tehtiin pääkomponenttianalyysi, jota voidaan käyttää geneettisesti toisiaan lähellä olevien yksilöiden klusterien eli ryppäiden tunnistamiseen ja geneettisten erojen kuvaamiseen. Geneettinen vaihtelu jaetaan kahteen osaan: ryhmän sisäiseen ja ryhmän ulkoiseen, ja ryhmien ulkoinen vaihtelu maksimoidaan. Tulos voidaan esittää kuvana, jossa X-akseli kuvaa geneettistä muuntelua, jossa ryhmien välinen vaihtelu on maksimoitu. Y-akseli

puolestaan kuvaa sellaista geneettistä muuntelua, jossa ryhmien välinen muuntelu on toiseksi suurinta.

STRUCTURE-ohjelma perustuu bayesilaiseen malliin, jonka avulla voi tunnistaa aineistossa olevien geneettisten klusterien (K) määrän. Ohjelman on herkkä sille, että näytteiden joukossa on paljon toisilleen sukua olevia yksilöitä. Mikäli tällaisia sukulaisjoukkoja on aineistossa, STRUCTURE-ohjelma voi määrittää nämä sukulaisryhmät geneettisesti omiksi ryhmikseen ja antaa tulokseksi suuren määrän eri populaatioita. Jotta tältä virheeltä vältyttäisiin, mukaan otettiin ainoastaan joko yksilöt, joista lähisukulaiset oli poistettu (N=77) tai vain laumojen lisääntyvät yksilöt eli alfasudet yhdeltä näytteidenkeräyskaudelta (N=27). Aineistosta löytyvät lähisukulaiset tunnistettiin käyttämällä ML-RELATE-ohjelmaa (Kalinowski ym. 2006) ja poistamalla aina toisen lähisukulaisparista. Pelkästään alfasusien sisällyttäminen ei varsinaisesti poista mahdollisuutta, että aineistossa on myös toisilleen sukua olevia yksilöitä, mutta se karsii sukulaisten määrää koska laumojen pentuja ei oteta huomioon ja pienestä näytekoosta huolimatta se kuvaa hyvin populaatiota juuri siksi, että yksilöt ovat niitä, jotka lisääntyvät ja niiden jälkeläiset muodostavat seuraavan sukupolven. Vuosi 2018 valittiin, koska kyseiseltä vuodelta oli mahdollista saada aineistoa mahdollisimman monesta alfasudesta (27 yksilöä). Analyysiin otettiin mukaan ruotsalaiset ja venäläiset susinäytteet (taulukko 14), jotta nähtiin, voidaanko eri maiden susiyksilöt erottaa toisistaan geneettisesti. Analyysiin sisällytettiin myös aikaisemmissa tutkimuksissa tunnistetut immigranttisudet. STRUCTURE-analyysillä testattiin useita eri vaihtoehtoisia arvioita populaatioiden määrästä (K 1–10) ja kullakin oletuksella tehtiin kolme toistoa. Ajoissa burn-in-arvoiksi asetettiin 50 000 ja MCMC (Markov Chain Monte Carlo) toistojen määräksi 500 000. Tulosten avulla arvioitiin todennäköisin populaatioiden määrä STRUCTURE HARVESTER-ohjelman (Earl & vonHoldt 2012) avulla käyttäen Evanno-menetelmää (Evanno ym. 2005).

RUBIAS-ohjelmaa (Moran & Anderson 2018) käytettiin eri maiden susipopulaatioille tyypillisten yksilöiden geneettiseen tunnistamiseen. Aineistolle annetaan vertailuaineistoksi yksilöt, jotka geneettisesti edustavat kunkin maan populaatiota (Suomi, Skandinavia, Venäjä). Tähän käytettiin suomalaisilla alfasusilla tehdyn STRUCTURE-ajon tuloksia arvolla K = 3, jolla tunnistettiin kullekin alueelle tunnusomaiset yksilöt niin, että yksilöiden todennäköisyys kuulua kyseiseen populaatioon tuli olla yli 70 % (N=73). Tässä pitää kuitenkin huomioida se, että yli 70 % todennäköisyydellä suomalaisiksi määritetyt alfasudet olivat pääosin Lounais-Suomesta, eli edustavat yhdeltä maantieteelliseltä alueelta pientä, mutta geneettisesti parhaiten erottuvaa joukkoa. Tämän vertailuaineiston avulla RUBIAS-ohjelmalla pystyttiin määrittämään kaikille kannanseuranta-aineiston yksilöille todennäköisyys kuulua kuhunkin populaatioon. Vuoden 2019–2020 kannanseuranta-aineiston tuloksista piirrettiin karttakuva, johon merkittiin ne yksilöt, jotka genotyypin perusteella olivat suomalaisille tai venäläisille susille tyypillisiä yksilöitä (99 % todennäköisyys). Yksilöt, joiden todennäköisyys kuulua kumpaankaan näistä jäi alle tämän, merkittiin genotyypiltään sekoittuneiksi (engl. admixed). Kyseisenä näytteidenkeräyskautena ei ollut skandinaavisiksi susiksi tunnistettavia yksilöitä. Kartta tehtiin käyttämällä R-laskentaympäristön pakettia ggplot2 (Wickham 2016) niin että värit kuvaavat kunkin näytteenottopisteen yksilön todennäköisyyttä kuulua suomalaisiin tai venäläisiin susiin. Näytteenottopisteeksi valittiin se sijainti, jossa yksilö oli havaittu ensimmäisen kerran geneettisessä aineistossa. Yksilöitä, joiden sijaintitieto puuttui (N=13), ei merkitty karttaan.

Yksilöiden liikkumista Suomen, Ruotsin ja Venäjän välillä arvioitiin Genepop- ja BayesAss-ohjelmilla (Wilson & Rannala 2003). Ohjelmien käyttämät oletukset aineistosta eroavat huomattavasti toisistaan. GenePop-ohjelman käyttämä menetelmä migraatiotahdin arviointiin olettaa muun muassa, ettei aineistossa ole sukulaisia. Tämän vuoksi käytettiin kannanseuranta-aineistoa, josta sukulaiset oli karsittu (N=77). Venäläisenä vertailuaineistona käytettiin vain uusimpia näytteitä Venäjän Karjalasta (v. 2015–2018) ja niistäkin karsittiin lähisukulaiset (n=20). Uusimpia

näytteitä käytettiin, jotta estimaatit kuvaisivat mahdollisimman hyvin tämänhetkistä tilannetta ja ainoastaan Karjala sisällytettiin, koska se on todennäköisin lähdepopulaatio Suomeen tuleville migranteille. BayesAss-ohjelmalla ei puolestaan ole oletuksia aineistosta, joten analyysi sopii paremmin kannanseuranta-aineistolle, joka aineisto koostuu pitkälti perhelaumoista kerätyistä näytteistä ja tästä johtuen lähisukulaisten määrä on aineistossa suuri. Analyysi tehtiin käyttämällä kannanseuranta-aineiston uniikkeja yksilöitä (N=697), jotka oli luokiteltu aina keräyskausittain niin, että yksilö oli havaittu kyseisenä vuonna ensimmäistä kertaa aineistossa.

Suomen susikannan efektiivinen populaatiokoko

Suomen susikannan nykyistä efektiivistä populaatiokoko (Ne) arvioitiin kannanseuranta-aineistosta (2014–2020), sekä kokogenomiaineistosta (2000–2016) kytKentäepätasapainoon perustuvalla menetelmällä käyttäen NeEstimator v. 2.1 ohjelmaa (Do ym. 2014). KytKentäepätasapainoa voidaan käyttää efektiivisen populaatiokoon estimointiin, koska sen voimakkuus riippuu populaatiokoosta: mitä pienempi populaatio, sitä enemmän kytKentäepätasapainoa esiintyy. Kokogenomiaineistolla pystyttiin myös arvioimaan efektiivisen populaatiokoon historiallista trendiä (300 sukupolvea taaksepäin) nykypäivän genomiaineistossa havaitun muuntelun pohjalta käyttäen ohjelmaa SNeP v.1.1 (Barbato ym. 2015). Kokogenomiaineistoa käyttäen voidaan katsoa historiaan, kun geneettiset prosessit ja niiden nopeus tunnetaan.

