



Luonnonvara- ja biotalouden tutkimus 80/2022

Suomen susikannan suotuisan suojeletason viitearvojen määrittäminen

Loppuraportti 2022

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

Luonnonvara- ja biotalouden tutkimus 80/2022

Suomen susikannan suotuisan suojaustason viitearvojen määrittäminen

Loppuraportti 2022

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

Luonnonvarakeskus, Helsinki 2022

**Viittausohje:**

Mäntyniemi, S., Valtonen, M., Helle, I., Johansson, H., Ponnikas, S., Nivala, V., Harmoinen, J., Herrero, A., Heikkinen, S., Kvist, L., Aspi, J., Kojola, I. & Holmala, K. 2022. Suomen susikannan suotuisan suojelutason viitearvojen määrittäminen: Loppuraportti 2022. Luonnonvara- ja biotalouden tutkimus 80/2022. Luonnonvarakeskus. Helsinki. 147 s.

Samu Mäntyniemi ORCID ID, <https://orcid.org/0000-0002-3367-6280>

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



ISBN 978-952-380-513-2 (Painettu)

ISBN 978-952-380-514-9 (Verkkójulkaisu)

ISSN 2342-7647 (Painettu)

ISSN 2342-7639 (Verkkójulkaisu)

URN <http://urn.fi/URN:ISBN:978-952-380-514-9>

Copyright: Luonnonvarakeskus (Luke)

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

Julkaisija ja kustantaja: Luonnonvarakeskus (Luke), Helsinki 2022

Julkaisuvuosi: 2022

Kannen kuva: Katja Ronkainen

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

Tiivistelmä

¹Samu Mäntyniemi*, ¹Mia Valtonen*, ¹Inari Helle, ¹Helena Johansson, ²Suvi Ponnikas, ¹Vesa Niivala, ¹Jenni Harmoinen, ¹Annika Herrero, ¹Samuli Heikkinen, ²Laura Kvist, ²Jouni Aspi, ¹Ilpo Kojola ja ¹Katja Holmala.

¹Luonnonvarakeskus, Latokartanonkaari 9, 00790 Helsinki

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

Maa- ja metsätalousministeriö antoi loppuvuodesta 2020 Luonnonvarakeskukselle (Luke) tehtäväksi tuottaa Suomen susikannan suotuisan suojelutason viitearvon kansainvälisenä tutkimusyhteistyönä. Viitearvo kuvaa populaatiokokoa, joka mahdollistaisi susikannan suotuisan suojelutason saavuttamisen ja ylläpitämisen Suomessa, mikäli myös muut suotuisan suojelutason kriteerit täyttyisivät. Viitearvon määrittely koskee poronhoitoalueen ulkopuolista Suomea, mutta on syytä muistaa, että poronhoitoalueella on merkitystä susikantojen välisten yhteyksien kannalta (Ruotsi, Norja). Tässä raportissa kuvataan kaksivuotisessa projektissa tehty työ päätuloksineen.

Suotuisan suojelutason viitearvojen määrittämiseen ei ole annettu yksityiskohtaista ohjeistusta. Viitearvon määrittäminen perustuu tieteelliseen tietoon ja asiantuntemukseen, mutta tietyt kohdat viitearvon asettamisessa edellyttävät päätöksentekijän valintoja. Numeeriset kriteerit, jotka viitearvon tulee täyttää, edellyttävät viitearvon olevan suurempi kuin pienin elinvoimainen populaatio (PEP) ja suurempi kuin kannan koko luontodirektiivin astuessa voimaan. Tässä työssä viitearvon johtamiseen esitellään erilaisia tapoja, joista jokaisella on omat vahvuutensa ja heikkoutensa.

Luontodirektiivin tavoite on varmistaa lajien suotuisa suojelutaso EU:n alueella. Se, voiko Suomi tukeutua muiden maiden ja ennen kaikkea Venäjän susipopulaatioihin oman susikantansa elinvoimaisuuden ylläpitämisen suhteen, määräytyy luontodirektiivin tulkinnan pohjalta. Viitearvoa määritettäessä keskeinen lähtökohta on susikannan elinvoimaisuuden arvioiminen kannan geneettisiin ja demografisiin ominaisuuksiin perustuen. Lisäksi saaliseläinkantojen ja sopivan elinympäristön riittävyys asettaa ylärajan kannan enimmäiskoolle, jolloin puhutaan susikannan ekologisesta kantokyvystä. Jos Suomi ei voi suotuisan suojelutason saavuttamisessa huomioida Suomen susikantaa osana laajempaa populaatiota, tulee Suomen susikannan itsessään olla tarpeeksi suuri takaamaan kannan geneettinen elinvoimaisuus pitkällä aikavälillä eli kannalla tulisi olla evolutiivista kykyä sopeutua muuttuviin ympäristöolosuhteisiin. Jos Suomi voi huomioida viitearvon määrittämisessä olemassa olevan yhteyden muiden maiden alueella eläviin susipopulaatioihin, tulee viitearvon määrittämisessä käyttää lähtökohtana demografista elinvoimaisuutta ja lyhyen aikavälin geneettistä elinvoimaisuutta. Tällöin kannan koon tulisi olla tarpeeksi suuri, jotta sukusiitoksen haitallisilta vaikutuksilta vältytään edes lyhyellä aikavälillä.

Geneettiset tulokset osoittavat, että Venäjän Karjalan ja itäisen Suomen susipopulaatiot ovat perimältään samankaltaisia, ja yksilöitä levittäytyy rajan yli molempiin suuntaan. Tällä hetkellä tulomuuttoa ei kuitenkaan ole riittävästi pitämään yllä Suomen susipopulaation geneettistä monimuotoisuutta. Tulokset osoittavat, että vähäistä tulomuuttoa tulee myös Skandinaviasta Suomeen. On todennäköistä, että Luoteis-Venäjän ja Suomen susipopulaatioiden välinen yhteys säilyy ainakin lähitulevaisuudessa. Siten viitearvon määrittelyssä on mahdollista keskittyä tarkastelemaan kannan geneettistä elinvoimaisuutta lyhyellä aikavälillä.

* Julkaisun pääkirjoittaja

Pitkän aikavälin geneettinen elinvoimaisuus edellyttää efektiivistä populaatiokokoa 1000. Koska populaation todellinen yksilömäärä on yleensä merkittävästi efektiivistä populaatiokokoa suurempi, edellyttäisi tämä useiden tuhansien yksilöiden populaatiota. Jos Suomella ei olisi mahdollisuutta huomioida muiden valtioiden alueella eläviä susia, tulisi tämä populaatiokokoa saavuttaa Suomen rajojen sisäpuolella. Tavoite on kuitenkin epärealistinen, sillä hankkeessa mallinnuksen avulla arvioitu elinympäristön kantokyky ei mahdollista näin suurta susikantaa Suomessa.

Tulosten mukaan Suomen susikanta on nykyhetkellä jakautunut kahteen osapopulaatioon, minkä takia Itä-Suomea ja Länsi-Suomea tulee käsitellä geneettisen pienimmän elinvoimaisen populaation (GPEP) määrittämisessä kahtena osapopulaationa. Demografista elinvoimaisuutta (DPEP) ja ekologista kantokykyä on kuitenkin tarkasteltu käsittelemällä koko poronhoitoalueen ulkopuolisen Suomen susikantaa yhtenä kokonaisuutena. Geneettiset tulokset valmistuivat vasta työn loppuvaiheessa, mistä johtuen uutta tietoa kahdesta osapopulaatiosta ei ole ollut mahdollista tuoda demografiseen arviointiin.

Mallinnustulokset osoittivat, että tunnistetut kaksi osapopulaatiota eivät ole geneettisesti elinvoimaisia nykyisen kokoisina ja nykykytkeytyneisyydellään (tulomuuton määrä) Fennoskandian metapopulaatioon. Osakantojen eriytyminen johtuu siitä, ettei niiden välillä tapahdu riittävästi muuttoliikettä, vaan erityisesti länsisuomalaiset sudet pariutuvat pääosin keskenään. Myöskään Venäjän Karjalasta Suomeen vaeltavat sudet eivät näyttäisi asettuvan osaksi lounaisen Suomen susikantaa. Siksi sekä populaatiokokojen että tulomuuton pitäisi kasvaa, jotta Suomen osapopulaatioiden lyhyen aikavälin ($N_e=100$) sekä myös Fennoskandian metapopulaation pitkän aikavälin ($N_e=1000$) elinkelpoisuus saavutettaisiin. Mallien tulokset korostavat geenivirran merkitystä geneettiselle elinvoimaisuudelle, sillä skenaariot, joissa oletettiin, ettei tulomuuttoa ole ($m=0$), ja joissa Suomen osapopulaatioita mallinnettiin erillään naapurimaiden populaatioista, pienensivät efektiivisiä populaatiokokoa ja kasvattivat sukusiitoksen astetta huomattavasti.

Viitearvoa määriteltäessä on perusteltua tarkastella Itä-Suomea ja Länsi-Suomea erikseen, jolloin molemmilla alueilla susipopulaatioiden tulisi ylittää alueen oma geneettinen PEP. Geneettinen PEP riippuu laskennassa käytettävän ajanjakson pituudesta ja siedetystä populaation kokonaiskelpoisuuden laskusta tälle ajanjaksolle. Usein käytettyjä arvoja ovat esimerkiksi viisi sukupolvea ja 10 % kelpoisuuden lasku. Tuloksia tarkasteltaessa on hyvä huomata, että periaatteessa kummankin alueen GPEP tulisi saavuttaa huolimatta siitä, mikä tilanne on toisella alueella, eli itäisen Suomen susipopulaatiota kasvattamalla ei voida laskea läntisen Suomen hyväksytyä efektiivistä populaatiokokoa. Suomen susikannan tulee olla myös demografisesti elinvoimainen. Demografinen PEP riippuu laskennasta käytettävän ajanjakson pituudesta ja populaatiolle hyväksytystä häviämiskäynnistä tälle ajanjaksolle. Usein käytettyjä arvoja ovat esimerkiksi 100 vuotta ja 10 %:n häviämiskäynnin, jotka perustuvat IUCN:n määritelmään lajin uhanalaisuudesta.

Tässä työssä kehitetty demografinen populaatiomalli ei ota huomioon geneettisiä tekijöitä. Tämän takia sen pohjalta ei voida tutkia, kuinka suuri populaatio olisi elinvoimainen, jos myös geneettiset seikat huomioitaisiin. Populaatio voi siis vaikuttaa demografisilta ominaisuuksiltaan elinvoimaiselta, mutta samalla se voi olla liian pieni välttääkseen sukusiitosheikkoudesta johtuvia ongelmia, jotka voivat heikentää myös populaation demografisia ominaisuuksia. Näin ollen viitearvon asettamisessa tulee verrata osapopulaatioiden yhteenlaskettuja GPEP-tasojta demografiaan perustuvaan PEP-tasoon.

Raportissa esitetään useita vaihtoehtoisia tapoja sekä pienimmän elinvoimaisen populaation että siitä johdettavien viitearvojen määrittämiseen. Koska vaihtoehtoja on paljon, raportissa

esitetään myös useita esimerkkituloksia viitearvoista. Se, mitä esitetyistä vaihtoehtoista käytetään, edellyttää päätöksentekijältä valintoja määrittelyprosessin eri kohdissa.

Raportissa esitetyt tulokset perustuvat Suomen susikannan nykyiseen tilanteeseen. Jos susikannan tila muuttuu, voi myös käsitys kannan elinvoimaisuudesta ja siihen perustuvista viitearvoista muuttua. Populaation geneettisiä ja demografisia ominaisuuksia tulisikin seurata säännöllisesti, ja viitearvoja ja niiden laskennan logiikkaa päivittää tarvittaessa. Päivityksen tarvetta voi ilmetä myös, jos viitearvomäärittelyyn liittyvää ohjeistusta päivitetään komission toimesta.

Tavoite suotuisasta suojelutasosta koskee vain EU-maita. Kun kyseessä on laji, jonka populaatiot ovat kiinteästi yhteydessä toisiinsa yli valtiorajojen, olisi tärkeää kehittää ohjeistusta ja metodiikkaa niin, että viitearvomäärittelyssä voitaisiin paremmin huomioida biologiset ja ekologiset populaatorajat.

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

Sammandrag

¹Samu Mäntyniemi, ¹Mia Valtonen, ¹Inari Helle, ¹Helena Johansson, ²Suvi Ponnikas, ¹Vesa Niivala, ¹Jenni Harmoinen, ¹Annika Herrero, ¹Samuli Heikkinen, ²Laura Kvist, ²Jouni Aspi, ¹Ilpo Kojola ja ¹Katja Holmala.

¹Naturresursinstitutet, Ladugårdsbågen 9, 00790 Helsingfors

²Uleåborgs universitet, Forskningsenheten för ekologi och genetik, Pentti Kaiteran katu 1, 90570 Oulu

I slutet av 2020 fick Naturresursinstitutet (Luke) i uppdrag av Jord- och skogsbruksministeriet att ta fram ett referensvärde för den gynnsamma bevarandenivån för den finska vargstammen, genom ett internationellt forskningspartnerskap. Referensvärdet beskriver den populationsstorleksomskiften skulle möjliggöra för vargstammen att uppnå och upprätthålla en gynnsam bevarandenivå i Finland, förutsatt att även andra kriterier för en gynnsam bevarandenivå uppfylls. Definitionen av referensvärdet gäller för Finland utanför renskötselområdet, men man bör hålla i åtanke att rennärsområdet är viktigt för länken till närbelägna vargbestånd (Sverige, Norge). Denna rapport beskriver det arbete som utförts i det tvååriga projektet, och dess huvudsakliga resultat.

Inga detaljerade riktlinjer har givits för att fastställa referensvärden. Ett referensvärde ska baseras på vetenskaplig kunskap och expertis, men vid fastställandet av referensvärdet krävs att beslutsfattare gör vissa val under processen. De numeriska kriterier som referensvärdet måste uppfylla är att referensvärdet är större än minsta livskraftiga population (MLP) och större än hela beståndet var då EUs Art- och Habitatdirektiv trädde i kraft. I detta arbete presenteras flera olika sätt att härleda referensvärdet, som var och en har sina styrkor och svagheter.

Målet med Art- och Habitatdirektivet är att säkerställa en gynnsam bevarandenivå för arter i EU. Huruvida Finland kan förlita sig på vargbestånden i andra länder - framför allt i Ryssland - för att upprätthålla livskraften i den egna vargstammen, avgörs utifrån tolkningen av Art- och habitatdirektivet. Vid fastställandet av referensvärdet är den viktigaste utgångspunkten att bedöma vargstammens livskraft utifrån populationens genetiska och demografiska egenskaper. Dessutom sätter tillgången av bytesdjursstammarna och lämpliga livsmiljöer en övre gräns för populationens maximala storlek, det vill säga vargstammens ekologiska bärförmåga. Om Finland inte kan betrakta den finska vargstammen som en del av en mer omfattande population för att uppnå en gynnsam bevarandenivå måste den finska vargstammen vara tillräckligt stor för att garantera populationens genetiska livskraft på lång sikt, det vill säga den evolutionära förmågan att anpassa sig till förändrade miljöförhållanden. Om Finland kan ta hänsyn till den faktiska sammanlänknings med vargbestånd som lever i andra länders territorier vid fastställandet av referensvärdet, bör den demografiska livskraften och den kortsiktiga genetiska livskraften användas som utgångspunkt vid fastställandet av referensvärdet. Populationens storlek bör vara tillräckligt stor för att undvika de skadliga effekterna av inavel även på kort sikt.

De genetiska resultaten visar att Karelens vargbestånd i Karelien (Ryssland) och östra Finland är genetiskt lika, och individer sprider sig på båda sidorna av gränsen. För närvarande finns det dock inte tillräckligt med invandring för att bibehålla den genetiska mångfalden i den finska vargstammen. Resultaten visar också att en låg nivå av invandring kommer från Skandinavien till Finland.

Det är troligt att kopplingen mellan nordöstra Ryssland och Finlands vargbestånd kommer att bibehållas åtminstone inom en snar framtid, och vid definitionen av referensvärdet är det därför möjligt att fokusera på att undersöka beståndets genetiska livskraft på kort sikt.

Långsiktig genetisk livskraft kräver en effektiv populationsstorlek på 1000. Eftersom det faktiska antalet individer i en population vanligtvis är betydligt större än den effektiva populationsstorleken skulle detta innebära en population på flera tusen individer. Om Finland inte har möjlighet att betrakta vargar som lever i andra länders territorier borde denna populationsstorlek nås inom Finlands gränser. Ett sådant mål är dock orealistiskt, eftersom projektets resultat visar att livsmiljöns bärförmåga uppskattad med hjälp av modellering inte tillåter en så stor vargstam i Finland.

Enligt resultaten är den finska vargpopulationen för närvarande uppdelad i två delpopulationer, därmed måste Östra Finland och Västra Finland behandlas som två delpopulationer vid bestämning av den genetiska minsta livskraftiga populationen (GMLP). Den demografiska minsta livskraftiga populationen (DMLP) och ekologisk bärförmåga har dock undersökts genom att behandla hela den finska vargstammen utanför renskötselområdet som en enhet. De genetiska resultaten färdigställdes först i slutet av arbetet, därför var det inte möjligt att lägga till ny information om de två delpopulationerna i den demografiska utvärderingen.

Modelleringsresultaten visade att de identifierade två delpopulationerna inte är genetiskt livskraftiga med sin nuvarande storlek och sin nuvarande koppling (mängden migration) till den fennoskandiska metapopulationen. Den genetiska differentieringen av delpopulationerna beror på att det inte finns tillräckligt med vargar som rör sig mellan dem, och särskilt de västfinska vargarna parar sig främst med varandra. Vargarna som vandrar från Karelen i Ryssland till Finland verkar inte heller bosätta sig och bli del vargstammen i sydvästra Finland. Därför bör både populationsstorlekar och migration öka, så att Finlands egna delpopulationer når kortsiktig livskraft ($N_e=100$), såväl som att den sammantagna fennoskandiska metapopulationen når långsiktig livskraft ($N_e=1000$). Resultaten av modellerna understryker genflödets betydelse för genetisk livskraft, eftersom de scenarier där det antogs att ingen migration förekommer mellan populationerna ($m=0$), och där delpopulationerna i Finland modellerades separat från populationerna i grannländerna, minskade de effektiva populationsstorlekarna kraftigt och graden av inavel ökade avsevärt.

Vid definitionen av referensvärdet är det motiverat att betrakta Östra Finland och Västra Finland var för sig, varvid vargbestånden i båda regionerna bör överstiga regionens egen genetiska MLP. Den genetiska MLPn beror på längden på den tidsperiod som används i beräkningen och den tolererade minskningen av populationens fitness under denna period. De värden som ofta hänvisas till inom populationsgenetiken är till exempel fem generationer och en 10%-ig nedgång i fitness. När man ser på resultaten bör man notera att GMLP för båda regionerna i princip bör nås oavsett situationen i den andra regionen, d.v.s. en ökning vargstammen i östra Finland gör inte att beräkningen för den accepterade effektiva populationsstorleken för västra Finland kan ändras.

Den finska vargstammen måste också vara livskraftig ur en demografisk synvinkel. Demografisk MLP beror på längden på den tidsperiod som används för beräkning och den risk för utrotning som accepteras för populationen för den givna tidsperioden. De värden som brukligt anges är till exempel en tidsperiod på 100 år och 10% risk för utrotning, vilka baseras på IUCN:s definition av en art som klassificeras som hotad.

Den demografiska populationsmodellen som utvecklats i denna rapport inkluderar inte genetiska faktorer, så den kan inte användas för att undersöka storleken på en livskraftig population där även genetiska faktorer beaktas. Populationen kan därför framstå som livskraftig vad gäller dess demografiska egenskaper, men den kan likväl vara för liten för att undvika problem på grund av inavel, som i sin tur kan försvaga populationens demografiska egenskaper. När ett

referensvärde anges bör därför de sammanlagda GMLP-nivåerna för delpopulationerna jämföras med den demografiskt baserade MLP-nivån.

Rapporten presenterar flera alternativa sätt att fastställa både den lägsta livskraftiga populationen och referensvärdena som härrör från den. Eftersom det finns många alternativ presenterar rapporten också flera exempelresultat på referensvärden. Beslutfattarens val vid olika tillfällen i processen avgör vilket av de möjliga alternativen som används.

Resultaten som presenteras i rapporten baseras på rådande läge i den finska vargstammen. Om vargpopulationens läge förändras kan också uppfattningen om populationens livskraft och referensvärdena baserade på den förändras. De genetiska och demografiska egenskaperna hos populationen bör övervakas regelbundet, och referensvärdena och logiken för deras beräkning bör uppdateras vid behov. Behovet av en uppdatering kan också uppstå om riktlinjerna för definitionen av referensvärden förnyas av kommissionen.

Målet om en gynnsam bevarandenivå gäller endast EU-länder. När det gäller en art vars populationer är nära sammanlänkade över nationsgränser skulle det vara viktigt att utveckla riktlinjer och metodik så att biologiska och ekologiska populationsgränser bättre kan beaktas vid definitionen av referensvärden.

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

Abstract

¹Samu Mäntyniemi, ¹Mia Valtonen, ¹Inari Helle, ¹Helena Johansson, ²Suvi Ponnikas, ¹Vesa Niivala, ¹Jenni Harmoinen, ¹Annika Herrero, ¹Samuli Heikkinen, ²Laura Kvist, ²Jouni Aspi, ¹Ilpo Kojola ja ¹Katja Holmala.

¹Natural Resources Institute Finland (Luke), Latokartanonkaari 9, 00790 Helsinki

²University of Oulu, Ecological Genetics Research Unit, Pentti Kaiteran katu 1, 90570 Oulu

At the end of 2020, the Ministry of Agriculture and Forestry assigned to the National Resources Institute Finland (Luke) the task of producing a favourable reference value for the Finnish wolf population, achieved through an international research collaboration. The reference value represents the population size that would enable the achievement and maintenance of a favourable conservation status for the wolf population in Finland in a situation where all other criteria set for the favourable conservation status are also met. While the reference value concerns the parts of Finland that are outside the reindeer husbandry area, it should be recognized that the reindeer husbandry area is important for the connectivity to adjacent wolf populations (Sweden, Norway). This report presents the work carried out in the two-year project and its key results.

No detailed guidelines have been set for defining favourable reference values. A reference value is based on scientific knowledge and expertise, however certain points in setting the reference value require decision-makers to make choices. The reference value must meet certain numerical criteria, i.e., the reference value is greater than the minimum viable population (MVP) and larger than the population size when the Habitats Directive came into force. This report proposes various methods for defining the reference value, each of which has their own strengths and weaknesses.

The goal of the Habitats Directive is to ensure the favourable conservation status for species in the EU. Whether Finland can rely on the wolf populations of other countries - above all, Russia - in maintaining the viability of its wolf population is determined by the interpretation of the Habitats Directive. A key starting point in defining the reference value is the evaluation of the wolf population's viability based on the population's genetic and demographic properties. In addition, the ecological carrying capacity sets a maximum upper limit for the population size, based on the availability of prey and suitable habitat. If Finland cannot consider its wolf population as part of a larger population for achieving the favourable conservation status, Finland's wolf population must be sufficiently large to ensure the population's genetic viability in the long term. In other words, the population should have evolutionary potential in order to be able to adapt to changing environmental conditions. If Finland can consider also the actual connections with wolf populations living in the territory of other countries in defining the reference value, the definition should be based on demographic viability and short-term genetic viability, meaning that the population size should be sufficiently large to avoid adverse effects of inbreeding, even in the short term.

Genetic results show that wolf populations in the Republic of Karelia (Russia) and Eastern Finland are genetically similar, and individuals move across the border in both directions. Currently, there is insufficient migration into Finland to maintain the genetic diversity of Finland's wolf population.

The results also show that there are very low levels of migration from Scandinavia into Finland. It is likely that the connection between the wolf populations of the north-eastern Russia and Finland will remain intact at least in the near future. Therefore, when defining the reference

value, the connection can be taken into consideration, and it is feasible to determine the short-term genetic viability of the population.

Long-term genetic viability requires the effective population size of 1,000. Because the actual number of individuals in the population is usually much higher than the effective population size, this would translate to a population of several thousands of individuals. If Finland cannot consider wolves living in the territory of other countries, this population size would have to be achieved inside Finland's borders. However, this goal is unrealistic, as the project's results show that the ecological carrying capacity estimated by means of modelling does not enable such a large wolf population in Finland.

According to the results, Finland's wolf population is currently divided into two sub-populations, therefore Eastern and Western Finland should be considered separately in determining the genetically minimum viable population (GMVP). However, demographic viability (DMVP) and ecological carrying capacity have been examined by considering Finland's entire wolf population outside the reindeer husbandry area as a single entity. As the genetic results were only completed during the final stages of the project, the new information about the two sub-populations could not be included in the demographic evaluation.

The modelling results show that the two identified sub-populations are not genetically viable with their current sizes and connectivity (migration volume) to the Fennoscandian metapopulation. The genetic differentiation of the subpopulations results from the insufficient migration between them, and wolves in Western Finland, in particular, mainly mate among themselves. Furthermore, wolves migrating from the Republic of Karelia into Finland do not appear to settle and become part of the wolf population in Southwestern Finland. As a result, both the population sizes and the migration into and within Finland should increase to achieve the short-term viability ($N_e=100$) of Finland's sub-populations and the long-term viability ($N_e=1,000$) of the Fennoscandian metapopulation. The modelling results highlight the significance of the gene flow on genetic viability. In those scenarios which assumed that there is no migration ($m=0$) and in which Finland's sub-populations were modelled separately from the neighbouring countries' populations, the effective population sizes were reduced, and the level of inbreeding increased substantially.

In defining the reference value, it is justified to examine Eastern Finland and Western Finland separately, in which case wolf populations in both regions should exceed their region's genetic MVP. GMVP depends on the duration of the time period chosen and the accepted decrease in fitness during this period. Commonly used values in population genetics are five generations and a decrease of 10% in fitness. When examining the results, it should be noted that, in principle, GMVP in both regions should be achieved, regardless of the situation in the other region. In other words, the acceptable effective population size cannot be reduced in Western Finland by increasing the wolf population in Eastern Finland. Finland's wolf population must also be demographically viable. Demographic MVP depends on the time period chosen and the tolerated risk of population to become extinct during the given time period. Commonly used values include a time period of 100 years and a risk of extinction of 10%, which are based on the IUCN's definition of species being classified as threatened.

As the demographic population model developed during this project does not include genetic factors, it cannot indicate the viable population size if genetic factors were also taken into account. In other words, the population may be demographically viable, yet it may nevertheless be too small to avoid problems resulting from inbreeding, which may in turn negatively affect the population's demographic properties. Therefore, the combined GMVP levels of the sub-populations must be compared with the DMVP level in defining the reference value.

The report proposes several methods for determining the MVP value and the reference values based on the MVP. This leads to many potential alternatives, and therefore the report presents a variety of example results. The choices made by decision-makers in different points of the process determine which of the proposed options will be used.

The results presented in the report are based on the current state of Finland's wolf population. If the state changes, the understanding of the population's viability and resulting reference values may also change. The population's properties should be monitored regularly, and the reference values and the logic underlying their calculations should be updated as necessary. Updates may also be needed if the European Commission revises its guidelines for defining reference values.

The goal of the favourable conservation status applies only to EU countries. When it comes to a species whose populations are closely connected across state borders, it would be important to develop guidelines and methodology so that biological and ecological population boundaries could be better taken into account when defining reference values.

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

Sisällys

Kiitokset	14
1. Johdanto	16
2. Avainkäsitteitä.....	18
2.1. Suotuisa suojelutaso.....	18
2.2. Suotuisan suojelutason viitearvo	19
2.2.1. Viitearvo ja sen määrittäminen	19
2.3. Populaation elinvoimaisuus.....	20
2.4. Pienin elinvoimainen populaatio	21
2.5. Efektiivinen populaatiokoko	22
3. Viitearvon määrittämisen logiikka.....	23
4. Susikannat Suomessa ja lähialueilla	26
4.1. Suomen susikannan historia ja lainsäädännöllinen asema.....	26
4.2. Susikannat ja suden lainsäädännöllinen asema Suomen lähialueilla	29
5. Päätulokset	31
5.1. Demografia.....	31
5.1.1. Demografisesti pienin elinvoimainen populaatio.....	31
5.1.2. Ekologinen kantokyky.....	33
5.2. Genetiikka	34
5.2.1. Suomen susikannan geneettinen tila	34
5.2.2. Geneettisesti pienin elinvoimainen populaatio	36
5.3. Viitearvon määrittäminen	39
5.3.1. Kerroin x PEP (demografinen tai geneettinen PEP).....	39
5.3.2. Riskiasenteeseen perustuva viitearvo (demografinen tai geneettinen PEP)	41
5.3.3. Hyväksyttävän häviämiskisriskin pienentäminen (demografinen PEP).....	44
5.3.4. GPEP:n aliarvioimisriskin pienentäminen (geneettinen PEP)	44
6. Pohdinta.....	46
6.1. Viitearvon määrittämisessä huomioitavia seikkoja	46
6.2. Varovaisuusperiaatteen soveltaminen viitearvon asettamisessa.....	49
6.3. Yhteenveto viitearvon määrittämisestä	51
6.4. Populaatioiden eriytyemisestä maiden välillä ja Suomen sisällä	53
6.5. Yhteiskunnalliset kysymykset	54
6.6. Tulevaisuuden näkökohdat.....	54

Viitteet.....	56
Liite A. Demografinen populaatiomallinnus ja viitearvomallinnus	60
Liite B Elinympäristö ja saaliseläinkannat	92
Liite C. Genetiikka	102
Liite D. Sanakirja	135
Viitteet.....	137
Liite E. Populaatiomalli: simulaatioketjut, priori- ja posteriorijakaumat ja bayesilaiset p-arvot	138

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 demografinen mallinnus-työryhmään Henrik Andrén (SLU, Ruotsi) ja Jennifer Feltner (University of Montana, USA).

Viitearvotyön tekemiseen on osallistunut myös huomattava määrä Luonnonvarakeskuksen henkilökuntaa. Erityisesti Taivalkosken riistalaboratorion työntekijät ovat tuottaneet työssä tärkeää demografista aineistoa. Mallinnusryhmän työhön ovat osallistuneet myös Leena Ruha, Henni Pulkkinen ja Juha Heikkinen. Laura Eskelinen kommentoi raportin luettavuutta, Terhi Iso-Touru osallistui sanakirjan kokoamiseen ja Auli Immonen auttoi viimeistelemään raportin. 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 petoyhdyshenkilöt sekä runsas joukko muita luonnossa liikkujia, joiden havaintotietoihin kanta-arvio osin perustuu.

Kiitämme lämpimästi kaikkia edellä mainittuja tahoja hyvästä yhteistyöstä.

LISTA KÄYTETYISTÄ LYHENTEISTÄ

DPEP = demografinen pienin elinvoimainen populaatio

EU = Euroopan unioni

GPEP = geneettinen pienin elinvoimainen populaatio

IUCN = Kansainvälinen luonnonsuojeluliitto

MMM = Maa- ja metsätalousministeriö

N_c = kannankoko

N_e = efektiivinen populaatiokoko (s. 13)

PEP = pienin elinvoimainen populaatio (s. 13)

Viitearvo = suotuisan suojelutason viitearvo (s. 10)

1. Johdanto

Maa- ja metsätalousministeriö (MMM) antoi loppuvuodesta 2020 Luonnonvarakeskukselle (Luke) tehtäväksi tuottaa Suomen susikannan suotuisan suojelutason viitearvon kansainvälisenä tutkimusyhteistyönä. Suomen susikannan suotuisan suojelutason viitearvon määrittely koskee poronhoitoalueen ulkopuolista Suomea. Viitearvo kuvaa sitä populaatiokokoa, joka mahdollistaisi susikannan suotuisan suojelutason saavuttamisen ja ylläpitämisen Suomessa pitkällä aikavälillä, mikäli myös muut suotuisan suojelutason kriteerit täyttyvät. Työ toteutettiin kaksivuotisessa (2021–2022) projektissa. Maa- ja metsätalousministeriö edellytti kaksivuotiselta projektilta alustavia viitearvoja syyskuussa 2021. Loppuraportti oli sovittu tuotettavaksi syyskuussa 2022. Tässä raportissa kuvataan kaksivuotisessa (2021–2022) projektissa tehty työ päätuloksineen. Maa- ja metsätalousministeriö voi käyttää viitearvoja ja väli- ja loppuraporttiin koostettua tietoa suden kannanhoitoa koskevassa suunnittelussa ja päätöksenteossa.

Työ toteutettiin neljässä työryhmässä, jotka toimivat tiiviissä yhteistyössä keskenään. **Demografia**-työryhmä (Ilpo Kojola, Annika Herrero ja Samuli Heikkinen (Luke), Håkan Sand ja Olof Liberg (Sveriges lantbrukuniversitet, SLU), Barbara Zimmermann ja Petter Wabakken (Inland Norway University of Applied Sciences, INN)) keskittyi suden populaatiobiologisen ja -ekologisen aineiston tuottamiseen demografista mallinnusta varten. **Elinympäristö**-työryhmä (Ilpo Kojola, Vesa Nivala ja Samuli Heikkinen (Luke)) arvioi, kuinka suurelle susikannalle Suomessa olisi soveltuvaa elinympäristöä ja saaliseläimiä. **Demografinen mallinnus** -työryhmä (Samu Mäntyniemi ja Inari Helle (Luke), Henrik Andrén (SLU), Jennifer Feltner (University of Montana)) hyödynsi edellä mainituissa ryhmissä koottua aineistoa matemaattisissa malleissa, joiden avulla estimoitii suotuisan suojelutason demografisiin tekijöihin perustuvia viitearvoja Suomen susikannalle. **Genetiikka**-työryhmä (Mia Valtonen, Helena Johansson ja Jenni Harmoinen (Luke), Suvi Ponnikas, Laura Kvist ja Jouni Aspi (Oulun yliopisto), Mikael Åkesson (SLU) ja Øystein Flagstad (Norwegian Institute for Nature Research, NINA)) tuotti tietoa Suomen susikannan populaatiogenetiikasta ja arvioi kannan suotuisan suojelutason viitearvoa populaation geneettiseen elinvoimaisuuteen perustuen. Lisäksi työtä ohjasi yleisellä tasolla Katja Holmala.

MMM edellytti raportointia hankkeen puolivälissä. Suomen susikannan suotuisan suojelutason viitearvon määrittäminen -väliraportti (Valtonen ym. 2021) julkaistiin syyskuussa 2021. Väliraportti esitteli siihenastisen työn tuloksia. Lisäksi pyydettiin ulkopuolisilta tieteellisiltä asiantuntijoilta palautetta väliraporttiin mennessä tehdystä työstä. Arvioijina toimivat Jens Andersson ja Per Sjögren-Gulve (Naturvårdsverket), Linda Laikre ja Nils Ryman (Stockholm universitet), Otso Ovaskainen (Jyväskylän yliopisto) ja Richard Bischof (Norges miljø- og biovetenskaplige universitet). Vuoden 2022 aikana työ jatkui arvioijien palautteen pohjalta ja hankkeen lopulliset tulokset esitetään tässä raportissa.

Tässä raportissa esitellään Suomen susikannan suotuisan suojelutason viitearvon määrittämistä käsittelevän tutkimuksen päätulokset keskittyen viitearvon kannalta kolmeen merkittävimpään teemaan eli geneettiseen ja demografiseen elinvoimaisuuteen ja ympäristön kantokykyyn. Viitearvot määrittyvät ensisijaisesti susikannan demografiaa ja genetiikkaa koskevien tarkastelujen pohjalta. Susikannan ekologista kantokykyä koskeva osio haarukoi teoreettista ylärajaa kannan enimmäiskoosta, jonka elinympäristö ja saaliseläinkannat mahdollistaisivat. Raportissa taustoitetaan myös työn lähtökohtia ja Suomen ja lähialueiden susikantojen tilaa ja lainsäädännöllistä asemaa.

Raportissa esitellään useita erilaisia tapoja viitearvon määrittämiseen ja pohditaan viitearvoon vaikuttavia tekijöitä. Yksityiskohtaiset tutkimusmenetelmät, tulokset ja termien selitykset esitetään liitteissä A-E.

Vaikka viitearvon määrittäminen perustuu tieteelliseen tietoon ja asiantuntemukseen, tietyt valinnat viitearvon asettamisessa eivät ole (luonnontieteellisellä) tutkimuksella ratkaistavia, vaan edellyttävät päätöksentekijän valintaa. Tästä johtuen raportissa ei esitetä vain yhtä Suomen susikannan suotuisan suojelutason viitearvoa, vaan esitellään projektin aikana saatuja tutkimustuloksia ja kehitettyjä menetelmiä, joita voidaan käyttää suotuisan suojelutason viitearvon asettamisessa sen jälkeen, kun yhteiskunnan arvoihin ja tavoitteisiin liittyvät valinnat on tehty.

2. Avainkäsitteitä

2.1. Suotuisa suojelutaso

Suotuisan suojelutason määritelmä juontaa juurensa Euroopan Unionin luontodirektiiviin (92/43/ETY), joka yhdessä lintudirektiivin (009/147/EY) kanssa muodostaa luonnonsuojelulainsäädännön perustan EU:n alueella. Luontodirektiivin tavoitteena on edistää luonnon monimuotoisuuden säilymistä suojelemalla luontotyyppettä ja luonnonvaraista eläimistöä ja kasvistoa, ja sen avulla pyritään varmistamaan yhteisön tärkeänä pitämien luontotyyppien ja luonnonvaraisen eläin- ja kasvilajien suotuisan suojelutason säilyttäminen tai sen ennalleen saattaminen.

Lajit, joita direktiivi koskee, on sisällytetty direktiivin liitteisiin II, IV ja V. Suomessa susi kuuluu poronhoitoalueen ulkopuolella liitteeseen IV ja poronhoitoalueella liitteeseen V. Liitteen IV lajit edellyttävät tiukkaa suojelua ja ovat lähtökohtaisesti rauhoitettuja, eli esimerkiksi niiden tahallinen tappaminen on kielletty, joskin kiellosta voi hakea poikkeusta tietyin edellytyksin. Liitteen V lajien ottaminen luonnosta ja hyväksikäyttö voivat vaatia hyödyntämisen sääntelyä. Liitteen IV lajit ovat siis tiukemmin suojeltuja kuin liitteen V lajit, mutta kummankaan liitteen lajien suotuisaa suojelutasoa tai sen saavuttamista ei saa vaarantaa.

Suotuisa suojelutaso on tuotu Suomen lainsäädäntöön luonnonsuojelulakiin (20.12.1996/1096 §5) ja sisällöllisesti samanhenkisenä riistaeläimiä koskevaan metsästyslakiin (28.6.1993/615 §3; riistanhoidon määritelmä).

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). Suotuisa suojelutaso voidaan määritellä myös populaatio- tai maakohtaisesti. Suotuisan suojelutason määrittelyn soveltamisesta on tarkemmin ohjeistettu luontodirektiivin teknisessä raportissa (Bijlsma ym. 2019). Jäsenvaltioiden on luontodirektiivien mukaisesti säilytettävä näiden lajien ja luontotyyppien suotuisa suojelutaso tai palautettava se ennalleen.

Suomen on luontodirektiivin artikla 17 mukaan laadittava EU:lle kertomukset luonto- ja lintudirektiivillä suojeltujen lajien (kuten susi) ja luontotyyppien suojelutasosta ja kehityssuunnista joka kuudes vuosi. Vuonna 2019 valmistunut kertomus kattaa vuodet 2013–2018 ja on järjestyksessään kolmas luontodirektiivien mukainen yhteenveto (SYKE 2021). Viimeisimmässä raportoinnissa susi ei ollut Suomessa lajina suotuisalla suojelutasolla. Seuraava raportointikausi kattaa vuodet 2019–2024.

2.2. Suotuisan suojelutason viitearvo

2.2.1. Viitearvo ja sen määrittäminen

Sen arviointi, onko suotuisa suojelutaso saavutettu, ei ole yksinkertaista. Jos eläinlajille on määritetty suotuisan suojelun viitearvo, sitä voidaan käyttää arvioinnissa apuna. **Suotuisan suojelutason viitearvo kuvaa populaatiokokoa, jolla suotuisa suojelutaso olisi turvattu Suomessa, mikäli myös muut suotuisalle suojelutasolle asetetut ehdot täyttyvät.**

Viitearvolle ei ole kuitenkaan annettu täsmällistä määritelmää. Virallinen ohjeistus (DG Environment 2017) luontodirektiivin artikla 17 mukaiseen menettelyyn listaa kuitenkin yleiset periaatteet, jotka tulisi huomioida viitearvoa määritettäessä:

- Viitearvo tulee asettaa perustuen ekologiin ja biologisiin näkökantoihin
- Viitearvon asettamisessa tulee käyttää parasta saatavilla olevaa tietoa ja tieteellistä asiantuntemusta
- Viitearvon asettamisessa tulee huomioida varovaisuusperiaate ja viitearvon tulee sisältää turvamarginaali epävarmuuden suhteen
- Viitearvon ei tule olla pienempi kuin tarkasteltavan populaation koko luontodirektiivin astuessa voimaan, ja
- Viitearvo on aina suurempi kuin pienin elinvoimainen populaatio (PEP) demografisen ja geneettisen elinvoimaisuuden kannalta katsottuna.

Lisäksi ohjeistuksessa todetaan, että viitearvo ei välttämättä vastaa konkreettisia kansallisia tavoitteita lajille ja sen suojelulle, kuten ei myöskään lajin historiallista maksimikokoa tai mahdollista kokoa (kantokykyä).

Large Carnivore Initiative for Europe (LCIE) -työryhmä julkaisi vuonna 2008 ehdotuksen suurpe-tojen suotuisan suojelutason viitearvojen määrittämisestä (Linnell ym. 2008). Tämän ehdotuksen mukaan viitearvon määrittämisen tulisi perustua kolmeen kriteeriin. Ensimmäisen kriteerin mukaan populaation täytyy olla vähintään yhtä suuri kuin luontodirektiivin tullessa voimaan. Toisen kriteerin mukaan populaation täytyy olla vähintään yhtä suuri, ja mielellään paljon suurempi, kuin pienin elinvoimainen populaatio (PEP) Kansainvälisen luonnonsuojeluliiton (IUCN, *International Union for Conservation of Nature*) kriteerin E tai kriteerin D perusteella määriteltynä. IUCN seuraa lajien uhanalaisuutta globaalisti ja kansallisesti ja on laatinut uhanalaisuusluokituksen ja arvioinnissa käytettävän kriteeristön. Kriteerin E perusteella häviämiskin tulisi elinvoimaisuusanalyysillä arvioituna olla korkeintaan 10 % sadan vuoden aikana. Työryhmän mukaan kriteerin D perusteella lisääntymiskykyisten yksilöiden määrä tulisi olla vähintään 250 siten, että populaatio saisi samalla muualta täydennystä. Kolmas kriteeri edellyttää, että populaation tilaa seurataan jatkuvasti sopivin menetelmin (Linnell ym. 2008).