Kannanseuranta-aineistosta käytettiin kaikkia yksilöitä kaikilta näytteidenkeräysvuosilta (N=979). Kokogenomiaineistona käytettiin aiemmin julkaistua 95 suomalaisen suden kokogenomidataa (Smets ym. 2020) ja analyysit tehtiin käyttäen kahta eri aineistoa: 1) kaikki 95 yksilöä vuosilta 1994–2016 (koko aineisto) ja 2) 20 lisääntyvää yksilöä, jotka olivat syntyneet vuosina 1994–2012. Koko aineisto jaettiin edelleen kolme peräkkäistä vuotta sisältäviin sukupolviin (1994–1997, 1998–2000, 2001–2003, 2004–2006, 2000–2009, 2010–2012 and 2013–2016) samalla tavoin kuin aiemmassa, Jansson ym. (2012) julkaisussa oli tehty. Suomen susikannan sukupolvenväliksi on arvioitu 3,4 vuotta (Aspi ym. 2006), ja tässä ko. luku on pyöristetty kolmeen vuoteen. Ensimmäinen ja viimeinen sukupolvi sisältävät poikkeuksellisesti neljä vuotta, koska aineisto sisälsi vain yhden yksilön vuosilta 1994 ja 2016. Sen sijaan, että olisimme poistaneet nämä yksilöt analyyseistä, sisällytimme ne seuraavaan/edelliseen sukupolveen (1995–1997 ja 2013–2015).

Populaatioissa harvinaisena esiintyvät alleelit (ts. alhaisen alleelifrekvenssin alleelit) voivat vääristää efektiivisen populaatiokoon estimaatteja, joten analyysit tehtiin käyttäen kolmea eri kriteeriä näiden alleelien poistamiseksi aineistosta. SNeP-ohjelma ajettiin minimialleelifrekvensseillä (MAF, minimum allele frequency) 0,02 ja 0,05, jolloin näitä arvoja pienemmillä frekvensseillä esiintyvät alleelit tulivat poistetuiksi. NeEstimator-ohjelmassa käytimme lisäksi kriteeriä, joka poistaa vain sellaiset alleelit, jotka esiintyvät yksittäin yhdessä yksilössä. Valitsemamme raja-arvot ovat laajasti käytettyjä ja suositeltuja arvoja Ne-analyyseihin (Waples & Do 2010). Efektiivisen populaatiokoon ja kannankoon suhdeluku (Ne/Nc) laskettiin käyttämällä kannankokona (Nc) Luonnonvarakeskuksen laatimia kanta-arvioestimaatteja ja sisällyttämällä lukuihin tunnettu kuolleisuus. Kokogenomiaineistossa laskennassa käytettiin kannankoon harmonista keskiarvoa (144,6), joka oli laskettu edelliselle sukupolvelle (vuodet 2010–2012, kts. alla), koska käytetty Ne-estimaatti arvioi sukupolven vanhempien efektiivistä populaatiokoko.

7. Sanakirja

50/500-sääntö: Ian R. Franklin esitti vuonna 1980 ns. 50/500-säännön, jota käytetään paljon pienten populaatioiden luonnonsuojelubiologiassa (Franklin 1980). Säännön mukaan efektiivisen populaatiokoon tulisi olla vähintään 50, jotta populaatio on suojassa sisäsiittoisuuden haitallisilta vaikutuksilta ja populaation geneettinen monimuotoisuus säilyy lyhyellä aikavälillä. Jotta populaatio säilyttäisi tarpeeksi geneettistä muuntelua voidakseen sopeutua muutoksiin pitkällä aikavälillä, efektiivisen populaatiokoon tulisi olla vähintään 500. Sääntöä on kritisoitu liian löysäksi ja on esitetty, että lyhyellä ja pitkällä aikavälillä efektiivisten populaatiokokojen tulisi pikemminkin olla 100 ja 1000 (esim. Frankham ym. 2014).

Alleeli: Alleelit ovat tietyn geenin vaihtoehtoisia muotoja.

Demografinen: Populaation ominaisuuksiin (kuten syntyvyys, kuolevuus, ikä- ja sukupuolirakenne, muuttoliike) liittyvä.

Demografinen stokastisuus: Populaation yksilöiden syntymiin, kuolemiin ja siirtymisiin liittyvä satunnaisuus, joka vaikuttaa populaation dynamiikkaan.

Efektiivinen populaatiokoko (N_e): Efektiivisen populaatiokoon määritelmä auttaa tarkastelemaan populaation geneettistä elinvoimaisuutta. Efektiivinen populaatiokoko tarkoittaa sen koosta nk. ideaalipopulaatiota, jossa geneettinen muuntelu vähenee yhtä nopeasti kuin tutkitavassa populaatiossa. Mitä suurempi efektiivinen populaatiokoko on, sitä hitaammin populaation geneettinen muuntelu vähenee sattuman vaikutuksesta. Koska todellisuudessa mikään populaatio ei vastaa teoreettista ideaalipopulaatiota (luonnonpopulaatioissa esiintyy ideaalitalanteesta poikkeavaa vaihtelua mm. yksilöiden välisessä lisääntymismenestyksessä, poikuekoossa sekä sukupuolijakaumassa), efektiivinen populaatiokoko on usein huomattavasti pienempi kuin populaation todellinen yksilömäärä.

Geneettinen muuntelu: Populaation yksilöiden välinen eroavaisuus DNA-tasolla.

Genomi: Eliön, esimerkiksi suden, koko perintöaines.

Heterotsygotia-aste: Heterotsygotia-aste kuvaa populaation geneettistä monimuotoisuutta. Heterotsygootilla yksilöllä on tietyssä merkkigeenissä kaksi eri alleelia. Homotsygootilla yksilöllä on puolestaan kaksi samaa alleelia samassa merkkigeenissä. Heterotsygotia-asteen lasku ajan myötä kertoo populaatiossa tapahtuvasta sukusiitoksesta.

Ideaalipopulaatio: Ideaalipopulaatio on teoreettinen populaatio, joka täyttää tietyt kriteerit: 1) Populaatiossa on tasainen sukupuolijakauma, 2) populaation yksilöillä on yhtäläinen todennäköisyys lisääntyä, 3) populaation yksilöt pariutuvat täysin satunnaisesti ja 4) populaatiokoko on vakio sukupolvesta toiseen.

KytKentäepätasapaino: Ei-satunnainen geenien alleelien assosiaatio, joka voi johtua paitsi geenien sijainnista lähellä toisiaan, myös monista populaatiogeneettisistä prosesseista.

Lokus: Geenin sijaintipaikka eliön genomissa.

Mikrosatelliitti: Yksilöiden perimässä esiintyviä vaihtelevan pituisia toistojaksoja, joissa tapahtuu paljon mutaatioita eli ne muuntelevat paljon yksilöiden välillä. Kun tällaisten toistojaksojen pituuksia tutkitaan useampi samasta yksilöstä, voidaan yksilölle saada uniikki geneettinen sormenjälki, jolla se voidaan tunnistaa muista yksilöistä.

Ne/Nc-suhdeluku: Efektiivinen populaatiokoko on teoreettinen käsite, joka kuvaa ideaalipopulaation kokoa vastaten todellisen populaation ominaisuuksia ja populaation todellinen yksilömäärä (N_c) on yleensä huomattavasti efektiivistä populaatiokokoa (N_e) suurempi. Efektiivisen populaatiokoon ja todellisen yksilömäärän välisen suhdeluvun (N_e/N_c) on arvioitu olevan keskimäärin 0,1–0,15 (esim. Palstra & Ruzzante 2008), mutta suhdeluku vaihtelee huomattavasti lajien ja jopa saman lajin populaatioiden välillä.

Non-invasiivinen näyte: Non-invasiivinen tarkoittaa ei-kajoavaa, eli noninvasiivinen näyte on kerätty pyydystämättä ja usein edes näkemättä eläinyksilöä. Tyypillisiä non-invasiivisia näytteitä ovat ulosteet ja lumelta kerätty virtsa.

Odotettu heterotsygotia: Populaation alleelifrekvenssien perusteella laskettu geneettisen muuntelun määrää kuvaava heterotsygotia, kun populaatio on Hardy-Weinberg-tasapainossa. Tässä tasapainossa populaation geneettinen muuntelu ei muutu ajan kuluessa, jos evoluutio-prosessit (mm. mutaatiot, luonnonvalinta, ei-satunnainen parituminen) eivät pääse vaikuttamaan.

Populaatio: Samalla alueella elävien saman lajin yksilöiden joukko. Usein populaatio on yhteydessä toisiin saman lajin populaatioihin eli populaatioiden välillä tapahtuu yksilöiden siirtymisiä.