Luontodirektiivin raportointiin liittyvässä ohjeistuksessa esitellään yleistasoinen vaiheittainen prosessi viitearvon määrittämiseen (DG Environment 2017). Määrittäminen aloitetaan kaiken olennaisen tiedon keruulla. Käytettävissä oleva tieto määrittelee, millainen lähestymistapa on sovelia. Ohjeistus esittelee kaksi mahdollista lähestymistapaa, joista ensimmäinen perustuu populaation hyvään tilaan menneisyydessä ja siitä johdettavaan vertailuarvoon (*reference-based*) ja toinen mallinnukseen (*model-based*). Koska Suomessa susikanta käytännössä hävisi 1800-luvulla ja on alkanut vahvistua voimakkaasti vasta 1990-luvulta lähtien, tässä työssä lähestymistavaksi valittiin mallinnuspohjainen tapa, jossa viitearvon määrittäminen etenee seuraavien vaiheiden kautta:

1. Määritetään pienin elinvoimainen populaatio (PEP) ottamalla huomioon evolutiivinen potentiaali (geneettinen PEP) ja geneettinen yhteys lajin muihin populaatioihin,
2. Määritetään kerroin, jota käyttäen PEP skaalataan viitearvoksi.
3. Määritetään viitearvo PEP:n ja kertoimen avulla.

On huomioitava, että näistä yleisen tason ohjeista ja ohjeistuksessa esitetyistä esimerkeistä huolimatta viitearvon määrittämiselle ei ole olemassa yksityiskohtaista, kaikille lajeille sopivaa ohjeistusta.

Viitearvon määrittämisen osalta tärkeimmät tässä työssä käytetyt kirjallisuuslähteet ovat virallisten ohjeiden lisäksi ohjeiden taustalla olevat tekniset raportit (Bijlsma ym. 2019 ja raportin varhaisemmat versiot). Myös Ruotsissa tehtyä Skandinavian susikannan viitearvon määrittelytyötä (Liberg ym. 2015) on tarkasteltu.

2.3. Populaation elinvoimaisuus

Viitearvoa määritettäessä avainasemassa on Suomen susikannan elinvoimaisuuden arvioiminen. Elinvoimaisuutta voidaan tarkastella sekä populaation demografisiin että geneettisiin ominaisuuksiin perustuen. Demografisiin ominaisuuksiin kuuluvat muun muassa syntyvyys, kuolleisuus, ikä- ja sukupuolirakenne ja muuttoliike. Nämä tekijät vaikuttavat siihen, miten populaatiokokoo muuttuu ajan myötä ja ajautuu ko populaatio sukupuuttoon. **Demografian kannalta elinvoimaisessa populaatiossa syntymisiä ja tulomuuttoa on pitkällä aikavälillä vähintään sama verran kuin kuolemia ja poismuuttoa;** tällöin populaatio ei ajaudu sukupuuttoon. Elinvoimaisuuteen kuuluu myös **kyky kestää ympäristöolosuhteiden satunnaisia vaihteluita.**

Elinvoimaisuuteen liittyvät myös populaation geneettiset tekijät, erityisesti sen geneettinen monimuotoisuus, jolla tarkoitetaan eroja eliöiden perinnöllisessä aineksessa. Perinnöllinen muuntelu on tärkeää niin yksilö- kuin populaatiotasolla. Jos yksilöllä on kromosomeissaan geenistä kaksi erilaista muotoa eli alleelia, yksilö on tämän geenin osalta heterotsygootti; jos molemmissa kromosomeissa on geenistä samanlainen muoto, on yksilö tämä geenin osalta homotsygootti. Yleensä heterotsygotia on edullista yksilölle: eri alleelit voivat esimerkiksi parantaa vastustuskykyä useammille sairauksille kuin jos yksilöllä on geenistä vain yksi muoto. Geneettisesti monimuotoisessa ja satunnaisesti pariutuvassa populaatiossa ns. sukusiitosheikkous ei vaikuta yksilöiden selviytymiseen eikä lisääntymismenestykseen. Mitä enemmän populaatiossa on erilaisen perimän omaavia yksilöitä, sitä paremmin populaatio kykenee sopeutumaan ympäröiviin olosuhteisiin ja kestämaan yllättäviä muutoksia kuten poikkeuksellisia säätiloja, ja äkillisiä suuriakin häiriöitä, kuten tautiepidemioita. Perinnöllinen monimuotoisuus siis ylläpitää populaation evolutiivista potentiaalia.

Demografinen ja geneettinen elinvoimaisuus ovat kytköksissä toisiinsa. Pieni populaatio voi hävitä pelkästään sattuman vaikutuksesta, jos kuolleisuus nousee tai lisääntymisteho putoaa esimerkiksi poikkeuksellisten ympäristöolosuhteiden takia. Kun populaatio pienenee, myös perinnöllinen muuntelu vähenee, kun geenimuotoja häviää sattuman vaikutuksesta. Pienessä populaatiossa toisilleen sukua olevat yksilöt myös päätyvät helpommin lisääntymään keskenään. Tällöin on suurempi todennäköisyys, että jälkeläiset perivät vanhemmiltaan saman geenimuodon, jolloin heterotsygotia vähenee. Erityisen haitallista tällainen sukusiitos on silloin, kun yleistyvä geenimuoto on jollain tapaa haitallinen eliölle. Sukusiitoksen yleistymisestä seuraava sukusiitosheikkous on Skandinavian susipopulaatiossa yhdistetty mm. luuston epämuodostumiin (Räikkönen ym. 2006) ja pentujen suurempaan talvikuolleisuuteen (Liberg ym. 2005).

Geneettiset tekijät siis vaikuttavat osaltaan demografisiin ominaisuuksiin, jotka taas vaikuttavat geneettisiin tekijöihin. Tämä vuorovaikutus mahdollistaa ns. sukupuuttokierteen (extinction vortex) muodostumisen, jossa sukusiitoksen ja kuolleisuuden kasvun seurauksena populaatio pienenee, kunnes häviää lopulta kokonaan (Gilpin & Soulé 1986).

Elinvoimaisuuden arvioinnissa myös tarkastelujakson pituudella on merkitystä. Demografiaan perustuvassa tarkastelussa ajatellaan usein tiettyä ajanjaksoa, jonka aikana populaation tulisi säilyä hengissä, esim. 100 tai 500 vuoden aikajänteellä. Geneettisessä elinvoimaisuudessa ajatellaan usein lyhyttä ja pitkää aikaväliä: populaation tulisi olla tarpeeksi suuri, jotta lyhyellä aikavälillä (viisi sukupolvea, sudella Suomessa 17 vuotta) sukusiitosheikkous (*inbreeding depression*) ei aiheuta populaatiolle haitallisia vaikutuksia ja jotta populaatiolla pitkällä aikavälillä olisi kyky sopeutua ympäristön erilaisiin muutoksiin.

2.4. Pienin elinvoimainen populaatio

Pienin elinvoimainen populaatio (PEP; *minimum viable population MVP*) on **pienin populaatiokoko, jolla populaation voidaan olettaa tietyllä todennäköisyydellä säilyvän tietyn ajanjakson**, kun otetaan huomioon demografisiin ja geneettisiin tekijöihin liittyvä satunnaisuus.

Määrittelyssä käytetyt arvot ovat vapaasti valittavissa (Shaffer 1981), mutta usein käytettyjä arvoja ovat esimerkiksi populaation säilyminen 90 prosentin todennäköisyydellä 100 vuoden ajan (esim. Brook ym. 2006). Myös IUCN:n määritelmä lajin uhanalaisuudelle voidaan ottaa tarkastelunäkökulmaksi: lajin on vaarantunut, jos lajin häviämistodennäköisyys on vähintään 10 % sadan vuoden kuluessa, erittäin uhanalainen, jos häviämistodennäköisyys on vähintään 20 %, tai äärimmäisen uhanalainen, jos häviämiskahva on vähintään 50 % sadan vuoden aikana (IUCN 2001). On myös esitetty, että tarkastelujakson pitäisi olla pidempi tai häviämistodennäköisyyden pienempi (esimerkiksi 40 sukupolven aikana 1 %, Reed ym. 2003). Myös LCIE-työryhmä huomauttaa, että IUCN:n käyttämää 10 %:n raja-arvoa 100 vuoden ajanjaksolla pidetään usein liian korkeana ja tutkimuksissa hyväksyttäväksi kuvattu häviämiskahva on ennemmin 5 % kuin 10 % (Linnell ym. 2008). Koska nykyinen tutkimustieto ei anna yhtä ainoaa oikeaa riskiprosenttia, viime kädessä PEP:n määrittämisessä käytettävät raja-arvot, kuten sukupuuttoon häviämisen riski, ovat valintoja (Shaffer 1981), jotka heijastavat yhteiskunnallisia arvoja ja tavoitteita.

PEP:n määrittämisessä apuna käytetään yleensä ns. populaation elinvoimaisuusanalyysiä (population viability analysis, PVA), jossa populaatiosta rakennetaan malli, joka simuloi populaation kehitystä ajassa eteenpäin. Populaatiodynamiikan kuvaamiseen käytetään tietoa tärkeistä demografisista parametreista kuten yksilöiden selviytymisestä ja lisääntymistehosta. Mallissa voidaan huomioida myös geneettisiä tekijöitä, esimerkiksi liittyen populaation sukusiitosisuuteen. 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.

2.5. Efektiivinen populaatiokoko

Efektiivisen populaatiokoon (*effective population size*, N_e) avulla voidaan tarkastella perinnöllisiin tekijöihin liittyvää elinvoimaisuutta. **Efektiivinen populaatiokoko tarkoittaa sen kokoista teoreettista ideaalipopulaatiota, jonka geneettisen muuntelun väheneminen on yhtä nopea kuin tutkittavassa populaatiossa.** Ideaalipopulaatioon liittyviä oletuksia on useita: populaation koko ei vaihtele, sukupuolijakauma on tasainen, lisääntyminen on satunnaista eli yksilöt eivät valikoi kumppaniaan ja luonnonvalinta ei vaikuta populaatioon. Mitä suurempi efektiivinen populaatiokoko on, sitä hitaammin populaation geneettinen muuntelu vähenee sattuman vaikutuksesta. Efektiivinen populaatiokoko on usein huomattavasti pienempi kuin populaation todellinen yksilömäärä. Tämä johtuu siitä, että todellisuudessa mikään populaatio ei vastaa teoreettista ideaalipopulaatiota, vaan eroja esiintyy mm. yksilöiden välisessä lisääntymismenestyksessä, jälkeläisten määrässä ja sukupuolijakaumassa.

Efektiivisen populaatiokoon avulla voidaan arvioida, kuinka suuri populaation olisi oltava, jotta sen geneettinen monimuotoisuus ja siten populaation elinvoimaisuus säilyisi hyväksyttävällä tasolla lyhyellä ja pitkällä aikavälillä. Luonnonsuojelugenetiikassa sukusiitosheikkouden haitallisten vaikutusten minimoimiseksi lyhyellä aikavälillä (noin viisi sukupolvea) suositus efektiiviseksi populaatiokooksi on yli 100 (Frankham ym. 2014). Evolutiivisen potentiaalin säilyttämiseksi eli populaation sopeutumiskyvyn ylläpitämiseksi pidemmällä aikavälillä suositus efektiiviselle populaatiokoolle on yli 1000 (Frankham ym. 2014, Pérez-Pereira ym. 2022). Nämä luvut eivät siis kerro tarvittavasta yksilömäärästä suoraan, vaan näitä efektiivisiä populaatiokokoja vastaava yksilömäärä on johdettavissa geneettisen aineiston tulosten pohjalta.

3. Viitearvon määrittämisen logiikka

Vaikka viitearvon asettamisen tulee perustua ekologiin ja biologisiin näkökantoihin (DG Environment 2017), siihen väistämättä liittyy myös muita seikkoja, joihin ei ole olemassa täysin yksiselitteisiä vastauksia. Kyseessä on siis kokonaisuus, jossa on monia erilaisia tekijöitä, joista vain osa on tieteellisellä tutkimuksella ratkaistavia.

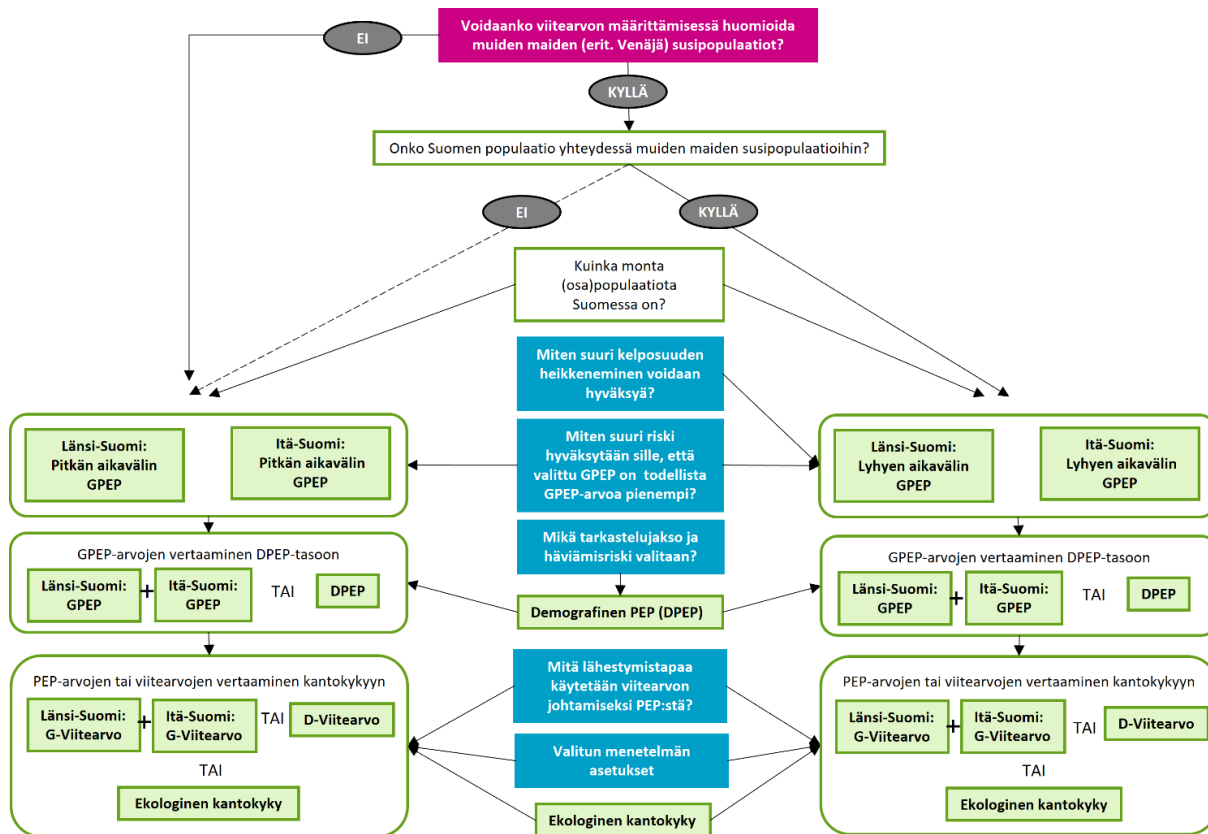
Viitearvon määrittämisessä joudutaan pohtimaan erityisesti seuraavia kysymyksiä:

1. Missä määrin Suomen susikantaa on tarkasteltava omana erillisenä populaationaan? Voidaanko viitearvon asettamisessa huomioida muiden maiden – erityisesti Venäjän – samaan biologiseen populaatioon kuuluvat kannat vai tuleeeko Suomen pystyä takaamaan kannan suotuisa suojelutaso ilman Venäjä-yhteyden huomioimista? Mikäli Suomen ulkopuolisten susipopulaatioiden huomioiminen on mahdollista, onko Suomen kannalla todellinen yhteys muiden maiden populaatioihin (eli siirtykö Suomeen muualta yksilöitä, jotka myös lisääntyvät täällä)?
2. Kuinka suuri populaatio tarvitaan takaamaan populaation elinvoimaisuus, kun asiaa tarkastellaan geneettiseltä ja demografiselta kannalta?
3. Kuinka pienimmästä elinvoimaisesta populaatiosta johdetaan viitearvo?

Viitearvon määrittäminen etenee seuraavien kysymysten ja vaiheiden kautta (Kuva 1):

- Voidaanko viitearvon määrittämisessä huomioida muiden valtioiden (erityisesti Venäjän) susipopulaatiot? Mikäli kyllä, siirtykö Suomeen yksilöitä muualta?
- Jos vastaus on molempiin tai jälkimmäiseen kysymykseen ”ei”, tulee Suomen susikannan itsessään olla geneettisesti elinvoimainen pitkällä aikavälillä eli populaation tulee säilyä geneettisesti monimuotoisena pystyäkseen sopeutumaan ympäristömuutoksiin → lasketaan pitkän aikavälin geneettisesti elinvoimainen populaatio (GPEP)
- Jos vastaus molempiin kysymyksiin on ”kyllä”, tulee Suomen susikannan olla geneettisesti elinvoimainen lyhyellä aikavälillä eli sen pitää olla tarpeeksi suuri välttyäkseen sukusiitosheikkouden haitallisilta vaikutuksilta → lasketaan lyhyen aikavälin geneettisesti elinvoimainen populaatio (GPEP)
- Ennen geneettisen elinvoimaisuuden arvioimista tulee selvittää, onko kannassa geneettistä rakennetta eli onko populaatio jakautunut osapopulaatioihin → geneettinen elinvoimaisuus arvioidaan kaikille osapopulaatioille erikseen
- Susikannan tulee olla elinvoimainen myös demografisilta ominaisuuksiltaan → lasketaan demografisesti pienin elinvoimainen populaatio (DPEP)
- Verrataan pitkän tai lyhyen aikavälin (osapopulaatioiden yhteenlaskettua) GPEP:ta ja DPEP:ta keskenään → lopullinen PEP on näistä kahdesta suurempi
- Valitaan viitearvon laskentamenetelmä ja menetelmän edellyttämät asetukset → lasketaan viitearvo
- Verrataan saatua viitearvoa ekologiseen kantokykyyn → lopullinen viitearvo on näistä pienempi

Viitearvon määrittely voi siis edetä kahta polkua, jotka eroavat toisistaan siinä, tarkastellaanko Suomen susikannan geneettistä elinvoimaisuutta lyhyellä vai pitkällä aikavälillä. Seuraavassa käydään läpi edellä esitetyt määrittelypolut vaihe vaiheelta perusteluineen.



Kuva 1. Viitearvon määrittämisen logiikka vaiheittain. Fuksianpunainen laatikko: kysymykset/seikat, jotka liittyvät direktiivin tulkintaan; siniset laatikot: kysymykset/seikat, jotka edellyttävät päätöksentekijän kannanottoa; vihreällä rajatut laatikot: kysymykset/seikat, jotka voidaan ratkaista tieteellisin menetelmin. GPEP = Geneettisesti pienin elinvoimainen populaatio. DPEP = Demografisesti pienin elinvoimainen populaatio. G-Viitearvo = Genetiikkaan perustuva viitearvo. D-Viitearvo = Demografiaan perustuva viitearvo. Lähde: Luonnonvarakeskus.

Ensimmäinen ratkaistava kysymys koskee tasoa, jolla suotuisa suojelutaso on saavutettava, kun kyse on hyvin liikkuvaisesta lajista, jonka levinneisyysalue ulottuu laajalle Euroopassa ja Aasiassa. Pääkysymys on se, voidaanko Suomen susikannan elinvoimaisuutta arvioitaessa ottaa huomioon etenkin Venäjän Karjalan susikanta vai tuleeko suotuisa suojelutaso saavuttaa myös ilman yhteyttä tähän kantaan. Tässä työssä olemme huomioineet molemmat mahdollisuudet.

Jos susikannan elinvoimaisuuden arvioimisessa ja viitearvon asettamisessa voidaan huomioida myös muiden valtioiden alueella elävät sudet, on Suomen kannan oltava yhteydessä ulkopuolella eläviin susipopulaatioihin. Mikäli tätä yhteyttä ei ole, Suomen susikanta voidaan ajatella erilliseksi populaatioksi, jolloin sen on myös oltava elinvoimainen ilman yhteyttä muihin populaatioihin.

Toinen kysymys koskee kannan elinvoimaisuutta ja sen edellyttämää kannan kokoa. Viitearvon asettamista koskevassa ohjeistuksessa (DG Environment 2017) esitetystä mallinnusperusteisessä määrittämisprosessissa ensimmäinen kohta on ”pienimmän elinvoimaisen populaation (PEP) määrittäminen ottamalla huomioon evolutiivinen potentiaali (”geneettinen PEP”) ja populaation geneettinen yhteys lajin muihin populaatioihin”. Siksi tässä työssä on otettu lähtökohdaksi pitkän aikavälin geneettinen elinvoimaisuus ja evolutiivinen potentiaali ja tämän edellyttämä kannan koko.

Elinvoimaisuuden tarkasteluun liittyy myös susikannan mahdollinen geneettinen rakenne eli kannan jakautuminen osapopulaatioihin. Tässä tutkimuksessa havaittiin Suomen susikannan jakautuneen kahdeksi geneettisiltä ominaisuuksiltaan toisistaan poikkeaviksi osapopulaatioiksi (ks. Luku 5.2), jolloin geneettisen elinvoimaisuuden tarkastelu tehdään näille osapopulaatioille erikseen.

Geneettisen elinvoimaisuuden lisäksi populaation tulee olla elinvoimainen myös demografisten ominaisuuksiensa suhteen. Niin demografisen kuin geneettisen pienimmän elinvoimaisen populaation laskeminen edellyttää valintoja, jotka eivät ole täysin tieteellisesti ratkaistavissa, eli ennen PEP:n laskemista on valittava tarkasteltavan ajanjakson pituus ja hyväksyttävän häviämiskäynnin (DPEP)/ aliarvioimiskäynnin (GPEP) suuruus.