Viitteet

- Allendorf, F.W. 1986. Genetic drift and the loss of alleles versus heterozygosity. *Zoo Biology* 5: 181–190.
- Allendorf, F. W. & G. Luikart. 2007. *Conservation and the genetics of populations*. Wiley-Blackwell, Malden, Massachusetts.
- Anderson, E. C. & Thompson, E. A. 2002. A model-based method for identifying species hybrids using multilocus genetic data. *Genetics* 160: 1217–1229.
- Archer, F. I., Adams, P. E. & Schneiders, B. B. 2017. Stratag: An r package for manipulating, summarizing and analysing population genetic data. *Molecular Ecology* 17: 5–11.
- Aikio, S. & Pusenius, J. 2021. Valkohäntäpeurakanta talvella 2020–2021. Luonnonvarakeskus, Helsinki. http://wordpress1.luke.fi/riistahavainnot-hirvielaimet/wp-content/uploads/sites/5/2021/03/Valkoh%C3%A4nt%C3%A4peurakanta_talvella_2020_2021.pdf.
- Aspi, J., Roininen, E., Ruokonen, M., Kojola, I. & Vilà, C. 2006. Genetic diversity, population structure, effective population size and demographic history of the Finnish wolf population. *Molecular Ecology* 15: 1561–1576.
- Aspi, J., Roininen, E., Kiiskilä J., Ruokonen, M., Kojola, I., Bljudnik, L., Danilov, P., Heikkinen, S., Pulliainen, E. 2009. Genetic structure of the northwestern Russian wolf populations and gene flow between Russia and Finland. *Conservation Genetics* 10: 815–26.
- Barbato, M., Orozco-terWengel, P., Tapio, M. & Bruford, MW. 2015. SNeP: a tool to estimate trends in recent effective population size trajectories using genome-wide SNP data. *Frontiers in Genetics* 6: 109.
- Barber-Meyer, S.M., Wheeldon, T.J. & Mech, L.D. 2021. The importance of wilderness to wolf (*Canis lupus*) survival and cause-specific mortality over 50 years. *Biological Conservation* 258: 109145.
- Bijlsma, R. J., Agrillo, E., Attorre, F., Boitani, L., Brunner, A., Evans, P., Foppen, R., Gubbay, S., Janssen, J.A.M., van Kleunen, A., Langhout, W., Pacifici, M., Ramirez, I., Rondinini, C., van Roomen, M., Siepel, H., van Swaaij, C.A.M. & Winter, H. V. 2019. Defining and applying the concept of favourable reference values for species habitats under the EU birds and habitats directives: Examples of setting favourable reference values (No. 2929). Wageningen Environmental Research.
- Bragina, E. V., Ives, A. R., Pidgeon, A. M., Kuemmerle, T., Baskin, L. M., Gubar, Y. P., Piquer-Rodriguez, M., Keuler, N. S., Petrosyan, V. G. & Radeloff, V. C. 2015. Rapid declines of large mammal populations after the collapse of Soviet Union. *Conservation Biology* 29: 844–853.
- Brook, B. W., Traill, L. W. & Bradshaw, C. J. A. 2006. Minimum viable population sizes and global extinction risk are unrelated. *Ecology Letters* 9: 375–382.
- Carmichael, L.E., Krizan, J., Nagy, J.A., Fuglei, E., Dumond, M., Johnson, D., Veitch, A., Berteaux, D. & Strobeck, C. 2007. Historical and ecological determinants of genetic structure in arctic canids. *Molecular Ecology*, 16: 3466–3483.

- Chapron, G., Wikenros, C., Liberg, O., Wabakken, P., Flagstad, Ø., Milleret, C., Månsson, J., Svensson, L., Zimmermann, B., Åkesson, M. & Sand, H. 2016. Estimating wolf (*Canis lupus*) population size from number of packs and an individual based model. *Ecological Modelling* 339: 33–44.
- Chaudhary, V. & Oli, M. K. 2020. A critical appraisal of population viability analysis. *Conservation Biology* 34: 26–40.
- DG Environment. 2017. Reporting under Article 17 of the Habitats Directive: Explanatory notes and guidelines for the period 2013–2018. Brussels. 188 s.
- Do, C., Waples, R. S., Peel, D., Macbeth, G. M., Tillett, B. J. & Ovenden, J. R. (2014). NeEstimator V2: re-implementation of software for the estimation of contemporary effective population size (N_e) from genetic data. *Molecular Ecology Resources* 14: 209–214.
- Dufresnes, C., Miquel C., Remollino, N., Biollaz, F., Salamin, N., Taberlet P. & Fumagalli, L. 2018. Howling from the past: historical phylogeography and diversity losses in European grey wolves. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 285: 20181148.
- Earl, D. A. & vonHoldt, B. M. 2012. STRUCTURE HARVESTER: A website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method. *Conservation Genetics Resources* 4: 359–361.
- Edwards, S. V., and P. W. Hedrick. 1998. Evolution and ecology of MHC molecules: from genomics to sexual selection. *Trends in Ecology & Evolution* 13: 305–311.
- Evanno, G., Regnaut, S. & Goudet, J. 2005. Detecting the number of clusters of individuals using the software structure: A simulation study. *Molecular Ecology* 14: 2611–2620.
- Fabbri, E., Caniglia, R., Kusak, J., Galov, A., Gomerčić, T., Arbanasić, H., Huber, D. & Randi, E. 2014. Genetic structure of expanding wolf (*Canis lupus*) populations in Italy and Croatia, and the early steps of the recolonization of the Eastern Alps. *Mammalian Biology* 79: 138–148.
- Frankham, R., Bradshaw, C. J. A. & Brook, B. W. 2014. Genetics in conservation management: Revised recommendations for the 50/500 rules, Red List criteria and population viability analyses. *Biological Conservation* 170: 56–63.
- Franklin, I. R. 1980. Evolutionary change in small populations. Teoksessa: M. E. Soulé and B. A. Wilcox (toim.). *Conservation biology: an evolutionary-ecological perspective*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, USA. s. 135–150.
- Frichot, E. & François, O. 2015. LEA: An R package for landscape and ecological association studies. *Methods in Ecology and Evolution* 6: 925–929.
- Fuller, T.K., Mech, L.D. & Cochrane, J.F. 2003. *Wolf Population Dynamics*. Teoksessa: Mech, L.D. & Boitani, L. (toim.), *Wolves: Behavior, Ecology, and Conservation*. University of Chicago Press. Chicago, USA. s. 161–191.
- Gade-Jorgensen, I., & Stagegaard, R. 2000. Diet composition of wolves *Canis lupus* in east-central Finland. *Acta Theriologica*, 45: 537–547.
- Geffen, E., Kam, M., Hefner, R., Hersteinsson, P., Angerbjörn, A., Dalen, L., Fuglei, E., Noren, K., Adams, J. R., Vucetich, J., Meier, T. J., Mech, L. D., vonHoldt, B. M., Stahler, D. R. & Wayne,

- R. K. 2011. Kin encounter rate and inbreeding avoidance in canids. *Molecular Ecology* 20: 5348–5358.
- Granroth-Wilding, H., Primmer, C., Lindqvist, M., Poutanen, J., Thalmann, O., Aspi, J., Harmoinen, J., Kojola, I. & Laaksonen, 2017. Non-invasive genetic monitoring involving citizen science enables reconstruction of current pack dynamics in a re-establishing wolf population. *BMC Ecology* 17: 1–15.
- Gruber, B. & Adamack, A. T. 2015. Landgenreport: a new R function to simplify landscape genetic analysis using resistance surface layers. *Molecular Ecology Resources*, 15(5): 384–387.
- Gurarie, E., Suutarinen, J., Kojola, I. & Ovaskainen O. 2011. Summer movements, predation and habitat use of wolves in human modified boreal forests. *Oecologia* 165: 891–903.
- Heikkinen, S., Kojola, I., Mäntyniemi, S. & Holmala, K. 2018. Susikanta Suomessa maaliskuussa 2018. Luonnonvara- ja biotalouden tutkimus 27/2018. Luonnonvarakeskus, Helsinki. 65 s.
- Heikkinen, S., Kojola, I., Mäntyniemi, S., Holmala, K & Härkälä, A. 2019. Susikanta Suomessa maaliskuussa 2019. Luonnonvara- ja biotalouden tutkimus 35/2019. Luonnonvarakeskus, Helsinki. 92 s.
- Heikkinen, S., Kojola, I., Mäntyniemi, S., Holmala, K & Härkälä, A. 2020. Susikanta Suomessa maaliskuussa 2020. Luonnonvara- ja biotalouden tutkimus 37/2020. Luonnonvarakeskus, Helsinki. 97 s.
- Heikkinen, S., Valtonen, M., Härkälä, A., Helle, I., Mäntyniemi S. & Kojola, I. 2021. Susikanta Suomessa maaliskuussa 2021. Luonnonvara- ja biotalouden tutkimus 39/2021. Luonnonvarakeskus, Helsinki. 114 s.
- IUCN 2001. IUCN Red List Categories and Criteria: Version 3.1. IUCN Species Survival Commission. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK. ii+30 s.
- Jansson, E., Ruokonen, M., Kojola, I. & Aspi, J. 2012. Rise and fall of a wolf population: Genetic diversity and structure during recovery, rapid expansion, and drastic decline. *Molecular Ecology* 21: 5178–5193.
- Jansson, E., Harmoinen, J., Ruokonen, M. & Aspi, J. 2014. Living on the edge: reconstructing the genetic history of the Finnish wolf population. *BMC Evolutionary biology* 14:1–21.
- Jombart, T. 2008. Adegenet: a R package for the multivariate analysis of genetic markers. *Bioinformatics* 24: 1403–1405.
- Kaartinen, S., Kojola, I. & Colpaert, A. 2005. Finnish wolves avoid roads and settlements. *Annales Zoologici Fennici* 42: 523–532.
- Kaartinen, S., Antikainen, H. & Kojola, I. 2015. Habitat model for a recolonizing wolf (*Canis lupus*) population in Finland. *Annales Zoologici Fennici* 52: 77–89.
- Kalinowski, S. T., Wagner A. P. & Taper, M. L. 2006. ML-Relate: a computer program for maximum likelihood estimation of relatedness and relationship. *Molecular Ecology Notes* 6: 576–579.

- Kloch, A, Biedrzycka, A, Szewczyk, M, Nowak, S., Niedźwiedzka, N., Kłodawska, M., Hájková, A., Hulva, P., Jędrzejewska, B. & W. Mysłajek, R. W. 2021. High genetic diversity of immunity genes in an expanding population of a highly mobile carnivore, the grey wolf *Canis lupus*, in Central Europe. *Diversity and Distribution* 27: 1680–1695.
- Kojola, I., Huitu, O., Toppinen, K., Heikura, K., Heikkinen, S. & Ronkainen, S. 2004. Predation on European wild forest reindeer (*Rangifer tarandus*) by wolves (*Canis lupus*) in Finland. *Journal of Zoology (London)* 263: 229–235.
- Kojola, I., Aspi, J., Hakala, A., Heikkinen, S., Ilmoni, C. & Ronkainen, S. 2006. Dispersal in expanding wolf population in Finland. *Journal of Mammalogy* 87: 81–86.
- Kojola, I., Helle, P., Heikkinen, S., Linden, H., Paasivaara, A. & Wikman, M. 2014. Tracks in snow and population size estimation: wolf in Finland. *Wildlife Biology* 20: 279–284.
- Kojola, I., Hallikainen, V., Mikkola, K., Gurarie, E., Heikkinen, S., Kaartinen, S., Nikula, A. & Nivala, V. 2016. Wolf visitations close human residences in Finland: The role of age, residence density, and time of day. *Biological Conservation* 198: 9–14.
- Kojola, I., Heikkinen, S. & Holmala, K. 2018. Balancing costs and confidence: volunteer-provided point observations, GPS telemetry and the genetic monitoring of Finland's wolves. *Mammal Research* 63: 415–423.
- Kojola, I., Heikkinen, S., Valtonen, M., Helle, I., Härkölä, A. & Mäntyniemi, S. 2021. Susikanta vahvistui edelleen. *Metsästäjä* 4: 40–42.
- Lacy, R. C. & Pollak, J. P. 2021. Vortex: A stochastic simulation of the extinction process. Version 10.5.5. Chicago Zoological Society, Brookfield, Illinois, USA.
- Liberg, O., Andrén, H., Pedersen, H.-C., Sand, H., Sejberg, D., Wabakken, P., Åkesson, M. & Bensch, S. 2005. Severe inbreeding depression in a wild wolf (*Canis lupus*) population. *Biology Letters* 1: 17–20.
- Liberg, O., Chapron, G., Wikenros, C., Flagstad, Ø., Wabakken, P., & Sand, H. 2015. An updated synthesis on appropriate science-based criteria for "favourable reference population" of the Scandinavian wolf (*Canis lupus*) population. Assignment from the Swedish Environmental Protection Agency (SEPA) Case number NV-03602–15. 79 s. + liite.
- Linnell J., Salvatori, V. & Boitani, L. 2008. Guidelines for population level management plans for large carnivores in Europe. A Large Carnivore Initiative for Europe report prepared for the European Commission (contract 070501/2005/424162/MAR/B2).
- Luke 2016. Lausunto Suomen susikannan koosta talvella 2015–2016. Luke 677/00 04 05/2016. Luonnonvarakeskus, Helsinki.
- Luke 2017. Arvio Suomen susikannan koosta maaliskuussa 2017. Luke 1876/00 04 05/2017. Luonnonvarakeskus, Helsinki.
- Mattison, J., Sand, H., Wabakken, P., Gervasi, V., Liberg, O., Linnell, J. D. C., Rauset, G. R. & Pedersen, H. C. 2013. Home-range size variation in a recovering wolf population: evaluating the effect of environmental, demographic, and social factors. *Oecologia* 173: 813–825.

- Mech, L. D. 1975. Disproportionate sex ratios of wolf pups. *Journal of Wildlife Management* 39: 737–740.
- Mech, L. D. & Boitani, L. (toim.) 2003. *Wolves: behavior, ecology, and conservation*. The University of Chicago Press, Chicago, USA. 472s.
- Mech, L. D., Barber-Meyer, S. M. & Erb, J. 2016. Wolf (*Canis lupus*) Generation Time and Proportion of Current Breeding Females by Age. *PLoS ONE* 11: e0156682.
- Moran, B. M. & Anderson, E. C. 2018. Bayesian inference from the conditional genetic stock identification model. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 1611–10.
- Mykrä, S., Pohja-Mykrä, M. & Vuorisalo, T. 2017. Hunters' attitudes matter: bear and wolf population trajectories in Finland in the late nineteenth century and today. *European Journal of Wildlife Research* 63: 1–13.
- Mäntyniemi, S.H.P., Whitlock, R.E., Perälä, T.A., Blomstedt, P.A., Vanhatalo, J.P., Rincón, M.M., Kuparinen, A.K., Pulkkinen, H.P. & Kuikka, O.S. 2015. General state-space population dynamics model for Bayesian stock assessment. *ICES Journal of Marine Science* 72: 2209–2222.
- Niskanen, A., Kennedy, L., Ruokonen, M., Kojola, I., Isomursu, M., Lohi, H., Jansson, E., Pyhäjärvi, T. & Aspi, J. 2014. Balancing selection and heterozygote advantage in major histocompatibility complex loci of the bottlenecked Finnish wolf population. *Molecular Ecology* 23: 875–889.
- Palstra, F. P. & Ruzzante, D. E. 2008. Genetic estimates of contemporary effective population size: what can they tell us about the importance of genetic stochasticity for wild population persistence? *Molecular Ecology* 17: 3428–47.
- Parker, G. R., & Luttich, S. 1986. Characteristics of the wolf (*Canis lupus labradorius* Goldman) in northern Quebec and Labrador. *Arctic* 145–149.
- Pritchard, JK, Stephens M & Donnelly. 2000. Inference of Population Structure Using Multilocus Genotype Data. *Genetics* 155: 945–959.
- Raymond, M. & Rousset, F. 1995. GENEPOP (version 1.2): population genetics software for exact tests and ecumenicism. *Journal of Heredity* 86: 248–249.
- Reed, D. H., O'Grady, J. J., Brook, B. W., Ballou, J. D. & Frankham, R. 2003. Estimates of minimum viable population sizes for vertebrates and factors influencing those estimates. *Biological Conservation* 113: 23–34.
- Räikkönen, J., Bignert, A., Mortensen, P. & Fernholm, B. 2006. Congenital defects in a highly inbred wild wolf population (*Canis lupus*). *Mammalian Biology* 71: 65–73.
- Räikkönen, J., Vucetich, J. A., Peterson, R. O. & Nelson, M. P. 2009. Congenital bone deformities and the inbred wolves (*Canis lupus*) of Isle Royale. *Biological Conservation* 142: 1025–1031.
- Sastre, N., Vilà, C., Salinas, M., Bologov, V. V., Urios, V., Sánchez, A., Francino, O. & Ramírez, O. 2011. Signatures of demographic bottlenecks in European wolf populations. *Conservation Genetics* 12: 701–712.