Pienin populaatio, joka on sekä geneettisesti että demografisesti elinvoimainen, saadaan vertaamalla geneettistä ja demografista PEP:ta toisiinsa ja valitsemalla niistä suurempi.

Kolmas ratkaistava kysymys koskee tapaa, jolla saadusta PEP:sta johdetaan suotuisan suojelutason viitearvo. Tämäkin voidaan tehdä useilla eri tavoilla, eikä ole olemassa selkeitä ohjeita siitä, miten skaalaus tulisi tehdä. Lopuksi saatua viitearvoa verrataan ekologiseen kantokykyyn: mikäli viitearvo on kantokykyä suurempi, muodostuu lopulliseksi viitearvoksi kantokyky.

Mikäli viitearvoa määritettäessä on mahdollista huomioida Suomen ulkopuoliset susipopulaatiot ja Suomen susikannalla on todellinen ja riittävä yhteys näihin populaatioihin (kuvan 1 oikea puoli), voidaan katsoa, että vaatimus populaatiokoosta, joka mahdollistaa geneettisen elinvoimaisuuden pitkällä aikavälillä, koskee tätä koko metapopulaatiota, jonka osa Suomen susikanta on. Tällöin riittää, että Suomen susikanta on tarpeeksi suuri varmistamaan populaation geneettisen elinvoimaisuuden lyhyellä aikavälillä.

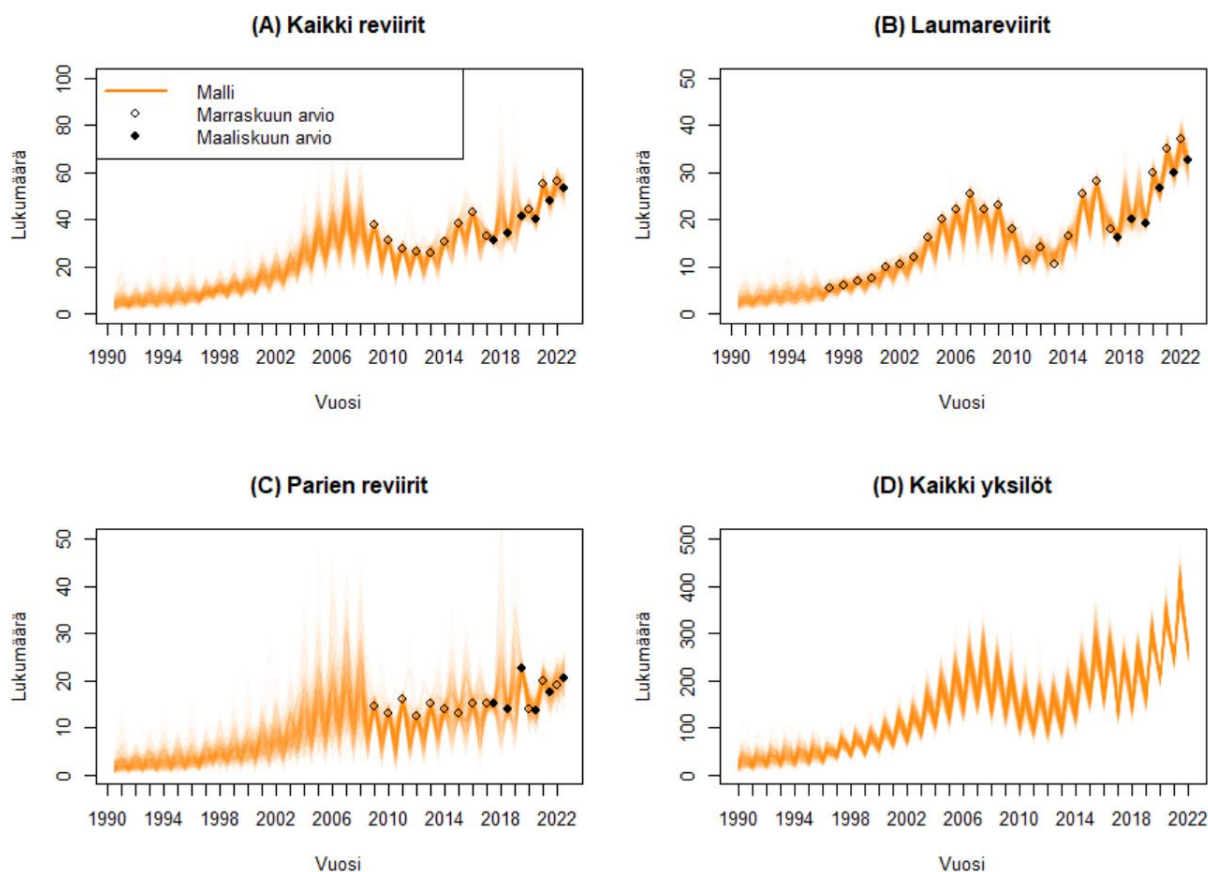
Samalla tavalla kuin pitkän aikavälin geneettistä PEP:ta, lyhyen aikavälin geneettistä PEP:ta verrataan demografiseen PEP:oon, joista suurempi on PEP. Tämä PEP skaalataan viitearvoksi, jota lopuksi verrataan ekologiseen kantokykyyn: näistä pienempi on lopullinen suotuisan suojelutason viitearvo. Mikäli PEP on suurempi kuin ympäristön kantokyky, valitaan jälkimmäinen, koska kantokyky kuvaa kannan enimmäiskokoa, jonka elinympäristö pystyy ylläpitämään.

4. Susikannat Suomessa ja lähialueilla

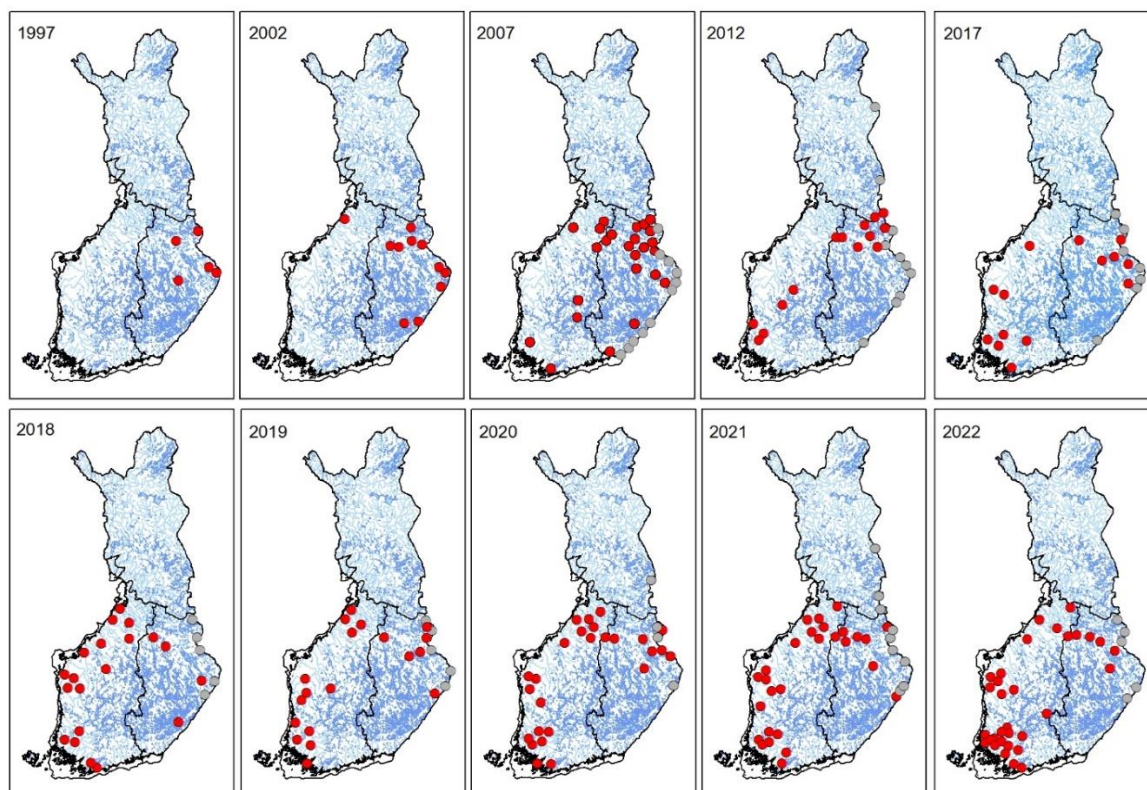
4.1. Suomen susikannan historia ja lainsäädännöllinen asema

Suomen, Skandinavian sekä Luoteis-Venäjän susikannat ovat historiallisesti olleet samaa populaatiota (Boitani 2003). Vanhimmat julkaistut arviot Suomen susikannan koosta koskevat 1860-lukua, jolloin susia on arvioitu olleen noin 1 000 yksilöä. Tämä pohjautuu niin geneettisiin analyyseihin (Aspi ym. 2006) kuin saalistilastoja ja suden populaatioekologiaa hyödyntävään tarkasteluun (Mykrä & Pohja-Mykrä 2015). Petojen vainon seurauksena kanta alkoi jyrkästi vähentyä 1870-luvun loppupuolella ja jo 1800-luvun lopussa Suomessa näyttää olleen vain muutamia kymmeniä susia.

Suden paluu pysyvänä, pentuja tuottavana populaationa alkoi 1990-luvulla (Kojola 2005). Kanta vahvistui yhtäjaksoisesti (Kuva 2), mutta koostui vielä 1990-luvun lopussa alle kymmenestä perhelaumasta (Kojola ym. 2014). Vuosijaksolla 1996–2005 populaatio kasvoi keskimäärin 10 % vuodessa (Kojola 2005), mutta vuosien 2007 ja 2009 välisenä aikana kannan koko pieneni olennaisesti (Kojola ym. 2014, Kuva 2). Ilmeisin syy oli voimistunut laiton tappaminen (Suutarinen & Kojola 2017). Populaatio runsastui uudelleen 2014–2015, mutta pienentyi jälleen 2016–2017. Vuodesta 2017 alkaen Suomen susikanta on uudelleen vahvistunut. Tuoreimman arvion mukaan Suomessa oli maaliskuussa 2022 57–63 reviiriä, joista 34–41 oli perhelaumojen ja 19–27 todennäköisimmin parien asuttamia (Heikkinen ym. 2022a). Kannan kokonaisyksilömäärä oli todennäköisimmin 290 sutta, lähes kaksi kertaa enemmän kuin maaliskuussa 2017 (Kuva 2). Nykyisellään se on luultavasti suurin noin 120 vuoteen (Kojola ym. 2021).



Kuva 2. Kokonaan Suomen puolella sijaitsevien (A) susireviirin, (B) laumojen, (C) parien ja (D) susien kokonaismäärän kehitys vuosina 1990–2022 populaatiomallin perusteella (ks. Heikkinen ym. 2022a ja tämän raportin Liite A). Kannan vaihtelua kunkin vuoden sisällä kuvataan esittämällä arviot maaliskuun, toukokuun ja marraskuun kannasta. Pisteet kuvaavat vuosittaisia kanta-arvioita (valkoinen: marraskuu, musta: maaliskuu). Lähde: Luonnonvarakeskus.



Kuva 3. Susilaumat Suomessa vuosina 1997–2022. Kannan painopiste oli Itä-Suomessa vielä 2010-luvun alussa, mutta esiintyminen tasoittui vuosikymmenen puolivälissä. 2020-luvulla painopiste on siirtynyt Länsi-Suomeen. Punaiset ympyrät kuvaavat laumareviirejä, harmaat rajareviirejä. Lähde: Luonnonvarakeskus.

Suomen susikannan levinneisyys on olennaisesti muuttunut 2000-luvulla. Vuosituhannen alussa perhelaumoja oli vain Itä-Suomessa – Pohjois-Karjalassa, Kainuussa ja Pohjois-Savossa (Kojola ym. 2014; Kuva 3). Lisääntyvä kanta laajentui myös Länsi-Suomeen yli sadan vuoden poissaolon jälkeen ja vuonna 2003 todettiin pentue Pohjois-Pohjanmaalla (Pyhäjoki) ja vuonna 2004 pentue Rannikko-Pohjanmaalla (Kristiinankaupunki). Vuonna 2006 havaittiin perhelauma myös Mynämäellä Varsinais-Suomessa. Tästä alkoi kehitys, jonka tuloksena eteläiseen ja läntiseen susikantaan lukeutuu suurin osa Suomessa elävistä lisääntyvistä pareista (Kuva 3, Heikkinen ym. 2022a). Tämän lisääntymisalueen ydin on Varsinais-Suomen ja Satakunnan eteläosan muodostama alue.

Susi kuuluu EU:n luontodirektiivin (92/43/ETY) liitteen IV ns. tiukasti suojeltuihin lajeihin ja pöronhoitoalueella liitteeseen V. Luontodirektiivin 12 artikla edellyttää, että jäsenvaltioiden on toteutettava tarpeelliset toimenpiteet näiden lajien tiukan suojelujärjestelmän käyttöönottamiseksi ja kiellettävä mm. kaikki näiden lajien yksilöitä koskeva tahallinen pyydystäminen ja tappaminen. Susi kuuluu Suomessa riistaeläimiin, joista säädetään metsästyslaissa (MMM 1993). Susi on rauhoitettu metsästyslain 37 §:n nojalla koko maassa ympäri vuoden. Suden ympärivuotisesta rauhoituksesta poikkeaminen voi tapahtua ainoastaan metsästyslain 41 §:n mukaisilla poikkeusluvilla, joiden myöntämisen edellytykset on säädetty metsästyslain 41 a §:ssä, ja ne vastaavat EU:n luontodirektiivin artiklan 16 säännöksiä.

Suomessa laji katsottiin tuoreimmassa, vuonna 2019 julkaistussa uhanalaisuusarviossa erittäin uhanalaiseksi, sillä Suomen susikannassa oli vähemmän kuin 250 lisääntyvää yksilöä (Liukko ym. 2019).

4.2. Susikannat ja suden lainsäädännöllinen asema Suomen lähialueilla

Venäjä

Suomen susikanta kuuluu laajaan euraasialaiseen levinneisyysalueeseen, jonka Suomeen rajoittuvia osia ovat Luoteis-Venäjän hallintoalueista Murmanskin hallintoalue, Karjalan tasavalta ja Leningradin hallintoalue (oblast). Viitearvon tarkastelu kohdistuu poronhoitoalueen ulkopuoliseen Suomeen, joka rajoittuu Karjalan tasavaltaan ja Leningrad oblastin alueeseen. Näistä hallintoalueista tärkein on noin 170 000 km²:n laajuinen Karjalan tasavalta. Karjalan tasavallan susipopulaatio on 2000-luvulla ollut suhteellisen vakaa, ja yksilömääräarvio vuodenajasta riippuen 300–600 sutta. Vuotuinen saalis on viime vuosina ollut noin 200 yksilön luokkaa (K. Tirronen, julkaisematon). Karjalan susikanta oli 1960-luvulla suhteellisen rajallinen, koska populaatio oli saatu 1950-luvulla erittäin pieneksi järjestelmällisin myrkytystoimin (P. Danilov, suullinen tiedonanto). Myrkkujen kieltämisen jälkeen kanta voimistui nopeasti ja saavutti 1970-luvun lopulla lyhytaikaiseksi jääneen populaatiohuipun, joka oli yli kaksi kertaa suurempi kuin nykyinen yksilömäärä. Leningrad oblastin alueella oli vuonna 2010 noin 740 sutta, joista metsästettiin kyseisenä vuonna 121 yksilöä (Vaisfeld & Gubar 2015).

Susi on Venäjällä rauhoittamaton eläinlaji. Hallinto on tukenut susikannan rajoittamistoimia maksamalla susista tapporahaa. Tämä käytäntö on viime vuosina ollut voimassa esimerkiksi Venäjän Karjalassa.

Skandinavia

Skandinavian susikannan on arvioitu kuolleen sukupuuttoon 1960-luvulla, mutta suden palanneen jälleen 1970-luvun lopulla. Vuonna 1978 todettiin Ruotsin Lapissa suden pesintä, ja vuonna 1983 varmistui pentueen syntyminen Värmlannissa (Wabakken ym. 2001). Skandinavian susikannan koon arvioitiin olleen talvella 2021/2022 noin 540 yksilöä, joista valtaosa (noin 460 sutta) Ruotsissa (Wabakken ym. 2022). Skandinaavisten perhelaumojen lukumäärän arvioitiin olevan 55.

Geneettiset analyysit (Vila ym. 2003, Åkesson ym. 2022) ovat osoittaneet, että nykyisen Skandinavian susikannan ovat perustaneet idästä vaeltaneet yksilöt. Nykyinen esiintymisalue sijoittuu Ruotsin ja Norjan poronhoitoalueiden eteläpuolisille alueille, mistä on maitse matkaa lähimmille Suomessa sijaitseville reviiereille noin 700 km. Skandinavian susikannan lisääntyvien yksilöiden joukkoon liittyy satunnaisesti Suomen puolelta vaeltaneita yksilöitä. Niiden merkitys muutamasta yksilöstä alkunsa saaneen susikannan geneettiselle elinvoimaisuudelle on kuitenkin merkittävä.

Ruotsissa susi on luontodirektiivin IV liitteen laji myös poronhoitoalueella. Suden poronhoidolle aiheuttaman merkittävän haitan ja vahingon takia sudet tavallisesti kuitenkin poistetaan. Toisin kuin Suomessa, poistot toteutetaan yleensä viranomais toimina. Poronhoitoalueen ulkopuolisella alueella on useana vuonna 2000-luvulla susikantaa harvennettu nk. suojametsästyksellä (*skyddsjakt*). Norjassa sudelle on varattu eteläiseen Norjaan sijoittuva, Ruotsin vastaiseen

rajaan rajoittuva noin 20 000 km²:n suuruinen alue "ulvesonen", joka on varattu pesivälle susikannalle.

Suomessa poronhoitoalueen ulkopuolelle jäävällä alueella on yhteistä maarajaa vain Venäjän hallintoalueiden kanssa, mutta joitakin susia on geneettisten analyysien perusteella vaeltanut myös Suomen ja Skandinavian välillä (Åkesson ym. 2022).

5. Päätulokset

Tässä osiossa kuvataan tiiviisti hankkeen tärkeimmät tulokset. Yksityiskohtaiset kuvaukset tuloksista työpaketeittain löytyvät liitteistä A-C ja E.

5.1. Demografia

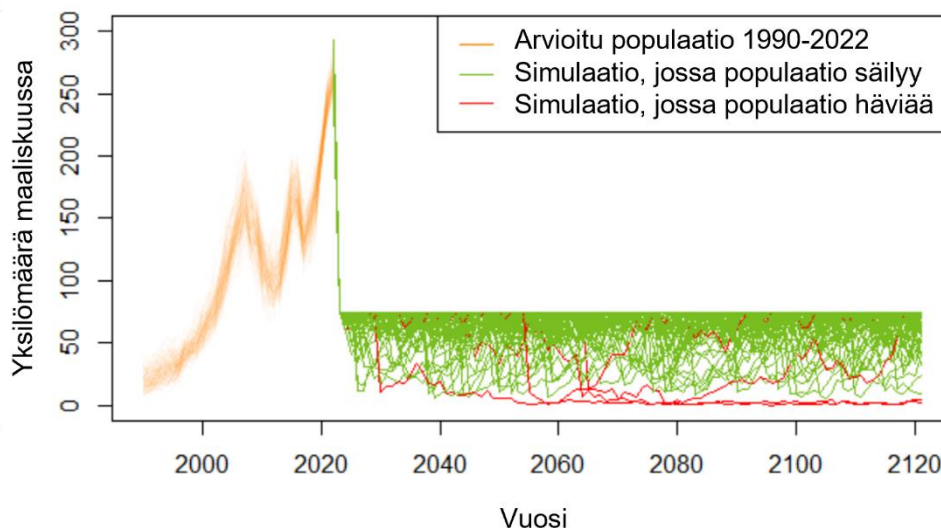
Suomen susikannan demografisen elinvoimaisuuden tarkastelua varten projektissa kehitettiin susikantaa kuvaava populaatiomalli, jota käytettiin myös pienimmän elinvoimaisen populaation ja ekologisen kantokyvyn arvioimiseen. Lisäksi mallia käytettiin riskiperusteisten viitearvojen laskemiseen. Malli on esitelty yksityiskohtaisesti liitteessä A.

5.1.1. Demografisesti pienin elinvoimainen populaatio

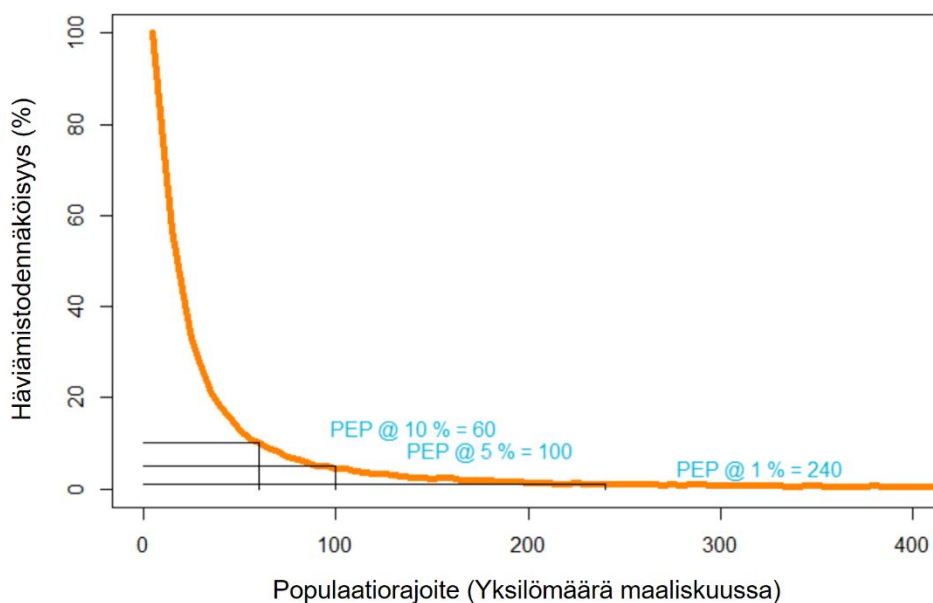
Kun pienin elinvoimainen populaatio (PEP) arvioidaan PVA- eli elinvoimaisuusanalyysin avulla, on ensin määriteltävä tarkasteltavan ajanjakson pituus ja riski populaation sukupuutolle tämän tarkasteluajanjakson aikana. Voidaan siis esimerkiksi kysyä, mikä on PEP, jos populaation halutaan säilyvän 95 % todennäköisyydellä elossa seuraavat 100 vuotta (eli sukupuutolle hyväksytään 5 prosentin riski 100 vuoden aikana).