- Shaffer, M. L. 1981. Minimum population sizes for species conservation. *BioScience* 31: 131–134.
- Sidorovich, V. E., Stolyarov, V. P., Vorobei, N. N., Ivanova, N. V., & Jędrzejewska, B. 2007. Litter size, sex ratio, and age structure of gray wolves, *Canis lupus*, in relation to population fluctuations in northern Belarus. *Canadian Journal of Zoology* 85: 295–300.
- Smeds, L., Kojola, I., & Ellegren, H. 2019. The evolutionary history of grey wolf Y chromosomes. *Molecular ecology* 28: 2173–2191.
- Smeds, L., Aspi, J., Berglund, J., Kojola, I., Tirronen, K., & Ellegren, H. 2020. Whole-genome analyses provide no evidence for dog introgression in Fennoscandian wolf populations. *Evolutionary Applications* 14: 721–734.
- Stenglein, J.L., Wydeven, A.P. & Van Deelen, T.R. 2018. Compensatory mortality in a recovering top carnivore: wolves in Wisconsin, USA (1979–2013). *Oecologia* 187: 99–111.
- Stoffel, M. A., Esser, M., Kardos, M., Humble, E., Nichols, H. David, P. & Hoffman, J. I. 2016. InbreedR: an R package for the analysis of inbreeding based on genetic markers. *Methods in Ecology and Evolution*, 7: 1331–1339.
- VonHoldt, B. M., Stahler, D.R., Smith, D.W., Earl, D.A., Pollinger, J.P. & Wayne, R.K. 2008. The genealogy and genetic viability of reintroduced Yellowstone grey wolves. *Molecular Ecology* 17: 252–74.
- Wabakken P., Sand, H., Kojola, I., Zimmermann, B., Arnemo, J., Pedersen, H. & Liberg, O. 2007. Multi-stage, long-range dispersal by a GPS-collared Scandinavian wolf. *Journal of Wildlife Management* 71: 1631–1634.
- Waples, R. S & Do, C. 2010. Linkage disequilibrium estimates of contemporary Ne using highly variable genetic markers: a largely untapped resource for applied conservation and evolution. *Evolutionary Applications* 3: 244–262.
- Weir, B. S. & Cockerham, C. C. 1984. Estimating F-Statistics for the Analysis of Population Structure *Evolution* 38: 1358–1370.
- Wickham, H. 2016. *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag New York. ISBN 978-3-319-24277-4, <https://ggplot2.tidyverse.org>.
- Wilson, G. A. & Rannala, B. 2003. Bayesian inference of recent migration rates using multilocus genotypes. *Genetics* 163: 1177–1191.
- Åkesson, M., Liberg, O., Sand, H., Wabakken, P., Bensch, S. & Flagstad, Ø. 2016. Genetic rescue in a severely inbred wolf population. *Molecular Ecology* 25: 4745–4756.

Liitteet

Liite 1. Lisäesimerkkejä demografisista viitearvoista

Tässä liitteessä esitetään lisäesimerkkejä susikannan demografisista viitearvoista, jotka on laskettu raportissa kuvatuilla menetelmillä. Esimerkkien tarkoitus on havainnollistaa sitä, että erilaiset päätökset esimerkiksi riskitasoihin, tarkastelujaksoihin ja tarkasteltavaan muuttujaan liittyen johtavat erilaisiin viitearvoihin. Erilaisia mahdollisia päätösten yhdistelmiä, joille viitearvo voidaan laskea, on kymmeniä tuhansia. Tässä liitteessä esitetään siten vain murto-osa kaikista mahdollisista yhdistelmistä. Esimerkkeihin valittujen yhdistelmien ei ole tarkoitus ottaa kantaa siihen, mitä yhdistelmiä tulisi käyttää viitearvon pohjana. On myös huomattava, että käytetty menetelmä perustuu aikaa vievään tietokonesimulaatioon, ja väliraporttia laadittaessa simulointi ei ollut vielä päätyneet lopulliseen ratkaisuun. **Seuraavaksi esiteltävät tulokset ovat siten alustavia ja voivat vielä muuttua.**

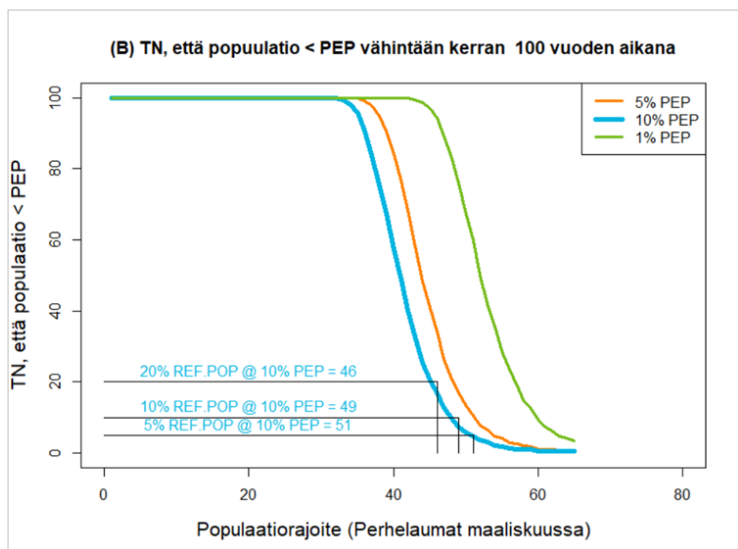
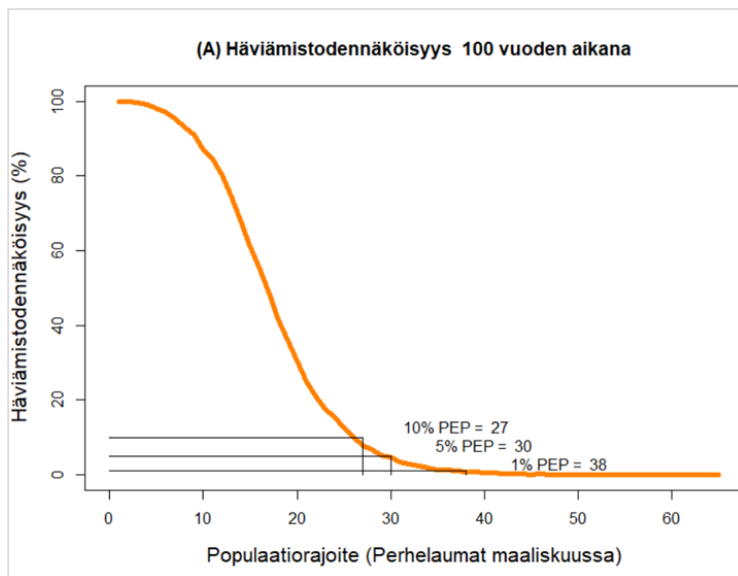
1. Pienin elinvoimainen populaatio (PEP) ja päätöksentekijän riskiasenteeseen perustuva viitearvo

Esitettävien skenaarioiden lähtökohtana on, että eri kuolleisuustekijät Suomessa (luonnollinen kuolevuus, poliisin päätöksiin perustuvat ja vahinkoperusteiset poistot, liikennekuolleisuus sekä laiton tappaminen) pysyvät ennallaan eikä kannanhoidollista metsästystä ole.

Kuviin L1.1–L1.3 on merkitty näkyviin PEP-arvot, kun hyväksytty populaation häviämistodennäköisyys on 1 %, 5 % ja 10 %. Lisäksi kuviin on merkitty viitearvot tilanteelle, jossa populaation hyväksytty häviämistodennäköisyys on 10 % ja hyväksytty riski PEP-arvon alitukselle on 5 %, 10 % ja 20 %. Kahdelle muulle PEP-tasolle vastaavat viitearvot (riskitaso PEP:n alitukselle 5 %, 10 % ja 20 %) löytyvät taulukosta L1.1. On kuitenkin huomattava, että kuvissa näkyviltä käyriltä on luettavissa PEP-arvot kaikille häviämistodennäköisyyksille välillä 0–100 %, ja vastaavasti viitearvot kaikille hyväksytyille PEP-tason alitustodennäköisyyksille 0–100 %.

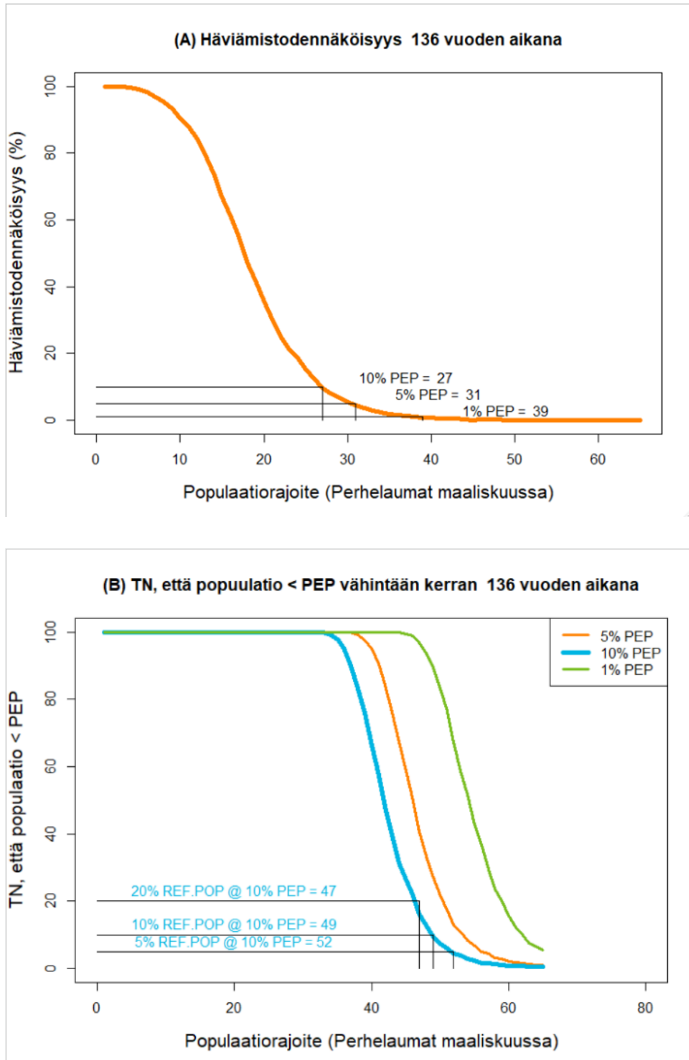
Kuvissa L1.1–L1.3 esitetyissä esimerkeissä populaatiokoko on ilmaistu perhelaumoina, koska laskenta reviirien (parit ja perhelaumat) osalta on vielä kesken.

Skenaario 1. Skenaariossa 1 tarkastelujakso on 100 vuotta ja Venäjän Karjalan susipopulaation ja näin ollen myös susien liikkumisen Venäjältä Suomeen oletetaan pysyvän samalla tasolla kuin viimeiset 10 vuotta.



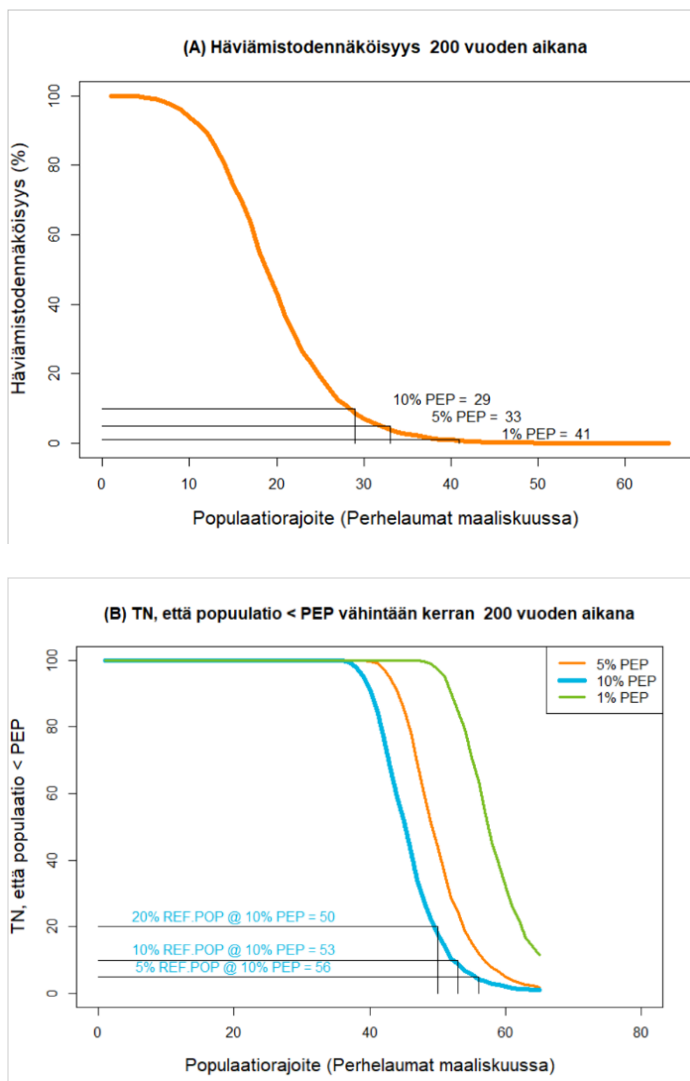
Kuva L1.1. PEP (A) ja viitearvot (B) skenaariossa 1, kun populaatiokoko on määritelty maaliskuun perhelaumoina. Kuvassa A on merkitty PEP kolmella eri häviämistodennäköisyydellä (1 %, 5 % ja 10 %). Kuvassa B on viitearvokäyrät vastaaville PEP-tasolle. Selkeyden vuoksi esimerkkiviitearvot kuvassa B on merkitty vain tapaukselle, jossa PEP on määritetty käyttämällä populaation häviämiskäyrän arvoa 10 %. Jos PEP-tason alitukselle hyväksytään esimerkiksi 5 % riskitaso, niin tätä vastaava viitearvo on tällöin 51. Kahdelle muulle PEP-tasolle vastaavat viitearvot (riskitaso PEP:n alitukselle 5 %, 10 % ja 20 %) esitetään taulukossa L1.1. PEP = pienin elinvoimainen populaatio. TN = todennäköisyys. **Huom. Tulokset ovat alustavia ja voivat vielä muuttua.** Lähde: Luonnonvarakeskus.

Skenaario 2. Skenaariossa 2 tarkastelujakso on 40 sukupolvea (suden sukupolveksi oletettu 3,4 vuotta, Aspi ym. 2006) eli 136 vuotta ja Venäjän Karjalan susipopulaation ja näin ollen myös susien liikkumisen Venäjältä Suomeen oletetaan pysyvän samalla tasolla kuin viimeiset 10 vuotta.



Kuva L1.2. PEP (A) ja viitearvot (B) skenaariossa 2, kun populaatiokoko on määritelty maaliskuun perhelaumoina. Kuvaa A on merkitty PEP kolmella eri häviämistodennäköisyydellä (1 %, 5 % ja 10 %). Kuvassa B on viitearvokäyrät vastaaville PEP-tasolle. Selkeyden vuoksi esimerkkiviitearvot kuvassa B on merkitty vain tapaukselle, jossa PEP on määritetty käyttämällä populaation häviämiskäyrälle arvoa 10 %. Jos PEP-tason alitukselle hyväksytään esimerkiksi 5 % riskitaso, niin tätä vastaava viitearvo on tällöin 52. Kahdelle muulle PEP-tasolle vastaavat viitearvot (riskitaso PEP:n alitukselle 5 %, 10 % ja 20 %) esitetään taulukossa L1.1. PEP = pienin elinvoimainen populaatio. TN = todennäköisyys. **Huom. Tulokset ovat alustavia ja voivat vielä muuttua.** Lähde: Luonnonvarakeskus.

Skenaario 3. Skenaariossa 3 tarkastelujakso on 200 vuotta ja Venäjän Karjalan susipopulaation ja näin myös susien liikkumisen Venäjältä Suomeen oletetaan pysyvän samalla tasolla kuin viimeiset 10 vuotta.