Elinvoimaisuusanalyysissä tutkitaan erilaisia populaatorajoitteita eli populaatiokokoja, joita suuremmaksi populaation ei anneta tulevaisuutta koskevassa simulaatiossa kasvaa. Mitä pienemmäksi populaatio rajoitetaan, sitä suurempi on todennäköisyys, että populaatio häviää satuman vaikutuksesta. Pienintä populaatorajoitetta, joka pitää populaation häviämistodennäköisyyden enintään halutun suuruisena, kutsutaan pienimmäksi demografisesti elinvoimaiseksi populaatioksi.

Elinvoimaisuusanalyysissä simulaatio alkaa vuoden 2022 kanta-arviosta ja luonnollinen kuolevuus, laiton tappaminen ja muu tuntematon poistuma, liikennekuolevuus, vahinkoperusteiset poistot ja poliisin tekemät poistot oletetaan tapahtuviksi vuosittain samalla todennäköisyydellä kuin ajanjaksolla 1990–2021. Jos simuloitu vuotuinen susikanta on suurempi kuin tutkittavana oleva populaatorajoite, kanta palautetaan täsmälleen tutkittavan arvon suuruiseksi (Kuva 4). Populaation kehitystä simuloidaan eteenpäin 10 000 kertaa jokaiselle mahdolliselle populaatorajoitteelle väliltä 5–1500 yksilöä viiden yksilön välein. Jokaisen toiston kohdalla tutkitaan, häviääkö populaatio tarkasteluajanjakson aikana, ja häviämistodennäköisyys määritellään niiden simulaatioajojen, joissa populaatio häviää, osuutena kaikista simulaatioista. Kun populaatorajoitteet käydään vuorotellen läpi, tuloksena syntyy käyrä (Kuva 5), joka kuvaa häviämistodennäköisyyden populaatorajoitteen funktiona. Kun PEP-arvon määrittelyssä käytettävä riskitaso on ensin valittu, sitä vastaava PEP-arvo voidaan lukea tältä käyrältä.



Kuva 4. Esimerkki pienin elinvoimainen populaatio (PEP) -simulaatiosta, jolla määritetään todennäköisyys, että populaatio häviäisi, jos susipopulaation ei anneta koskaan kasvaa 75 yksilöä suuremmaksi. Osassa simulaatioista populaatio säilyy hengissä koko tarkasteluajan (vihreät populaatiotrajektorit), osassa populaatio häviää (punaiset populaatiotrajektorit). Lähde: Luonnonvarakeskus.



Kuva 5. Esimerkki pienin elinvoimainen populaatio (PEP) -tason määrittämisestä, kun valittu tarkasteluajanjakso on 100 vuotta. Oranssi käyrä kuvaa populaatiomallin avulla laskettua susipopulaation häviämistodennäköisyyttä tietyllä populaatorajoitteella valitun ajanjakson kuluessa. Jos hyväksytty häviämiskäviä on esimerkiksi 10 %, sitä vastaava PEP on 60 yksilöä. Populaatorajoite on populaatiokoko, jota suuremmaksi populaation ei anneta simulaatiossa kasvaa. Lähde: Luonnonvarakeskus.

Taulukossa 1 esitetään esimerkkejä demografisista pienimmän elinvoimaisen populaation arvoista, kun tarkasteluajanjakso on 100 vuotta, häviämistodennäköisyys on 1, 5 tai 10 % ja

tulomuuton Venäjältä oletetaan säilyvän samalla tasolla kuin viimeiset 10 vuotta (demografisen populaatiomallin tulosten perusteella tulomuutto on vaihdellut 0–10 yksilön välillä vuosittain, ks. Liite A). Esimerkiksi jos häviämistodennäköisyydeksi hyväksytään 5 %, on PEP tällöin 100, ja vastaavasti 1 %:n häviämiskäynnillä PEP on 240. PEP siis kasvaa, kun populaatiolle hyväksytyt häviämiskäynnit pienenevät. Tuloksia voi tarkastella yksityiskohtaisemmin nettisovelluksen avulla, joka julkaistaan loppuvuoden 2022 aikana.

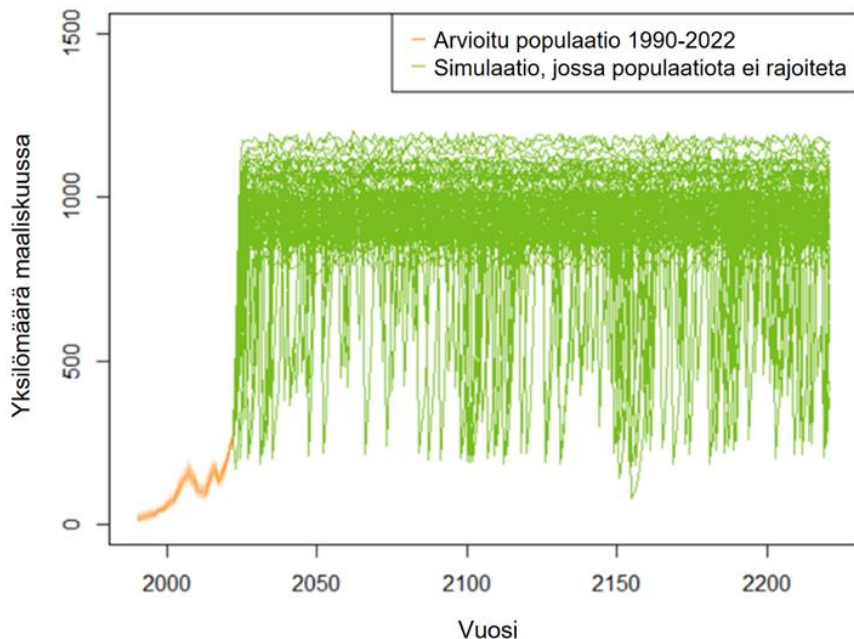
Mallilla voidaan myös testata, kuinka arvot muuttuvat tilanteessa, jossa Venäjältä ei vaeltaisi susia Suomeen. Tällä on huomattava merkitys PEP-arvoihin, jotka noin kolminkertaistuvat (Taulukko 1) verrattuna tilanteeseen, jossa tulomuutto pysyy samalla tasolla kuin lähimenneisyydessä.

Taulukko 1. Pienin elinvoimainen populaatio (PEP) sudelle, kun esimerkkitarkastelujakso on 100 vuotta ja hyväksytyt häviämiskäynnit on 1, 5 tai 10 % ja huomioidaan tulomuutto tai sen puuttuminen. Ilman tulomuuttoa Venäjältä häviämiskäynnin ei laske alle 1 %:n millään tutkitulla populaatorajoitteella, joten näille vaihtoehdoille raportoidaan vain alaraja, jota suurempi PEP varmasti olisi. Lähde: Luonnonvarakeskus.

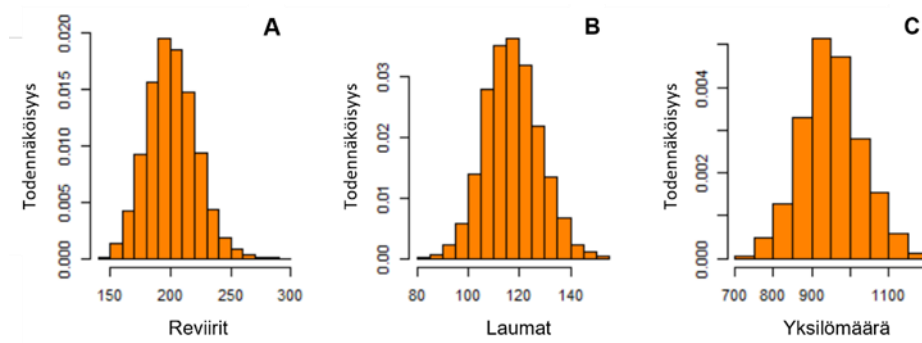
Skenaario	Häviämiskäynnin riski	PEP (tulomuutto Venäjältä mukana)	PEP (ilman tulomuuttoa Venäjältä)
Tarkastelujakso: 100 vuotta Populaatiokoko: Maaliskuun yksilömäärä	10 %	60	175
	5 %	100	300
	1 %	240	>1500
Tarkastelujakso: 100 vuotta Populaatiokoko: Maaliskuun laumat	10 %	8	23
	5 %	11	37
	1 %	31	>300
Tarkastelujakso: 100 vuotta Populaatiokoko: Maaliskuun reviirit (parit + laumat)	10 %	14	38
	5 %	21	61
	1 %	50	>300

5.1.2. Ekologinen kantokyky

Kehitettyllä populaatiomallilla voidaan arvioida myös elinympäristön kantokykyä. Kantokyky Suomen poronhoitoalueen ulkopuoliselle susikannalle määritettiin populaatiomallin avulla olettamalla, että ainoa kuolleisuustekijä on luonnollinen kuolleisuus ja populaation kasvua rajoittaa vain mahdollisten reviirien määrä, joka arvioitiin erillisellä elinympäristömallinnuksella (Liite B). Kantokyky arvioitiin simuloimalla populaation kehitystä näillä ehdoilla 250 vuotta eteenpäin 10 000 kertaa ja tunnistamalla simulaatioista ajanjakso (50 vuotta), jonka jälkeen populaatio on saavuttanut tasapainotilan ja vaihtelee siinä kantokykynsä ympärillä (Kuva 6). Jokaisesta 10 000 simulaatiosta laskettiin populaation keskiarvo jälkimmäisten 200 vuoden ajalta. Nämä keskiarvot muodostavat todennäköisyysjakautuman, joka kuvaa kantokykyä vallitsevaa epävarmuutta. Ekologinen kantokyky on populaatiomallin perusteella 823–1083 yksilöä (90 %:n todennäköisyysväli) maaliskuussa (Kuva 7).



Kuva 6. Esimerkki Suomen susikannan elinympäristön kantokykysimulaatiosta poronhoitoalueen ulkopuoliselle Suomelle. Lähde: Luonnonvarakeskus.



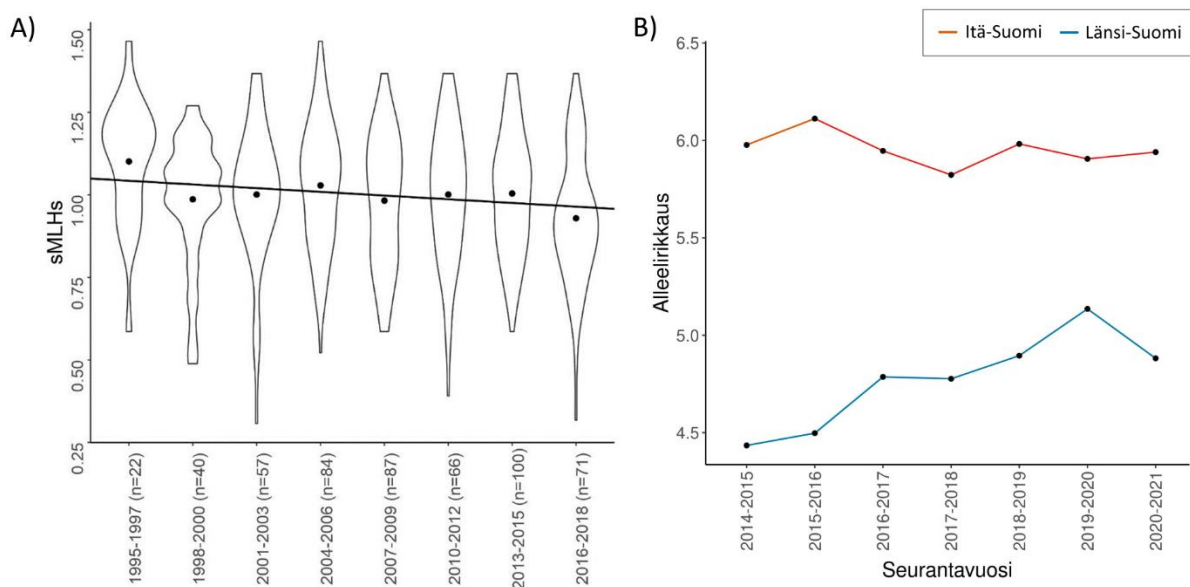
Kuva 7. Todennäköisyysjakauma susikannan elinympäristön kantokyvyille maaliskuun (A) reviereinä (laumat+parit), (B) laumoina ja (C) yksilömääränä poronhoitoalueen ulkopuoliselle Suomelle. Lähde: Luonnonvarakeskus.

5.2. Genetiikka

5.2.1. Suomen susikannan geneettinen tila

Kun geneettistä monimuotoisuutta verrataan maiden välillä käyttäen vertailukelpoista, vain aikuisista susista koostuvaa otantaa, alleelirikkaus on Itä-Suomessa verrattain hyvällä tasolla $A_R=5,15$ (Liite C). Se on enemmän kuin Skandinaviassa $A_R=4,5$ (Liite C), jossa susikanta romahti täysin ja lähti liikkeellä yhdestä ainoasta susiparista vuonna 1983 (Wabacken ym. 2001, Vilá ym. 2003). Itä-Suomen alleelirikkaus on kuitenkin hieman pienempi kuin Venäjän Karjalassa $A_R=5,99$ (Liite C). Länsi-Suomessa sen sijaan alleelirikkaus $A_R=4,36$ (Liite C) on jopa pienempi kuin Skandinaviassa.

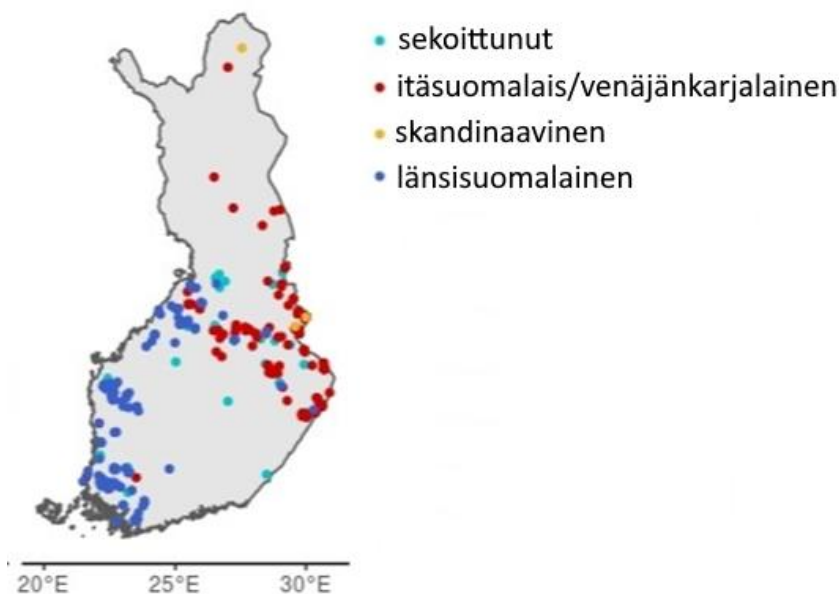
Huolestuttavaa on, että pitkällä aikavälillä kerätyn kudoksenäyteaineiston perusteella suden geneettinen monimuotoisuus Suomessa on vähentynyt 1990-luvulta lähtien (Kuva 8a). Tarkastelemalla tuoretta kannanseuranta-aineistoa havaitaan, että vaikka muuntelua on enemmän Itä-Suomessa, myös sen määrä on vähentynyt vuosien 2016–2018 välillä kannan koon laskun myötä (Kuva 8b). Vaikka kanta onkin kasvanut viime aikoina, muuntelun määrä ei ole palautunut täysin ennalleen, vaan on jäänyt vuotta 2015–2016 alhaisemmalle tasolle.



Kuva 8. A) Suomalaisten susien geneettisen monimuotoisuuden lasku vuosien 1995–2018 välillä. Kuvassa kudoksenäyteaineiston yksilöiden heterotsygotia-aste (sMLHs,) sukupolvittain (N=527). Sukupolvet on muodostettu syntymävuosien perusteella. Trendiviiva on sovitettu kauden keskiarvopisteiden perusteella. B) Toinen geneettisen monimuotoisuuden mittarin, alleelirikkauden, kehitys kannanseuranta-aineistossa Itä- ja Länsi-Suomen osapopulaatioille vuosien 2014–2021 välillä. Lähde: Luonnonvarakeskus ja Oulun yliopisto.

Tässä tutkimuksessa todettiin uutena tuloksena, että suomalainen susikanta on jakautunut selkeästi kahteen toisistaan geneettisesti eriytyneeseen osapopulaatioon, itäiseen ja läntiseen (Kuva 9). Nämä osapopulaatiot eroavat toisistaan myös muuntelun määrän suhteen. Levittäytymishistoriasta tiedämme, että sudet asuttivat Länsi-Suomen uudelleen vasta vuosituhatien alkupuolella, jolloin susia oli alkuun vain lounaisessa osassa aluetta. Myöhemmin kanta levittäytyi lounaasta pohjalaismaakuntiin. Muuttoliike Länsi- ja Itä-Suomen välillä on kuitenkin melko vähäistä, joten lännen sudet pariutuvat enimmäkseen keskenään, mikä näkyy geneettisenä erilaistumisena ja vähäisempänä muunteluna (Kuva 8b).

Itä-Suomessa on ollut vakiintunut susikanta jo 1990-luvun puolestävälisestä lähtien. Itä-Suomen sudet ovat geneettisesti samankaltaisia Venäjän Karjalan susien kanssa (Kuva 9) ja voidaan todeta näiden olevan samaa valtioiden rajan ylittävää kantaa. Itä-Suomen osapopulaation yhteys suurempaan susikantaan näkyy korkeampana perimän muuntelun määränä verrattuna läntiseen osapopulaatioon.



Kuva 9. Eri osapopulaatioista peräisin olevien susiyskilöiden sijainnit Suomessa seuranta-vuonna 2020–2021. Yksilöt on tunnistettu kuuluviksi johonkin neljästä luokasta: länsisuomalai-nen, itäsuomalais/venäjänkarjalainen, skandinaavinen tai sekoittunut genotyyppi. Jos vastaa-vuus kaikkiin tutkimuksessa käytettyihin populaatioihin jäi alle käytettyjen raja-arvojen (ks. Liite C, kappale 3.2), yksilö katsotaan genotyypiltään sekoittuneeksi. Lähde: Luonnonvarakeskus ja Oulun yliopisto.

Vaikka Itä-Suomen susikannalla on selvä toimiva yhteys Venäjän susikantaan, geenivirta ei kuitenkaan ole ollut riittävää kumoamaan viimeaikaista geneettisen monimuotoisuuden laskua. Myös Suomen sisäinen muuttoliike on ollut riittämätöntä ehkäisemään osakantojen eriyty-mistä, mikä lisää läntisen kannan sukusiittoisuuden riskiä entisestään tulevaisuudessa.

5.2.2. Geneettisesti pienin elinvoimainen populaatio

Geneettisesti pienin elinvoimainen populaatio (GPEP) voidaan laskea geneettisestä aineistosta arvioidun efektiivisen populaatiokoon (N_e) avulla. Koska Suomen susikannan todettiin jakautu-neen kahteen geneettisesti eriytyneeseen osapopulaatioon, N_e arvioitiin kummallekin erikseen. Näin toimittiin, koska jos kannan geneettinen rakenne jätetään huomiotta ja N_e arvioidaan koko Suomen kannalle, on arvio vinoutunut (Waples 2010). Vaikka Länsi-Suomen susikannan koko on viime vuosina ohittanut suuruudessaan Itä-Suomen kannan, on läntisen kannan ai-neistosta johdettu efektiivinen populaatiokoko ($N_e=30$) pienempi kuin itäisen kannan ($N_e=42$). Näin ollen efektiivisen populaatiokoon ja kannankoon suhde N_e/N_c eroaa huomattavasti osa-populaatioiden välillä: Länsi-Suomessa se on todennäköisimmin 0,240 ja Itä-Suomessa 0,369. Toisaalta Itä-Suomen kanta on yhteydessä Venäjän Karjalan susikantaan, mikä näkyy N_e :n yli-arviona suhteessa kannankokoon N_c , koska arvioitu N_e heijastaa suuremman populaation ge-neettistä muuntelua. Kun Itä-Suomen ja Venäjän Karjalan susille arvioitiin yhteinen efektiivinen populaatiokoko ($N_e=68,5$), N_e/N_c -suhdeluvuksi tuli hyvin erilainen arvio: 0,133 (ks. Liite C). Myös tämä suhdeluku sisältää paljon epävarmuutta, koska Venäjän Karjalan susikannan kokoa ei tun-neta hyvin, minkä lisäksi Venäjän puoleisesta osasta tarvittaisiin lisää geneettistä aineistoa tu-loksen varmistamiseksi.

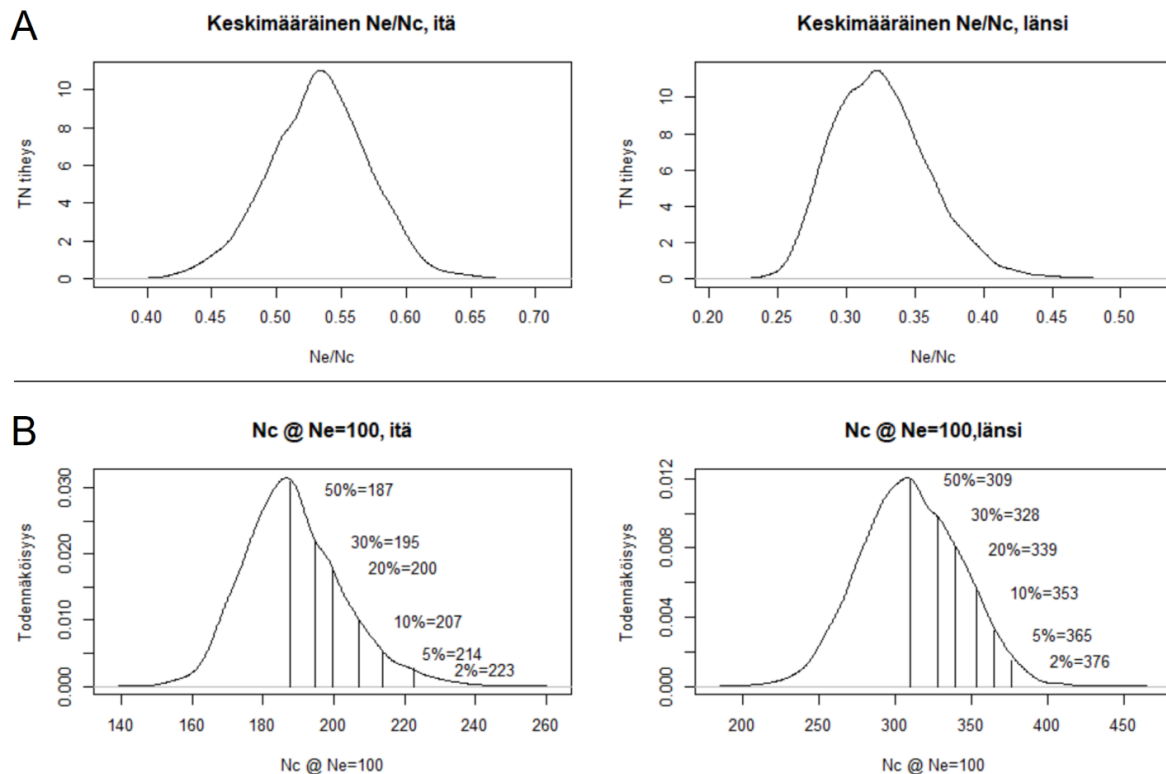
Pienimmän geneettisesti elinvoimaisen populaation määritelmä pohjautuu valintaan aikavälistä ja siitä, kuinka nopeaa kokonaiskelpoisuuden laskua voidaan pitää siedettävänä lyhyellä

aikavälillä. Kun suojeleasennetta kuvaavat valinnat on tehty, voidaan määrittää pienin efektiivinen populaatiokoko, jolla valitut ehdot toteutuvat.

Vaikka tarkasteltava aikaväli ja siedetty kelpoisuuden lasku ovat luonteeltaan valintoja (Soulé ym. 1986), tietyt valinnat esiintyvät kirjallisuudessa muita useammin. Frankhamin ym. (2014) ehdotus viiden sukupolven käyttämisestä tarkasteltavana lyhyen aikavälin ajanjaksona on muodostunut yhdenlaiseksi standardiksi. Frankham ym. (2014) suosittelevat, että enintään 10 % kokonaiskelpoisuuden laskua viiden sukupolven aikana voitaisiin pitää siedettävänä, mikä vastaisi efektiivistä populaatiokokoa $N_e=100$. Frankham ym. toteavat lisäksi, että 26 % lasku kelpoisuudessa viiden sukupolven aikana vastaisi efektiivistä populaatiokokoa $N_e=50$. Näin nopeaa kelpoisuuden laskua Frankham ym. eivät kuitenkaan pidä hyväksyttävänä luonnonpopulaatioissa (tarkemmin liitteessä C).

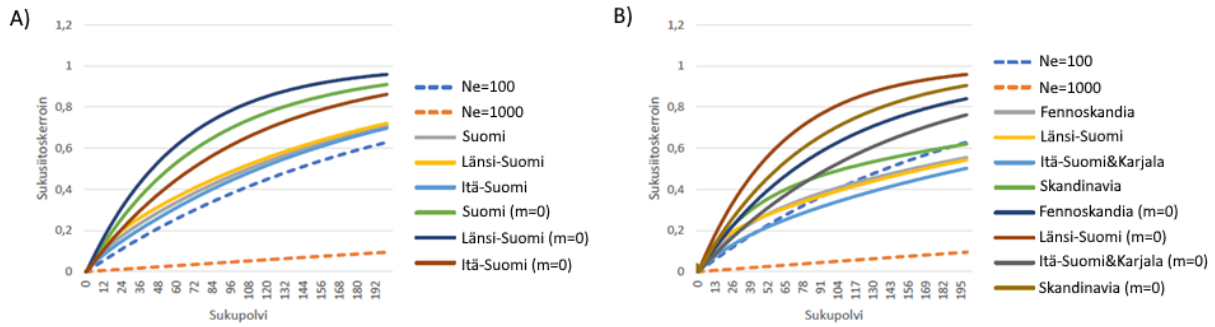
Jotta populaatio säilyisi geneettisesti elinvoimaisena lyhyellä aikavälillä (5 sukupolvea, Suomen susikannassa noin 17 vuotta, kun sukupolven pituus on 3,4 vuotta, Aspi ym. 2006), tulisi sen efektiivisen populaatiokoon Frankhamin ym. (2014) suosituksen mukaan olla vähintään 100. Aiemmin Soulé (1980) ja Franklin (1980) ehdottivat kynnyksarvoksi $N_e=50$ (jota Frankham ym. (2014) kritisoivat, ks. Liite C) ja esimerkiksi Skandinavian susikannan suotuisan suojelutason viitearvon määrittely perustui mainittuun alhaisempaan kynnyksarvoon (Liberg ym. 2015). Geneettiset mallinnustulokset osoittivat, että Suomen osapopulaatiot eivät ole geneettisesti elinvoimaisia nykyisillä populaatioko'oilla ja osapopulaatioiden välisen muuttoliikkeen määrillä, sillä sukusiitoskerroin tulee nousemaan yli lyhyelle aikavälillä määritetyn arvon (sininen katkoviiva kuvassa 11A).

Koska kanta on jakautunut kahteen osapopulaatioon, on Länsi- ja Itä-Suomea käsiteltävä erikseen ja kummallekin on arvioitava efektiivistä populaatiokokoa vastaava lyhyen aikavälin pienin geneettisesti elinvoimainen populaatiokoko (GPEP). Jos GPEP valittaisiin hyväksymällä enintään 10 % lasku kokonaiskelpoisuudessa ja esimerkiksi 10 % riski sille, että todellinen GPEP on määritettyä GPEP-tasoa suurempi (ks. Luku 5.3 ja Liite C), olisi GPEP Länsi-Suomelle 353 sutta ja Itä-Suomelle 207 sutta (Kuva 10). Jos geenivirta osapopulaatioiden välillä lisääntyisi ratkaisevasti, on tilanne tarpeen arvioida uudelleen.



Kuva 10. A) Efektiivisen populaatiokoon (N_e) ja populaatiokoon (N_c) välinen suhde Itä-Suomessa ja Länsi-Suomessa. Todennäköisyysjakauma kuvaa suhdeluvusta vallitsevaa epävarmuutta. B) Todennäköisyysjakaumat geneettisesti pienimmälle elinvoimaiselle populaatiolle (GPEP) Itä-Suomessa ja Länsi-Suomessa, jos efektiivisen populaatiokoon tavoitteeksi on määritetty $N_e=100$. Jakaumissa esitetään myös erilaisista aliarviointiriskeistä seuraavia GPEP-arvoja. Lähde: Luonnonvarakeskus.

Lyhyen aikavälin GPEP ei kuitenkaan riitä säilyttämään populaation kykyä sopeutua ympäristömuutoksiin pitkällä aikavälillä, vaan sen turvaamiseksi N_e :n tulisi olla yli 1000 (Frankham ym. 2014). Pitkän aikavälin GPEP (jos hyväksytään 10 % riski, että todellinen GPEP on valittua GPEP-tasoa suurempi, ks. Luku 5.3) olisi Länsi-Suomelle 3532 ja Itä-Suomelle 2070 (Taulukko 4). Evoluutiopotentiaalin turvaava kanta voisi koskea maantieteellisesti Suomea laajempaa aluetta, jos susikantamme saa riittävästi geenivirtaa naapuripopulaatioista. Nykyisellä Itä-Suomen osapopulaatiolla on vahva yhteys Venäjän Karjalan kantaan. Venäjän Karjalan populaation yhteydestä muun Venäjän susiin ei kuitenkaan ole tarkkaa tietoa, mutta tuoreet tuloksemme (geneettisen monimuotoisuuden aleneminen, geneettinen mallinnus) viittaavat siihen, että nykyisen suuruisen yhteys ei ole riittävä pitkällä aikavälillä. Vaikka geneettisessä mallinnuksessa otettiin huomioon myös nykyinen tulomuutto Skandinaaviasta ja Venäjän Karjalasta, kasvavan sukusiitoskertoimen kumoamiseen tarvittavan efektiivisen populaatiokoon saavuttamiseen menisi geneettisen mallinnuksen mukaan liian kauan (Länsi-Suomi 28 sukupolvea, Itä-Suomi 20 sukupolvea), jotta voitaisiin välttyä sitä ennen sukusiitoksen haitallisilta vaikutuksilta (Kuva 11B). Sen vuoksi, huolimatta yhteydestä Venäjän Karjalan kantaan, Itä-Suomessa tulisi ylläpitää vähintään lyhyen aikavälin geneettisen elinvoimaisuuden turvaava kanta. Susien tulomuuton määrää erityisesti itäisen valtakunnanrajan yli tulisi seurata ja samalla edistää tulomuuttajien mahdollisuutta asettua reviirinhalijoiksi ja siirtää geenejään osaksi Suomen susikannan perimää.



Kuva 11. Geneettisen mallinnuksen tulokset A) Suomen susikannalle ja B) Fennoskandian me-
tapopulaatiolle. Seuraavan 200 sukupolven ajalle ennustetut sukusiitoskertoimien trendit. Su-
kusiitoskuvaajat sisältävät myös kynnyksarvot geneettisesti elinvoimaisille populaatioko'oilte
 $N_e=100$ ja $N_e=1000$, jotta tuloksiamme voidaan verrata geneettisesti elinkelpoisiin sukusiitos-
määriin (merkitty katkoviivoilla): geneettisesti elinvoimaisessa populaatiossa sukusiitosarvojen
tulisi jäädä näiden katkoviivojen alapuolella. Sekä Suomen että Fennoskandian populaatiot
mallinnettiin nykyisillä demografisilla parametreilla (muuttoliikkeen määrä, kannankoko N_c ja
efektiivinen populaatiokoko N_e) ja ilman muuttoliikettä ($m=0$). Lähde: Oulun yliopisto ja Luon-
nonvarakeskus.

5.3. Viitearvon määrittäminen

Ainoa numeerinen ohjeistus viitearvolle on, että sen tulee olla suurempi kuin pienin elinvoimai-
nen populaatio ja populaatiokoko silloin, kun luontodirektiivi astui voimaan (DG Environment
2017). Ei ole olemassa myöskään ohjeistusta, millä menetelmällä PEP muunnetaan viitearvoksi.
Seuraavassa esitellään erilaisia mahdollisuuksia viitearvon laskemiseksi, kun lähtökohtana on
(lyhyen tai pitkän aikavälin) geneettinen PEP tai demografinen PEP.

5.3.1. Kerroin x PEP (demografinen tai geneettinen PEP)

Yksinkertaisin tapa johtaa viitearvo määritetystä PEP-arvosta on jonkin kertoimen käyttö. Esi-
merkiksi Ruotsissa viitearvon lähtökohdaksi otettiin lyhyen aikavälin geneettinen PEP, josta vii-
tearvo saatiin käyttämällä kerrointa 2 (Liberg ym. 2015). Tämä lähestymistapa on teknisesti yk-
sinkertainen, mutta käytettävän kertoimen valinta ei ole helppoa, eikä Ruotsin tapauksessa va-
littua kerrointa yksityiskohtaisesti perusteltu. Taulukoissa 2 ja 3 on esitetty esimerkkejä viitear-
voista luvussa 5.1 esitellyille demografisille PEP-tasoille ja taulukossa 4 luvussa 5.2. esitetyille
geneettisille PEP-tasoille käytettäessä vaihtoehtoisia kertoimia.

Taulukko 2. Esimerkkejä susikannan demografisista viitearvoista, kun viitearvo on muodostettu kerrointa käyttämällä ja tulomuuton Venäjältä oletetaan säilyvän samalla tasolla kuin viimeiset 10 vuotta. DPEP = demografisesti pienin elinvoimainen populaatio. Häviämiskäsite = DPEP:n laskennassa käytetty hyväksytty häviämiskäsite. Lähde: Luonnonvarakeskus.

Skenaario	Häviämiskäsite	DPEP	Viitearvo: 1,5 x DPEP	Viitearvo: 2 x DPEP
Tarkastelujakso: 100 v. Maaliskuun yksilömäärä	10 %	60	90	120
	5 %	100	150	200
	1 %	240	360	480
Tarkastelujakso: 100 v. Maaliskuun laumat	10 %	8	12	16
	5 %	11	17	22
	1 %	31	47	62
Tarkastelujakso: 100 v. Maaliskuun reviirit (parit + laumat)	10 %	14	21	28
	5 %	21	32	42
	1 %	50	75	100

Taulukko 3. Esimerkkejä susikannan demografisista viitearvoista, kun viitearvo on muodostettu kerrointa käyttämällä ja tulomuuton Venäjältä oletetaan lakkaavan. DPEP = demografisesti pienin elinvoimainen populaatio. Häviämiskäsite = DPEP:n laskennassa käytetty hyväksytty häviämiskäsite. Lähde: Luonnonvarakeskus.

Skenaario	Häviämiskäsite	DPEP	Viitearvo: 1,5 x DPEP	Viitearvo: 2 x DPEP
Tarkastelujakso: 100 v. Maaliskuun yksilömäärä	10 %	175	263	350
	5 %	300	450	600
	1 %	>1500	>2250	>3000
Tarkastelujakso: 100 v. Maaliskuun laumat	10 %	23	35	46
	5 %	37	56	74
	1 %	>300	> 450	> 600
Tarkastelujakso: 100 v. Maaliskuun reviirit (parit + laumat)	10 %	38	57	76
	5 %	61	92	122
	1 %	>300	> 450	> 600

Taulukko 4. Esimerkkejä susikannan geneettisistä viitearvoista, kun viitearvo on muodostettu kerrointa käyttämällä. GPEP = geneettisesti pienin elinvoimainen populaatio. GPEP:n aliarvioimisriski = riski, että todellinen GPEP on suurempi kuin valittu GPEP. Lähde: Luonnonvarakeskus.

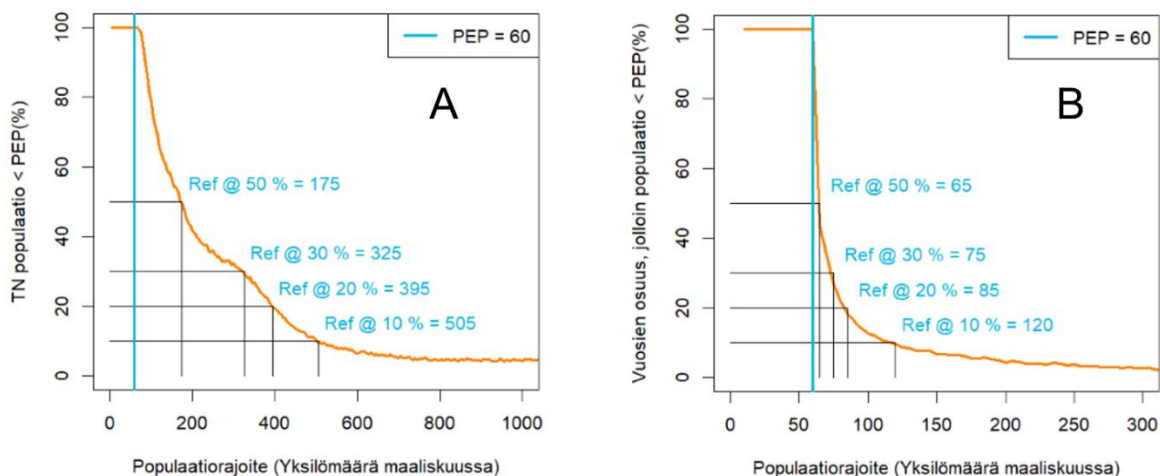
Skenaario	GPEP:n aliarvioimisriski	Länsi-Suomi			Itä-Suomi		
		GPEP	Viitearvo: 1,5 x GPEP	Viitearvo: 2 x GPEP	GPEP	Viitearvo: 1,5 x GPEP	Viitearvo: 2 x GPEP
Tarkastelujakso: lyhyt aikaväli Maaliskuun yksilömäärä	50 %	309	464	618	187	281	374
	30 %	328	492	656	195	293	390
	20 %	339	509	678	200	300	400
	10 %	353	530	706	207	311	414
	5 %	365	548	730	214	321	428
	2 %	376	564	752	223	335	446
Tarkastelujakso: pitkä aikaväli Maaliskuun yksilömäärä	50 %	3095	4643	6190	1875	2813	3750
	30 %	3278	4917	6556	1947	2921	3894
	20 %	3391	5087	6782	1996	2994	3992
	10 %	3532	5298	7064	2070	3105	4140
	5 %	3647	5471	7294	2136	3204	4272
	2 %	3762	5643	7524	2226	3339	4452

5.3.2. Riskiasenteeseen perustuva viitearvo (demografinen tai geneettinen PEP)

Työn aikana Lukessa kehitettiin viitearvon määrittämiseen uusi tapa, joka perustuu päätöksentekijän riskiasenteeseen. Myös tässä lähestymistavassa viitearvo voidaan asettaa eri tavoin ja erilaiset riskiasenteet johtavat erilaisiin viitearvoihin.

Ensimmäisessä vaihtoehdossa päätöksentekijä arvioi, kuinka suuren riskin hän on valmis hyväksymään sille, että populaatio käy vähintään kerran tarkasteluajanjakson aikana alle määritetyn PEP-tason, jos populaatio rajoitetaan enintään viitearvon suuruiseksi. Populaation suotuisan suojelutason viitearvoksi määrittyy se populaatiokoko, jolla todennäköisyys PEP-tason alittamiselle pysyy valitulla riskitasolla. Mitä suurempi riski alitukselle hyväksytään, sitä lähempänä viitearvo on PEP-tasoa ja päinvastoin. Esimerkiksi jos PEP on 60 yksilöä ja hyväksytty riski tämän tason alittamiselle vähintään kerran 100 vuoden aikana on 50 %, on viitearvo tällöin 175 (Kuva 12A). Mitä pienempi riski PEP-tason alittamiselle hyväksytään, sitä suuremmaksi viitearvo asettuu.

Toisessa vaihtoehdossa päätöksentekijä valitsee, kuinka suuren vuosittaisen todennäköisyyden hän on valmis hyväksymään PEP-tason alitukselle. Tämän voi ajatella myös olevan keskimäärin niiden vuosien osuus tarkasteluajanjakson aikana, jolloin populaatiokoko on alle PEP-tason. Esimerkiksi jos PEP on 60 yksilöä ja hyväksytty vuosittainen riski tämän tason alittamiselle on 10 %, viitearvo on 120 (Kuva 12B).



Kuva 12. Esimerkki viitearvokäyrästä, kun laskennan perusteena on A) susipopulaation käyminen vähintään kerran alle määritetyn pienin elinvoimainen populaatio (PEP)-tason tarkasteluajanjakson aikana, B) populaation vuotuinen todennäköisyys käydä alle määritetyn PEP-tason tarkasteluajanjakson aikana. Esimerkissä PEP on 60 (tarkastelu aika 100 vuotta ja populaation häviämiskäyrä 10 %). Lähde: Luonnonvarakeskus.

Taulukoissa 5–7 on esitetty esimerkkejä viitearvoista eri demografisille ja geneettisille PEP-tasolle. On huomattava, että kuvissa ja taulukoissa esitetyt riskirajat ovat päätöksentekijän valittavissa ja kuvaavat päätöksentekijän riskiasennetta. Esitetyt arvot ovat esimerkkejä, eikä niitä pidä ottaa suosituksina tai ehdotuksina.

Taulukko 5. Esimerkkejä susikannan demografisista viitearvoista, kun viitearvon laskenta perustuu kahteen erilaiseen riskiperusteiseen lähestymistapaan ja DPEP:n määrittämisessä tulomuuttoa Venäjältä oletetaan säilyvän samalla tasolla kuin edelliset 10 vuotta. Ensimmäisessä vaihtoehdossa viitearvon laskennan perusteena on populaation käyminen vähintään kerran alle määritetyn DPEP-tason tarkasteluajanjakson aikana, toisessa vaihtoehdossa perusteena on vuotuinen riski DPEP-tason alitukselle. DPEP = Demografinen pienin elinvoimainen populaatio. TN = todennäköisyys. Häviämiskäyrä = DPEP:n laskennassa käytetty populaation hyväksytty häviämiskäyrä. - = Viitearvoa ei voida laskea, koska todennäköisyys DPEP-tason alitukselle ei laske millään populaatiorajoitteella ko. riskitasolle. Lähde: Luonnonvarakeskus.