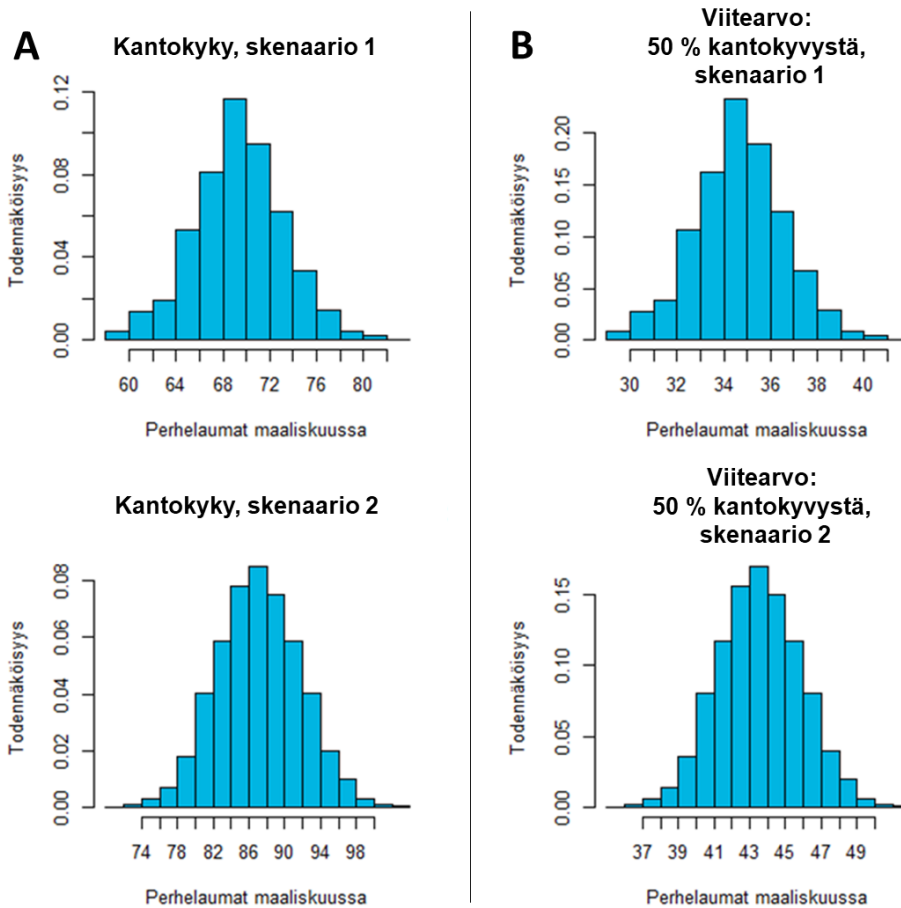
Kuva L1.3. PEP (A) ja viitearvot (B) skenaariossa 3, kun populaatiokoko on määritelty maaliskuun perhelaumoina. Kuvaan A on merkitty PEP kolmella eri häviämistodennäköisyydellä (1 %, 5 % ja 10 %). Kuvassa B on viitearvokäyrät vastaaville PEP-tasolle. Selkeyden vuoksi esimerkki-viitearvot kuvassa B on merkitty vain tapaukselle, jossa PEP on määritetty käyttämällä populaation häviämiskäynnin arvoa 10 %. Jos PEP-tason alitukselle hyväksytään esimerkiksi 5 % riskitaso, niin tätä vastaava viitearvo on tällöin 56. Kahdelle muulle PEP-tasolle vastaavat viitearvot (riskitaso PEP:n alitukselle 5 %, 10 % ja 20 %) esitetään taulukossa L1.1. PEP = pienin elinvoimainen populaatio. TN = todennäköisyys. **Huom. Tulokset ovat alustavia ja voivat vielä muuttua.** Lähde: Luonnonvarakeskus.

2. Kaksinkertainen PEP

Taulukossa L1.1 esitetään PEP-arvot ja ”kaksinkertainen PEP”-viitearvot samoille skenaarioille, jotka on esitelty liitteen 1 luvussa 1. Taulukossa esitetään PEP ja vastaavat viitearvot, kun populaation häviämiskäsi on 1 %, 5 % tai 10 %. On huomattava, että häviämiskäsi voidaan valita myös muuksi kuin taulukossa esitetyt kolme vaihtoehtoa. Taulukossa esitetään myös todennäköisyys, että keväällä 2021 susikannan koko ylitti viitearvon.

3. Puolet kantokyvystä

Kuvassa L1.4 esitetään todennäköisyysjakaumat kantokyvylle ja puolikkaalle kantokyvylle kahdelle raportissa esitetylle elinympäristöskenaariolle (ks. raportin luku 6), kun populaatiokoko ilmaistaan perhelaumoina.



Kuva L1.4. Todennäköisyysjakaumat susipopulaation ympäristön kantokyvylle (A) ja puolikkaalle kantokyvylle (B) kahdelle elinympäristömallinnuksessa käytetylle skenaariolle (ks. tarkemmin raportin luku 6), kun populaatiokoko ilmaistaan perhelaumoina. **Huom. Tulokset ovat alustavia ja voivat vielä muuttua.** Lähde: Luonnonvarakeskus.

Taulukko L1.1. PEP, "kaksinkertainen PEP"-viitearvo ja kolme esimerkkiä riskiperusteisista viitearvoista laskettuina skenaarioilla 1–3. Häviämiskäsi = todennäköisyys, että populaatio häviää tarkastelujakson aikana. PEP = pienin elinvoimainen populaatio. TN = todennäköisyys. LK = laskentaa ei vielä aloitettu. Taulukossa esitetään myös todennäköisyys, että Suomen susikannan koko ylitti viitearvon keväällä 2021. **Huom. Tulokset ovat alustavia ja voivat vielä muuttua.**

Skenaariot	Häviämiskäsi	PEP	Viitearvo: 2 x PEP	TN viitearvon ylitykselle keväät 2021	Viitearvo: TN PEP:n alitukseksi 20 %	TN viitearvon ylitykselle keväät 2021	Viitearvo: TN PEP:n alitukseksi 10 %	TN viitearvon ylitykselle keväät 2021	Viitearvo: TN PEP:n alitukseksi 5 %	TN viitearvon ylitykselle keväät 2021
Tarkastelujakso: 100 vuotta	10 %	LK	LK	LK	LK	LK	LK	LK	LK	LK
Tulomuutto Venäjän Karjalasta: Pysyy samalla tasolla kuin viimeiset 10 vuotta	5 %	LK	LK	LK	LK	LK	LK	LK	LK	LK
Populaatiokoko: Maaliskuun reviirit (parit ja perhelaumat)	1 %	LK	LK	LK	LK	LK	LK	LK	LK	LK
Tarkastelujakso: 100 vuotta	10 %	27	54	0 %	46	0 %	49	0 %	51	0 %
Tulomuutto Venäjän Karjalasta: Pysyy samalla tasolla kuin viimeiset 10 vuotta	5 %	30	60	0 %	49	0 %	52	0 %	54	0 %
Populaatiokoko: Maaliskuun perhelaumat	1 %	38	76	0 %	57	0 %	60	0 %	63	0 %
Tarkastelujakso: 40 sukupolvea	10 %	LK	LK	LK	LK	LK	LK	LK	LK	LK
Tulomuutto Venäjän Karjalasta: Pysyy samalla tasolla kuin viimeiset 10 vuotta	5 %	LK	LK	LK	LK	LK	LK	LK	LK	LK
Populaatiokoko: Maaliskuun reviirit (parit ja perhelaumat)	1 %	LK	LK	LK	LK	LK	LK	LK	LK	LK
Tarkastelujakso: 40 sukupolvea	10 %	27	54	0 %	47	0 %	49	0 %	52	0 %
Tulomuutto Venäjän Karjalasta: Pysyy samalla tasolla kuin viimeiset 10 vuotta	5 %	31	62	0 %	51	0 %	54	0 %	57	0 %
Populaatiokoko: Maaliskuun perhelaumat	1 %	39	78	0 %	60	0 %	62	0 %	LK	LK
Tarkastelujakso: 200 vuotta	10 %	LK	LK	LK	LK	LK	LK	LK	LK	LK
Tulomuutto Venäjän Karjalasta: Pysyy samalla tasolla kuin viimeiset 10 vuotta	5 %	LK	LK	LK	LK	LK	LK	LK	LK	LK
Populaatiokoko: Maaliskuun reviirit (parit ja perhelaumat)	1 %	LK	LK	LK	LK	LK	LK	LK	LK	LK
Tarkastelujakso: 200 vuotta	10 %	29	58	0 %	50	0 %	53	0 %	56	0 %
Tulomuutto Venäjän Karjalasta: Pysyy samalla tasolla kuin viimeiset 10 vuotta	5 %	33	66	0 %	54	0 %	57	0 %	60	0 %
Populaatiokoko: Maaliskuun perhelaumat	1 %	41	82	0 %	63	0 %	LK	LK	LK	LK

Liite 2. Kokogenomianalyysien yksilökohtainen aineisto

Taulukko L2.1. Kokogenomiaineiston 95 suomalaisen suden yksilötiedot. Näitä näytteitä käytettiin efektiivisen populaatiokoon arvioinnissa. Lisääntymisstatus: 1 = lisääntynyt yksilö, 0 = ei lisääntynyt yksilö, NA = ei tietoa.

ID	Sukupuoli	Lisääntymisstatus	Kunta	X	Y	Kuolinvuosi	Syntymävuosi
W43r	naaras	1	Kuhmo	3611250	7096000	2002	1994
W57r	uros	1	Kuhmo	3633050	7170000	2001	1995
W83r	uros	0	Kuhmo	3661444	7112782	2015	1995
W54r	naaras	1	Hyrnsalmi	3597350	7156850	2001	1997
W61r	naaras	1	Sotkamo	3568667	7087928	2004	1997
W18	naaras	1	Kuhmo	3588235	7131812	2013	1997
W45	naaras	1	Kuhmo	3658500	7128500	2001	1998
W53r	uros	1	Hyrnsalmi	3597350	7156850	2001	1998
W14	uros	0	Liekka	3638665	7065320	2015	1998
W62r	naaras	0	Puolanka	3549000	7235500	2000	1999
W58	uros	NA	Kuhmo	3668550	7130850	2001	1999
W42r	naaras	1	Sotkamo	3565131	7080615	2005	1999
W34r	uros	1	Suomussalmi	3634820	7174923	2008	1999
W46r	uros	0	Kuhmo	3658500	7128500	2001	2000
W44r	uros	0	Kuusamo	3608350	7276000	2002	2000
W40r	naaras	1	Sonkajärvi	3533350	7074450	2004	2000
W60	uros	0	Kuhmo	3606550	7148200	2001	2001
W55r	naaras	0	Suomussalmi	3624100	7223000	2003	2001
W56r	naaras	0	Hyrnsalmi	3586300	7178100	2003	2001
W52r	uros	0	Taivalkoski	3574300	7264200	2003	2002
W59	uros	0	Lappeenranta	3554000	6765000	2004	2002
W33	naaras	1	Sotkamo	3570781	7139813	2008	2002
W35r	uros	1	Liekka	3636772	7054246	2008	2002
W41r	uros	0	Nurmes	3614971	7061075	2005	2003
W38r	uros	0	Oulainen	3391500	7134950	2007	2003
W51r	uros	1	Kaavi	3591201	6999078	2007	2003
W32	naaras	1	Pöytyä	3260782	6753404	2012	2003
W47r	naaras	0	Sotkamo	3586199	7107997	2005	2004
W48	naaras	NA	Kajaani	3527040	7108240	2005	2004

Luonnonvara- ja biotalouden tutkimus 66/2021

W49	naaras	1	Tohmajärvi	3683200	6893000	2005	2004
W50	uros	0	Nurmes	3609375	7074525	2006	2004
W37r	naaras	1	Kuhmoinen	3390200	6845600	2007	2004
W31r	uros	NA	Kuusamo	3633400	7296400	2009	2005
W17	uros	0	Liekka	3652666	7052419	2013	2005
W36r	uros	0	So-dankylä	3553860	7594699	2007	2006
W6	uros	0	Savukoski	3569388	7559342	2013	2007
W20	uros	1	Kuhmo	3598337	7109138	2015	2007
W10	uros	0	Salla	3611471	7496196	2012	2010
W29r	naaras	0	Juuka	3598480	7034234	2012	2010
W16r	naaras	0	Rautavaara	3573979	7066534	2013	2010
W101r	uros	0	So-dankylä	3538570	7591629	2013	2011
W19	uros	0	Simo	3441623	7330432	2013	2011
W97r	uros	0	Suomussalmi	3627569	7176841	2013	2011
W84r	uros	0	Sotkamo	3591012	7109222	2014	2011
W11	uros	0	Savukoski	3572495	7563790	2012	2012
W5	uros	0	Pyhäntä	3466633	7088003	2012	2012
W23	naaras	1	Mäntyhärju	3495055	6793657	2013	2012
W8	uros	0	Salla	3611578	7510373	2013	2012
W100r	uros	0	Sotkamo	3560149	7128621	2014	2012
W90r	uros	0	Kuusamo	3623454	7284653	2014	2012
W91	uros	0	Kuusamo	3623023	7314396	2014	2012
W12	uros	0	Kuhmo	3646351	7142865	2015	2012
W77r	uros	0	Savukoski	3563785	7509489	2015	2012
W3	naaras	0	Kiuruvesi	3483613	7079925	2016	2012
W64r	uros	0	Sotkamo	3596091	7108787	2016	2012
W7	uros	1	Kuhmo	3642978	7131141	2016	2012
W96r	uros	0	Suomussalmi	3617554	7177382	2013	2013
W88r	uros	0	Savukoski	3604918	7521361	2014	2013
W93r	uros	0	Inari	3451411	7599334	2014	2013
W95r	uros	0	Taivalkoski	3552600	7276585	2014	2013
W98r	uros	0	Savukoski	3561786	7552292	2014	2013
W13r	uros	0	Joensuu	3660962	6920626	2015	2013
W75r	uros	0	So-dankylä	3524043	7543282	2015	2013

Luonnonvara- ja biotalouden tutkimus 66/2021

W79r	uros	0	Savuko- ski	3591914	7554192	2015	2013
W80r	uros	0	Savuko- ski	3605464	7525266	2015	2013
W81r	uros	0	Savuko- ski	3540536	7507482	2015	2013
W82r	uros	0	Salla	3600578	7471366	2015	2013
W70r	uros	0	Kärsämäki	3430441	7092430	2016	2013
W73	uros	0	Kuhmo	3640501	7139068	2016	2013
W87r	uros	0	Kuhmo	3646443	7095864	2014	2014
W15r	uros	0	Utajärvi	3471278	7177877	2015	2014
W27r	uros	0	Kuhmo	3653494	7128339	2015	2014
W4	naaras	0	Kuhmo	3641419	7123573	2015	2014
W86r	uros	0	Inari	3563392	7618392	2015	2014
W92r	uros	0	Sotkamo	3590054	7101741	2015	2014
W63r	uros	0	Sotkamo	3582357	7122674	2016	2014
W72r	uros	0	Suomus- salmi	3609805	7231325	2015	2015
W85r	uros	0	Kajaani	3513263	7100906	2015	2015
W69r	uros	0	Siikalatva	3430912	7144064	2016	2015
W71r	uros	0	Taivalk- oski	3550083	7260333	2016	2015
W65r	uros	0	Kuhmo	3653422	7127583	2016	2016
W30	naaras	1	Nurmes	3605610	7080082	2009	NA
W22	uros	0	Puolanka	3517316	7216618	2011	NA
W24	uros	0	Kuhmo	3611841	7153970	2011	NA
W25	uros	0	Ilomantsi	3680538	6993789	2011	NA
W26	uros	0	Hyrnsalmi	3561049	7197981	2011	NA
W28r	naaras	0	Kuhmo	3636500	7126350	2011	NA
W94	uros	0	So- dankylä	3555759	7590573	2014	NA
W67r	uros	0	Sotkamo	3553251	7076831	2015	NA
W74r	uros	0	Ristijärvi	3574095	7141473	2015	NA
W76	uros	0	So- dankylä	3517928	7572595	2015	NA
W78r	uros	0	Savuko- ski	3577755	7504082	2015	NA
W21r	uros	0	Nurmes	3598048	7042286	2016	NA
W66r	uros	0	Oulu	3460465	7261571	2016	NA
W68r	uros	0	Merijärvi	3378454	7131056	2016	NA



luke.fi

Luonnonvarakeskus
Latokartanonkaari 9
00790 Helsinki
puh. 029 532 6000