Skenaario	Häviämiskäyrä	DPEP	Viitearvon lähtökohta: TN(Pop<DPEP väh. kerran)				Viitearvon lähtökohta: Vuotuinen TN(Pop<DPEP)			
			50 %	30 %	20 %	10 %	50 %	30 %	20 %	10 %
			Tarkastelujakso: 100 v. Maaliskuun yksilömäärä	10 %	60	175	325	395	505	65
	5 %	100	280	530	660	1065	105	115	125	175
	1 %	240	675	-	-	-	245	255	275	405
Tarkastelujakso: 100 v. Maaliskuun laumat	10 %	8	23	41	53	68	13	14	15	19
	5 %	11	31	58	72	94	17	18	19	25
	1 %	31	87	-	-	-	44	47	50	64
Tarkastelujakso: 100 v. Maaliskuun reviirit (parit + laumat)	10 %	14	42	75	98	130	24	26	28	35
	5 %	21	63	113	150	-	34	37	40	49
	1 %	50	150	-	-	-	84	91	97	117

Taulukko 6. Esimerkkejä susikannan demografisista viitearvoista, kun viitearvon laskenta perustuu kahteen erilaiseen riskiperusteiseen lähestymistapaan ja DPEP on määritetty olettamalla tulomuuton Venäjältä lakkaavan. Ensimmäisessä vaihtoehdossa viitearvon laskennan perusteena on populaation käyminen vähintään kerran alle määritetyn DPEP-tason tarkasteluajanjakson aikana, toisessa vaihtoehdossa perusteena on vuotuinen riski DPEP-tason alitukselle. TN = todennäköisyys. DPEP= Demografisesti pienin elinvoimainen populaatio. Häviämiskäsi = DPEP:n laskennassa käytetty populaation hyväksytty häviämiskäsi. - = Viitearvoa ei voida laskea, koska todennäköisyys DPEP-tason alitukselle ei laske millään populaatorajoitteella ko. riskitasolle. Lähde: Luonnonvarakeskus.

Skenaario	Häviämiskäsi	DPEP	Viitearvon lähtökohta: TN(Pop<DPEP väh. kerran)				Viitearvon lähtökohta: Vuotuinen TN(Pop<DPEP)			
			50 %	30 %	20 %	10 %	50 %	30 %	20 %	10 %
			Tarkasteluajakso: 100 v. Maaliskuun yksilömäärä	10 % 5 % 1 %	175 300 >1500	510 - -	- - -	- - -	- - -	180 305 -
Tarkasteluajakso: 100 v. Maaliskuun laumat	10 % 5 % 1 %	23 37 >300	68 - -	- - -	- - -	- - -	34 57 -	37 61 -	41 66 -	68 103 -
Tarkasteluajakso: 100 v. Maaliskuun reviirit (parit + laumat)	10 % 5 % 1 %	38 61 >300	114 - -	- - -	- - -	- - -	65 103 -	72 113 -	79 122 -	118 178 -

Taulukko 7. Esimerkkejä susikannan geneettisistä viitearvoista, kun lähtökohtana on Länsi-Suomen ja Itä-Suomen osapopulaatioiden yhteenlaskettu GPEP, viitearvon laskenta perustuu kahteen erilaiseen riskiperusteiseen lähestymistapaan ja GPEP on valittu kuudella eri tavalla. Ensimmäisessä vaihtoehdossa viitearvon laskennan perusteena on populaation käyminen vähintään kerran alle määritetyn PEP-tason tarkasteluajanjakson aikana, toisessa vaihtoehdossa perusteena on vuotuinen riski PEP-tason alitukselle. GPEP= Geneettisesti pienin elinvoimainen populaatio. TN = todennäköisyys. GPEP:n aliarv.riski = riski, että todellinen GPEP on suurempi kuin valittu GPEP. - = Viitearvoa ei voida laskea, koska todennäköisyys GPEP-tason alitukselle ei laske millään populaatorajoitteella ko. riskitasolle. Lähde: Luonnonvarakeskus.

Skenaario	GPEP:n aliarv.-riski	GPEP	Viitearvon lähtökohta: TN(Pop<GPEP väh. kerran)				Viitearvon lähtökohta: Vuotuinen TN(Pop<GPEP)			
			50 %	30 %	20 %	10 %	50 %	30 %	20 %	10 %
			Länsi-Suomi ja Itä-Suomi yhdessä. Tarkasteluajakso: lyhyt aikaväli. Maaliskuun yksilömäärä	50 % 30 % 20 % 10 % 5 % 2 %	497 523 539 560 578 599	- - - - - -	- - - - - -	- - - - - -	- - - - - -	500 530 545 565 585 605

On huomattava, että populaatorajoitetta kasvatettaessa saavutetaan jossain vaiheessa tila, jossa populaation todennäköisyys tippua alle PEP-tason ei enää laske, vaikka populaatorajoite kasvaisikin. Tämä on havaittavissa esimerkiksi kuvassa 11, jossa riski populaatiokoon painua alle PEP-tason ei laske ikinä nollaan.

5.3.3. Hyväksyttävän häviämisoriskin pienentäminen (demografinen PEP)

Luontodirektiivin tulkintaohjeen mukaan viitearvon on oltava suurempi kuin pienin elinvoimainen populaatio (DG Environment 2017). Näin ollen viitearvo on mahdollista määrittää myös asettamalla päätöksentekijän toimesta hyväksyttävä häviämisoriski pienemmäksi kuin demografisen PEP-tason laskennassa käytetty häviämisoriski: tällöin viitearvo on aina suurempi kuin PEP. Esimerkiksi jos PEP:n määrittelyssä tarkasteluajaksi on valittu 100 vuotta ja populaation hyväksyttäväksi häviämisoriskiksi 5 %, viitearvoksi voidaan valita populaatiokoko, jonka häviämisoriski on esimerkiksi 0,5 % tai 0,1 % (Taulukko 8). Tällöin viitearvo voidaan lukea suoraan samalta käyrältä kuin PEP. On huomattava, että tämä määrittämislogiikka soveltuu vain demografiseen PEP:oon perustuvalla viitearvolla.

Taulukko 8. Esimerkkejä susikannan demografisista viitearvoista, kun viitearvon lähtökohtana on populaation hyväksyttävän häviämisoriskin pienentäminen ja DPEP on määritetty olettamalla tulomuuton Venäjältä säilyvän samalla tasolla kuin edelliset 10 vuotta. DPEP = Demografisesti pienin elinvoimainen populaatio. Lähde: Luonnonvarakeskus.

Skenaario	DPEP eri häviämisoriskeillä			Viitearvo: Pienempi hyväksytty häviämisoriski	
	10 %	5 %	1 %	0,5 %	0,1 %
Tarkastelujakso: 100 v. Maaliskuun yksilömäärä	60	100	240	360	915
Tarkastelujakso: 100 v. Maaliskuun laumat	8	11	31	45	125
Tarkastelujakso: 100 v. Maaliskuun reviiirit (parit+laumat)	14	21	50	81	181

5.3.4. GPEP:n aliarvioimisoriskin pienentäminen (geneettinen PEP)

Geneettisesti pienin elinvoimainen populaatio määritellään efektiivisen populaatiokoon ja N_e/N_c -suhdeluvun avulla, joista molemmat ovat todellisuudessa epävarmoja. Tätä epävarmuutta voidaan käsitellä viitearvon määrittelyssä kahdella hieman erilaisella tavalla.

1. GPEP voidaan määritellä kiinteänä lukuna hyväksymällä tietty riski sille, että GPEP arvioidaan liian pieneksi (Kuva 10). GPEP voidaan määrittää hyväksymällä esimerkiksi 10 %:n tai 5 %:n riski, että todellinen GPEP onkin määritettyä GPEP:ta suurempi. Viitearvo voidaan johtaa näin saadusta GPEP-tasosta vähentämällä entisestään riskiä GPEP:n aliarvioimiseen. Viitearvo voidaan siis määrittää populaatiokooksi, jossa GPEP:n aliarvioimiselle on esimerkiksi 1 % tai 0,5 % riski.
2. GPEP voidaan ajatella epävarmana lukuna, jolle ei määritetä kiinteää arvoa. Tällöin GPEP ymmärretään kuvassa 10 esitettyinä todennäköisyysjakamana. Viitearvo määritetään suoraan valitsemalla hyväksytty riski sille, että viitearvo on pienempi kuin GPEP.

Molemmissa vaihtoehtoissa riskitasoa valittaessa voidaan huomioida vaatimus, että viitearvon täytyy olla suurempi kuin PEP. Mikäli viitearvon määrittäväksi aliarviointiriskiksi on valittu esimerkiksi 10 %, tämä tarkoittaa samalla sitä, että viitearvo täyttää vaatimuksen 90 % todennäköisyydellä.

Kuvassa 10 esitettyjen GPEP:n todennäköisyysjakaumien avulla voidaan laskea esimerkkejä viitearvoista molemmilla tavoilla. Jos GPEP-arvo määritetään hyväksymällä 10 % riski sille, että todellinen GPEP on määritettyä GPEP:ta suurempi (tapa 1), Itä-Suomen GPEP on tällöin 207 yksilöä. Tässä tapauksessa viitearvo muodostetaan pienentämällä aliarviointiriskiä entisestään: esimerkiksi 2 %:n aliarviointiriskillä viitearvoksi Itä-Suomeen muodostuisi 223 yksilöä. Toisaalta GPEP:ta ei tarvitse ajatella yhtenä kiinteänä lukuna, vaan huomion voi kiinnittää suoraan aliarviointiriskiin, jolla viitearvo määräytyy (tapa 2). Tässä esimerkissä 2 %:n aliarviointiriskillä Itä-Suomen viitearvo olisi 223 yksilöä, mikä täyttäisi 98 %:n todennäköisyydellä vaatimuksen, että viitearvon tulee olla suurempi kuin pienin elinvoimainen populaatio. Lisää esimerkkejä esitetään taulukossa 9.

On huomattava, että tämä menetelmä soveltuu vain geneettisen PEP:oon perustuvalle viitearvolle, koska geneettinen PEP perustuu erilaiseen määrittämislogiikkaan kuin demografinen PEP.

Taulukko 9. Esimerkkejä susikannan geneettisistä viitearvoista, kun lähtökohtana on GPEP:n aliarvioimisriskin pienentäminen tai riski sille, että viitearvo on GPEP-arvoa pienempi. GPEP = Geneettisesti pienin elinvoimainen populaatio. Lähde: Luonnonvarakeskus.

Skenaario	GPEP eri aliarvioimisriskeillä						Viitearvo: Pienempi hyväksytty aliarvioimisriski	
	50 %	30 %	20 %	10 %	5 %	2 %	1 %	0,5 %
Osapopulaatio: Länsi-Suomi Tarkastelujakso: lyhyt aikaväli Maaliskuun yksilömäärä	309	328	339	353	365	376	385	391
Osapopulaatio: Itä-Suomi Tarkastelujakso: lyhyt aikaväli Maaliskuun yksilömäärä	187	195	200	207	214	223	228	233

6. Pohdinta

6.1. Viitearvon määrittämisessä huomioitavia seikkoja

Viitearvon määrittämisessä tulee huomioida useita seikkoja. Seuraavassa käydään läpi näistä tärkeimmät ja pohditaan niiden merkitystä viitearvon asettamiselle.

Voiko viitearvon määrittämisessä huomioida muiden maiden susipopulaatiot vai tu-leeko Suomen saavuttaa suotuisa suojelutaso riippumatta muiden maiden tilanteesta?

Luontodirektiivin tavoite on varmistaa lajien suotuisa suojelutaso EU:n alueella. Se, voiko Suomi tukeutua muiden maiden ja ennen kaikkea Venäjän susipopulaatioihin oman susikantansa elinvoimaisuuden ylläpitämisen osalta, määräytyy siten luontodirektiivin tulkinnan pohjalta. Koska Venäjä ei kuulu Euroopan unioniin, eivät luontodirektiivin suotuisan suojelun tavoitteet sido Venäjällä toteutettavaa suden kannanhoitoa. Nykytulkinnan mukaan viitearvomäärittelyssä olisi siis pitäydyttävä EU:n alueelle ulottuviin populaatioihin ja niiden rajaamiseen hallinnollisten rajojen mukaan. Vaikka viitearvomäärittelyssä on rajoitettu poronhoitoalueen ulkopuoliseen Suomeen, on kuitenkin muistettava, että poronhoitoalueella on merkitystä susikantojen välisten yhteyksien kannalta etenkin Ruotsin ja Norjan suuntaan (Vila ym. 2003, Kojola ym. 2009, Åkesson ym. 2022).

Onko Suomen susikannalla geneettinen yhteys muiden maiden susikantoihin ja kuinka se vaikuttaa viitearvomäärittelyyn?

Geneettiset tulokset osoittavat, että Venäjän Karjalan ja itäisen Suomen susipopulaatiot ovat perimältään samankaltaisia, ja yksilöitä levittäytyy rajan yli molempiin suuntaan. Tällä hetkellä tulomuuttoa ei geneettisten tulosten perusteella ole riittävästi, jotta se nostaisi Suomen susipopulaation geneettistä monimuotoisuutta. Tulokset osoittavat myös sen, että vähäistä tulomuuttoa tulee myös Skandinaviasta Suomeen päin.

On todennäköistä, että Venäjän Karjalan ja Suomen susipopulaatioiden välinen yhteys säilyy edelleen lähitulevaisuudessa. Siten geneettisen elinvoimaisuuden lyhyen aikavälin tarkastelussa yhteys voidaan ottaa suhteellisen pienellä riskillä huomioon.

Pitkän aikavälin geneettinen elinvoimaisuus edellyttää efektiivistä populaatiokokoa 1000 (Frankham ym. 2014, Pérez-Pereira ym. 2022). Koska populaation todellinen yksilömäärä on yleensä merkittävästi efektiivistä populaatiokokoa suurempi, tarkoittaisi tämä useiden tuhansien yksilöiden populaatiota. Mikäli Suomella ei olisi mahdollisuutta huomioida muiden valtioiden alueella eläviä susia, tulisi tämä populaatiokoko saavuttaa Suomen rajojen sisäpuolella. Tavoite on kuitenkin sellaisenaan epärealistinen, sillä tämän hankkeen tulokset osoittavat, että mallinnuksen avulla arvioitu elinympäristön kantokyky ei mahdollista näin suurta susikantaa Suomessa poronhoitoalueen ulkopuolella.

Ruotsissa viitearvoa määritettäessä oletettiin kuitenkin (joskin he käyttivät pitkän aikavälin efektiiviselle populaatiokoolle arvoa 500), että tämä vaatimuksen ei tarvitse täytyä kunkin maan kohdalla, mikäli populaatiolla on yhteys muihin populaatioihin eli se on osa suurempaa metapopulaatiota (Liberg ym. 2015). Ruotsin asiantuntijaryhmä perusti mielipiteensä Laikren ym. (2009) työhön. Laikre ym. (2009) ehdottavat, että mikäli EU:n jäsenvaltion ei ole mahdollista saavuttaa pitkän aikavälin geneettisen elinvoimaisuuden edellyttämää populaatiokokoa, on riittävä, että populaatio on yhteydessä tarpeeksi suureen populaatioon, joka täyttää tämän edellytyksen. Wrightin (1931) mukaan yhteydeksi riittäisi yksi lisääntyvä yksilö sukupolven

aikana, mutta myöhemmässä tutkimuksessa (Mills & Allendorf 1996) kuitenkin todetaan, että luonnonpopulaatioissa migraation tarve on usein paljon suurempi (1–10 yksilöä/sukupolvi). Jälkimmäistä tulkintaa tukee myös luontodirektiivin raportointiohjeet, joissa ensimmäinen vaihe viitearvon määrittämiseksi mallinnusperusteisesti (ks. luku 2.2.1) on: ”Määritä pienin elinvoimainen populaatio ottaen huomioon evoluutiopotentiaali (”geneettinen PEP”) ja populaation geneettinen yhteys lajin muihin populaatioihin” (DG Environment 2017).

Jos Suomi voi huomioida muiden maiden (eli erityisesti Venäjän) susipopulaatiot ja Suomen populaatioilla on tarvittava yhteys näihin populaatioihin, evolutiivisen potentiaalin säilyttämiseksi riittää, että näiden populaatioiden yhteinen pitkän aikavälin efektiivinen populaatiokoko on vähintään 1000. Tässäkin tapauksessa Suomen susipopulaation tulee kuitenkin olla tarpeeksi suuri, jotta se **pysyy lyhyellä aikavälillä geneettisesti elinvoimaisena**. Itä-Suomen ja Venäjän Karjalan geneettinen samankaltaisuus tukee päätelmää yhteyden olemassaolosta. Samalla on kuitenkin huomioitava, että koska geneettinen monimuotoisuus Suomessa on laskenut viimeisen kahdenkymmenen vuoden aikana, ei yhteyden kautta saapuneiden susien mukanaan tuoma geenivirta ole pystynyt korvaamaan menetettyä monimuotoisuutta. Lähitulevaisuuden kannalta olisi erittäin tärkeää, että tätä yhteyttä pystyttäisiin vahvistamaan mahdollisimalla nykyistä suurempi tulomuuttajien määrä Venäjältä ja näiden yksilöiden asettuminen osaksi lisääntyvää populaatiota.

Geneettiset mallinnustulokset osoittivat, että tunnistetut Suomen kaksi osapopulaatiota eivät ole geneettisesti elinvoimaisia nykyisen kokoisina ja kytkeytyneisyydellään (migraation määrä) osaksi Fennoskandian metapopulaatiota. Siksi sekä populaatiokokojen että migraation määrän on kasvettava, jotta Suomen osapopulaatioiden lyhyen aikavälin ($N_e=100$) sekä myös Fennoskandian metapopulaation pitkän aikavälin ($N_e=1000$) elinkelpoisuus saavutettaisiin. Mallien tulokset korostavat geenivirran merkitystä geneettiselle elinvoimaisuudelle, sillä skenaariot, joissa oletettiin, ettei migraatiota ole ($m=0$), ja joissa Suomen osapopulaatioita mallinnettiin erillään naapurimaiden populaatioista, pienensivät efektiivisiä populaatiokokoa ja kasvattivat sukusiitoksen astetta huomattavasti.

Miten Suomen sisäinen susikannan geneettinen rakenne vaikuttaa viitearvon määrittämiseen?

Tämän tutkimuksen tulosten perusteella Suomen susikanta on jakautunut kahteen geneettisesti eriytyneeseen osapopulaatioon, itäiseen ja läntiseen, eikä nykyinen geenivirta niiden välillä riitä kumoamaan eriytymistä. Tämän vuoksi Länsi- ja Itä-Suomea tulee tarkastella erikseen viitearvomäärittelyssä. Koska osapopulaatiot eroavat toisistaan geneettisen muuntelun tason ja sukusiitosasteen suhteen, eroavat myös niiden geneettiset PEP:t (Liite C) ja siten myös viitearvot. Kummankin osapopulaation tulisi täyttää lyhyen aikavälin geneettinen PEP, jotta niiden kokonaiskelpoisuus ei laske siedettäväksi arvioitua 10 % tasoa nopeammin viiden sukupolven aikana. Jos osapopulaatiot tulevaisuudessa yhdistyvät yhdeksi yhtenäiseksi populaatioksi riittävän migraation ansiosta, riittää lyhyen aikavälin geneettinen PEP tälle yhtenäiselle populaatiolle. Yhtenäisen populaation geneettinen PEP olisi silloin pienempi kuin kahden eriytyneen populaation PEP.

Miten demografinen PEP, geneettinen PEP ja ekologinen kantokyky vertautuvat toisiinsa?

Tässä hankkeessa tehdyissä analyyseissä havaittiin, että Suomen susikanta on jakautunut kahteen osapopulaatioon, minkä takia Itä- ja Länsi-Suomea tulee käsitellä geneettisen elinvoimaisen populaation määrittämisessä kahtena osapopulaationa. Demografista elinvoimaisuutta ja ekologista kantokykyä on kuitenkin tarkasteltu käsittelemällä koko poronhoitoalueen

ulkopuolisen Suomen susikantaa yhtenä kokonaisuutena. Geneettiset tulokset valmistuivat vasta työn loppuvaiheessa, mistä johtuen uutta tietoa kahdesta osapopulaatiosta ei ole ollut mahdollista tuoda demografiseen arviointiin. Näin ollen viitearvon asettamisessa tulee verrata osapopulaatioiden yhteenlaskettuja GPEP-tasoja demografiaan perustuvaan PEP-tasoon. Varsinaisesti ekologisen kantokyvyn laskemiseen geneettiset osapopulaatiot eivät tuo varsinaista päivitystarvetta, sillä siinä laskenta on perustunut elinympäristön piirteisiin, eikä analyysissä ole suoraa linkkiä geneettisiin tuloksiin.

Yhteys muiden maiden susikantoihin (tässä: Venäjän Karjalaan) on merkittävää myös demografisen elinvoimaisuuden kannalta, sillä mallinnustulokset osoittavat demografisen PEP:n noin kolminkertaistuvan, mikäli susien siirtyminen Venäjältä lakkaisi ja Suomen susikannan tulisi pysyä elinvoimaisena ilman tulomuuttoa muualta.

Miten suuri on ekologinen kantokyky susikannalle poronhoitoalueen ulkopuolisessa Suomessa?

Talven 2019/2020 reviiirikokoihin ja reviirien maisemarakenteeseen pohjautuva simulointi antaa todennäköisimmiksi reviirien maksimimääräksi 154 ja 158 reviiriä. Kun simulaatiomallin pohjana oli skenaario, jossa reviirien pinta-alat pienentyisivät Lounais-Suomessa (talven 2019/2020 tilanteeseen verrattuna), todennäköisimmäksi enimmäismääräksi saatiin 202 reviiriä. Populaatiomalli, jossa kantokykyarvion lähtökohtana oli Suomen susikannassa todettu laumojen ja parien välinen lukumääräsuhde maaliskuussa, tuottaa arvioksi 823–1083 yksilöä (90 %:n todennäköisyysväli) maaliskuussa. Susikannan ollessa ekologisen kantokyvyn mahdollistamalla ylimällä tasolla olisi laumareviirien osuus reviiereistä todennäköisesti suurempi kuin Suomen susikannassa vallitseva todettu osuus ja maksimaalinen yksilömäärä populaatiomallin tuottamaa arviota jonkun verran suurempi (Liite B).

Mihin viitearvon tulisi perustua ja miten se tulisi muodostaa?

Suotuisan suojelutason viitearvojen määrittämiseen ei ole annettu yksityiskohtaista ohjeistusta. Numeeriset kriteerit, jotka viitearvon tulee täyttää, edellyttävät viitearvon olevan suurempi kuin pienin elinvoimainen populaatio PEP ja suurempi kuin kannan koko luontodirektiivin astuessa voimaan (vuonna 1995 poronhoitoalueen ulkopuolisessa Suomessa 123 sutta, MMM1996). Tässä työssä viitearvon johtamiseen esitellään erilaisia tapoja, joista jokaisella on omat vahvuutensa ja heikkoutensa.

Yksinkertaisin tapa johtaa viitearvo on käyttää kerrointa, jolla PEP kerrotaan viitearvoksi. Tämä on sinänsä yksikertainen tapa, mutta sopivan kertoimen valinta ei ole suoraviivaista. Skandinavian susikannan viitearvoa määritettäessä kertoimeksi valittiin 2 (Liberg ym. 2015), mutta perusteluista ei käy ilmi, miksi tämä arvo olisi parempi kuin jokin muu luku kuten esimerkiksi 1,7 tai 2,3. Jos viitearvo asetetaan kertoimen avulla, tulee kertoimen valinta perustella huolellisesti. Kertoimen valinnassa voidaan käyttää hyväksi elinvoimaisuusanalyysin tuloksia. Voidaan esimerkiksi selvittää, mikä olisi populaation häviämiskäsi, jos populaatio rajoitettaisiin kertoimella lasketun viitearvon kokoiseksi.

Tässä hankkeessa kehitettiin uusi menetelmä viitearvon johtamiseen PEP:sta. Menetelmä perustuu päätöksentekijän riskiasenteeseen sille, että populaatiokoko tippuu alle määritetyn PEP-tason tarkastelujakson aikana (voidaan tarkastella joko vuotuisena riskinä tai todennäköisyytenä, että populaatio käy PEP-tasoa pienempänä kerran tai useammin tarkastelujakson aikana). Menetelmän etu on viitearvon asettamisen päätöksenteon läpinäkyvyys, eli viitearvo perustuu siihen, miten voimakkaasti halutaan välttää tietty haitallinen tilanne. Toisaalta menetelmä

edellyttää päätöksentekijältä ymmärrystä sekä omasta riskiasenteestaan että siitä ilmiöstä, minkä suhteen riskiä tarkastellaan.

Työssä esitellään myös tapa johtaa demografinen viitearvo pienentämällä DPEP:n laskennassa käytettyä hyväksyttyä sukupuuttoriskiä. Myös tämä tapa on sinänsä yksinkertainen, koska viitearvo voidaan asettaa käyttämällä samaa häviämiskäyrää kuin mitä käytetään PEP-tason määrittämiseen. Valitun riskitason asettaminen on kuitenkin perusteltava huolellisesti. On huomattava, että myös PEP-tason määrittäminen elinvoimaisuusanalyysin kautta edellyttää valintaa sekä tarkastelujakson pituudesta että hyväksyttäväksi katsottavasta sukupuuttoon häviämisen riskistä. Hankkeessa kehitetty lähestymistapa mahdollistaa molempien asettamisen vapaasti, mutta kirjallisuudesta on löydettävissä myös yleisesti käytettyjä arvoja.

Hankkeessa kehitettiin myös vain geneettiselle viitearvolle soveltuva viitearvon asettamistapa. Geneettiseen viitearvoon liittyy epävarmuutta, jota päätöksentekijä voi huomioida asettamalla tietyn riskin sille, että todellinen GPEP on suurempi kuin määritetty GPEP. Päätöksentekijä voi hyväksyä esimerkiksi 10 % riskin, että todellinen GPEP onkin suurempi kuin määritetty GPEP, ja lopullinen GPEP muodostuu sitten tämän perusteella. Viitearvo voidaan muodostaa pienentämällä GPEP:n laskennassa käytettyä riskiä, eli jos GPEP on määritetty käyttämällä esimerkiksi riskitasoa 10 %, voidaan viitearvo määrittää käyttämällä esimerkiksi riskitasoa 1 %. Kehitetty tapa viitearvon johtamiselle on teknisesti yksinkertainen, mutta edellyttää päätöksentekijältä huolellista pohdintaa käytettävistä riskitasoista, joille ei toistaiseksi ole löydettävissä esimerkkejä kirjallisuudesta. Toisaalta direktiivin vaatimusta, että viitearvon on oltava suurempi kuin PEP, voidaan käyttää riskitason ymmärtämisessä, sillä pienempi aliarviointiriski tarkoittaa suoraan suurempaa todennäköisyyttä, että vaatimus täyttyy.

6.2. Varovaisuusperiaatteen soveltaminen viitearvon asettamisessa

Luontodirektiivin seurannan raportointiohjeiden mukaan viitearvon asettamisessa täytyy huomioida varovaisuusperiaate ja viitearvon tulee sisältää turvamarginaali epävarmuuden suhteen (DG Environment 2017). Varovaisuusperiaate (*precautionary principle*) on erityisesti ympäristölainsäädännössä ja -hallinnossa yleisesti käytössä oleva periaate, jonka mukaan päätöksentekijä voi ryhtyä varotoimiin, kun tieteellinen näyttö ympäristöä tai ihmisen terveyttä mahdollisesti uhkaavasta haitasta on epävarmaa ja mahdolliset haitat ovat suuria (Bourguignon 2015). Voidaan siis ajatella, että varovaisuusperiaatteen mukaan haittojen ehkäisyyn tähtäävät toimenpiteet ovat perusteltuja, vaikka haitoista ei ole täyttä varmuutta.

Varovaisuusperiaatteen soveltaminen koskee erityisesti viitearvon muodostamista määritetystä PEP-tasosta, mutta sillä voidaan ajatella olevan jossain määrin merkitystä myös muissa yhteyksissä. Tietyt työssä käytetyt tieteelliset konseptit pitävät itsessään sisällään ajatuksen siitä, että haitallisia vaikutuksia voi ilmetä, mutta tämä ei ole varmaa. Esimerkiksi ajatus efektiivisestä populaatiokoosta, jotta populaatio välttyisi sukusiitoksen haitallisilta vaikutuksilta viiden sukupolven aikana, sisältää epävarmuutta: efektiivisen populaatiokoon alittaessa tämän raja-arvon mahdollisuus haitallisiin vaikutuksiin kasvaa mutta ne eivät ole väistämättömiä kyseisen ajanjakson kuluessa. Hieman samanlainen ajatus on myös demografisen PEP-tason taustalla: jos PEP määritetään hyväksymällä häviämiskäyräksi esimerkiksi 5 %, tarkoittaa tämä sitä, että 95 %:n todennäköisyydellä populaatio ei häviä. Jos populaatiokoko on määritettyä PEP-tasoa pienempi, populaation häviämiskäyrä kasvaa, mutta sen häviäminen ei edelleenkään ole väistämättömiä.

Hyväksyttävän demografisen häviämiskäsi osalta on muistettava, että sukupuuttoon häviämiskäsi ja tarkasteluajanjakson pituus voidaan valita työkalussa vapaasti, mutta näihinkin voidaan löytää kirjallisuudesta mahdollisia arvoja. Tyypillisesti ehdotetaan käytettäväksi vähintään sadan vuoden aikajännettä ja 10 % tai sitä pienempiä häviämiskäsiä (esim. IUCN 2001, Linnell ym. 2008, Frankham ym. 2014). Kuten Johdannossa esiteltiin, sukupuuttoon häviämiskäsin riskiprosentit ovat suoraan kytketty nykyisin käytössä olevaan uhanalaisuusluokitukseen.

Ajatus geneettisesti pienimmän elinvoimaisen populaation määrittämisestä sen perusteella, kuinka nopeaa kokonaiskelpoisuuden laskua ollaan valmiita sietämään viiden sukupolven aikana, on tieteellisesti vakiintunut lähestymistapa (Frankham ym. 2014) ja näin ollen sovelias lähtökohta myös tässä työssä. Samaan tapaan kuin hyväksytty sukupuuttoonhäviämiskäsi demografisessa tarkastelussa, hyväksytty kelpoisuuden lasku voidaan nähdä tapauskohtaisena suojeluhaluksutta ilmaisevana suureena (Soulé ym. 1986). Tässä työssä olemme laskeneet tulokset 10 % (vastaa $N_e=100$) kelpoisuuden laskun tasolla, koska se edustaa geneettisen osaryhmän yksimielistä asiantuntijanäkemyä enintään siedettävästä tasosta luonnonvaraisessa eläinkannassa. Esimerkiksi Frankham ym. (2014) ovat esittäneet, että enintään 10 % kelpoisuuden lasku olisi siedettävä taso luonnonpopulaatioille viiden sukupolven aikana. Geneettisten mittareiden laskuriin asetettavia tavoitteita tarkasteltaessa on tarpeen ymmärtää, että heikennykset ovat yleensä joko peruuttamattomia tai erittäin huonosti palautuvia, kuten kelpoisuuden lasku tai alleelien menetykset. Geneettinen monimuotoisuus ei palaudu yksilölukumäärien palautumisen myötä, vaan se on mahdollista vain täysin erilaisen perimän omaavien yksilöiden vaeltaessa Suomeen ja asettumista lisääntymään vuosikymmeniä osana Suomen susikantaa.

Varovaisuusperiaate tulee selvimmän esiin, kun pohditaan viitearvon suhdetta PEP-tasoon. Tässä on tarpeen myös miettiä tutkimuksen ja päätöksenteon erilaisia rooleja, ja on tärkeää, että ero näiden kahden roolin välillä on selkeä. Esimerkiksi viitearvon määrittäminen perustuen päätöksentekijän riskiasenteeseen edellyttää päätöksentekijän valintoja, joita tehdessään päätöksentekijän tulee huomioida varovaisuusperiaate. Tutkimuksen tehtävä on raportoida tieteellisin menetelmin tuotetut tutkimustulokset mahdollisimman ymmärrettävästi, jotta päätöksentekijä voi käyttää tuloksia päätöksenteossaan. Lisäksi tutkijoiden on arvioitava mahdollisimman kattavasti tuloksiin liittyvää epävarmuutta, mikä mahdollistaa päätöksentekijän oman pohdinnan varovaisuusperiaatteen soveltamiseksi. Tutkijoiden tulee myös antaa tieteelliseen asiantuntemukseensa perustuen paras arvio siitä, mitkä valinnat ovat kriittisiä tarkasteltavan lajin biologian, ekologian sekä genetiikan ja sen lainalaisuuksien kannalta.

Tähän työhön ja sen tuloksiin liittyvää epävarmuutta, mahdollisia virhelähteitä ja puutteita käsitellään yksityiskohtaisesti liitteissä A-C. Yhteenvetona voidaan todeta, että:

- Tässä työssä kehitetty demografinen populaatiomalli ei sisällä geneettisiä tekijöitä, joten sillä ei voida tutkia, kuinka suuri populaatio olisi elinvoimainen, jos myös geneettiset seikat huomioitaisiin. Populaatio voi siis vaikuttaa demografisilta ominaisuuksiltaan elinvoimaiselta, mutta samalla se voi olla liian pieni välttääkseen sukusiitosheikkoudesta johtuvia ongelmia, jotka alkavat heikentää myös populaation demografisia ominaisuuksia. Populaatiomallin suhteellisen yksinkertainen rakenne ei myöskään huomioi muita alhaisesta populaatiokoosta johtuvia ns. Allee-efektejä (esimerkiksi vaikeutta löytää lisääntymiskumppani populaation ollessa pieni). Lisäksi kehitetty populaatiomalli kohtelee koko poronhoitoalueen ulkopuolista susipopulaatiota yhdenmukaisena eri demografisten ominaisuuksien kannalta. Raportissa esitettyjä demografisia PEP-tasoja (ja niistä johdettuja viitearvoja) tulee siis tarkastella jossain määrin aliarvioina suhteessa todellisiin demografisiin PEP-tasoihin.

- Tarkastelu susikannan ekologisesta kantokyvystä perustuu simulointeihin, joissa lähtökohtina ovat tunnettujen susireviirien pinta-alat ja niiden yhteys alueellisiin saaliseläinkantoihin sekä maisemarakenteessa olevat rajoitteet. Yhdessä simulaatiossa on tarkasteltu tilannetta, jossa Lounaisen-Suomen susireviirit pienentyisivät kooltaan. Susikannan kantokyvyn mahdollisia pitkän aikavälin muutoksia on mahdotonta tarkemmin ennakoida. Susikannan teoreettiset enimmäistiheydet lienevät ensisijaisesti yhteydessä saaliseläinkantojen runsauteen. Urbanit alueet ovat sudelle sopimattomia seutuja lisääntymiseen, mutta niiden ulkopuolella susi tulee toimeen sangen monentyyppisissä ympäristöissä. Suomessa kaupunkiasutuksen laajentuminen ei ole näköpiirissä olevassa tulevaisuudessa mittakaavaltaan sitä luokkaa, että siitä olisi uhkaa susikannalle. Ilmaston lämpiäminen voi suosia sorkkaeläimiä, jotka eivät menesty syvän lumen oloissa, kuten valkohäntäpeuraa, metsäkaurista, kuusipeuraa (*Dama dama*) ja villisikaa (*Sus scrofa*). Näiden lajien mahdollinen runsastuminen ja levittäytyminen pohjoisemmaksi nostaisi susikannan teoreettista kantokykyä. Nämä pohdinnat jäävät kuitenkin teoreettisiksi, sillä sorkkaeläinkantojen hoidon ja säätelyn pitkän aikavälin tulevaisuus ei ole ennustettavissa. Sudelle tärkeitä saaliseläimiä käyttävät ravintonaan myös muut suurpedot, joiden kannankehitystä ja samalla vaikutusta suden saaliseläinten runsauteen ei ole mahdollista ennakoida. Yksin jo lisääntyvällä susikannalla voi olla oma rajoittava vaikutuksensa sorkkaeläinkantoihin.
- Geneettisesti pienin elinvoimainen populaatiokoko GPEP määritetään kahdella tavalla, pitkän aikavälin N_e huomioiden evoluutiivisen potentiaalin ja lyhyen aikavälin N_e sukusiitoksesta muodostuvan haitan. Kummankin GPEP:n määrittämiseen vaikuttaa populaatioiden geneettisen muuntelun määrä ja populaatioiden geneettinen eriytyminen. Pitkän aikavälin GPEP:n määrittämiseksi Suomen populaation yhteys muiden maiden populaatioihin, etenkin Venäjän populaatioon on olennainen, mutta tietoa Venäjän susista on niukasti saatavilla, etenkin kauempaa kuin Venäjän Karjalasta. Tietoa tarvittaisiin enemmän sekä Venäjän susien geneettisestä monimuotoisuudesta ja populaatorakenteesta että kannan suuruudesta. Suomen populaation jakautuminen kahteen osapopulaatioon vaikuttaa varsinkin lyhyen aikavälin GPEP:n määrittämiseen ja nyt saadut tulokset pätevät tämänhetkiseen populaatioon. Jos geneettinen monimuotoisuus kasvaa migraation lisääntymisen seurauksena ja/tai maansisäiset osapopulaatiot muodostavat jälleen yhtenäisen populaation tulevaisuudessa, lyhyen aikavälin GPEP tulee pieneneväksi.
- On myös tärkeä huomioida, että kaikki raportissa esitetyt tulokset perustuvat nykytilanteeseen. Esimerkiksi demografisten PEP-tasojen laskenta perustuu oletukselle, että susikannan ominaisuudet ja ympäristöolosuhteet pysyvät ennallaan myös tulevaisuudessa. On kuitenkin selvää, että tämä oletus ei ole realistinen, mikä tulee huomioida tuloksia tarkasteltaessa.

6.3. Yhteenveto viitearvon määrittämisestä

Kun huomioidaan edellä käsitellyt seikat ja viitearvon määrittämiseen esitetty logiikka (Luku 3), päädytään seuraaviin päätelmiin.

Jos Suomi ei voi suotuisan suojelutason saavuttamiseksi huomioida suomalaista susikantaa osana suurempaa populaatiota ja yhteydessä rajojensa ulkopuolella oleviin susipopulaatioihin, tulee Suomen susikannan itsessään olla tarpeeksi suuri takaamaan kannan geneettinen elinvoimaisuus pitkällä aikavälillä eli efektiivisen populaatiokoon tulee olla vähintään 1000. Tämä tarkoittaa 5000–6000 yksilön populaatiokokoa, joka ylittää huomattavasti myös arvioidun ekologisen kantokyvyn, jonka suurusluokaksi hahmottui kahdella erilaisella reviiirikokoja koskevalla

lähtökohdalla noin 1100–1300 tai 1400–1600 yksilöä. Näin ollen tämä muodostuisi myös suotuisan suojelutason viitearvoksi. Koska Suomen susikanta on kuitenkin tosiasiallisesti osa laajempaa susipopulaatiota, lienee epärealistista lähteä oletuksesta, että maan rajojen sisäpuolella saavutettaisiin 1000 suden efektiivinen populaatiokokoo.

Jos Suomi voi huomioida viitearvon määrittämisessä tosiasiallisen yhteyden muiden maiden alueella eläviin susipopulaatioihin, voidaan viitearvon määrittämisessä käyttää lähtökohtana lyhyen aikavälin geneettistä elinvoimaisuutta ja demografista elinvoimaisuutta, joiden molempien tulee täyttyä. Jotta tätä lähtökohtaa voidaan käyttää, tulee muuttoliikkeen naapurimaiden susipopulaatioista, erityisesti Venäjältä, kasvaa ja tulomuuttajien muodostaa osa lisääntyvää kantaa.

Hankkeen tulokset osoittavat, että nykyisin Suomen susikanta on jakautunut kahteen geneettisesti erilaistuneeseen osakantaan, itäiseen ja läntiseen. Osakantojen eriytyminen johtuu siitä, ettei niiden välillä tapahdu riittävästi muuttoliikettä, vaan erityisesti länsisuomalaiset sudet parituvat pääosin keskenään. Myöskään Venäjän Karjalasta Suomeen vaeltavat sudet eivät näyttäisi asettuvan osaksi lounaisen Suomen susikantaa.

Tämän vuoksi on perusteltua tarkastella näitä alueita erikseen, jolloin molemmilla alueilla susipopulaatioiden tulisi ylittää alueen oma geneettinen PEP. Geneettinen PEP riippuu laskennassa käytettävän ajanjakson pituudesta ja siedetystä populaation kokonaiskelpoisuuden laskusta tälle ajanjaksolle. Usein käytettyjä arvoja ovat esimerkiksi viisi sukupolvea ja 10 % kelpoisuuden lasku. Läntisen Suomen osalta geneettinen PEP on tällöin 353 ja itäisen Suomen osalta 207, jos hyväksytään 10 %:n riski, että todellinen GPEP on valittua GPEP-tasoa suurempi. Tällöin Suomen susikannan yhteenlaskettu geneettinen PEP on 560. On kuitenkin huomattava, että periaatteessa kummankin alueen GPEP tulisi saavuttaa huolimatta siitä, mikä tilanne on toisella alueella, eli itäisen Suomen susipopulaatiota kasvattamalla ei voida laskea läntisen Suomen hyväksytyä efektiivistä populaatiokokoa.

Suomen susikannan tulee olla elinvoimainen myös demografiselta kannalta. Demografinen PEP riippuu laskennasta käytettävän ajanjakson pituudesta ja populaatiolle hyväksytystä häviämiskäytännöstä tälle ajanjaksolle. Usein käytettyjä arvoja ovat esimerkiksi 100 vuotta ja 10 %:n häviämiskäytännön riski, jotka perustuvat IUCN:n määritelmään lajin uhanalaisuudesta.

Jos tarkasteluajaksi valitaan 100 vuotta ja hyväksytyksi sukupuuttoon häviämiskäytännön riskiksi vaihtoehtoisesti 1 %, 5 % tai 10 %, näitä vastaavat demografiset PEP-arvot ovat 240, 100 ja 60 yksilöä, kun susien tulomuuton Venäjältä oletetaan jatkuvan samanlaisena kuin lähimenneisyydessä. Mikäli tulomuutto Venäjältä lakkaa, ovat demografiset PEP-arvot noin kolminkertaiset. Tällöinkin demografiset PEP-arvot ovat selkeästi pienempiä kuin lyhyen aikavälin geneettinen PEP. Näin ollen on perusteltua ottaa viitearvon asettamisen lähtökohdaksi lyhyen aikavälin geneettinen PEP.

Viitearvo voidaan johtaa PEP-arvosta useilla eri tavoilla. Jos viitearvo muodostetaan esimerkiksi kaksinkertaistamalla 10 % siedettyyn kelpoisuuden laskuun perustuva GPEP olisi viitearvo läntisessä Suomessa 706, itäisessä Suomessa 414 ja yhteenlaskettuna 1120, jos hyväksytään 10 %:n riski, että todellinen GPEP on valittua GPEP-tasoa suurempi. Mikäli viitearvo asetetaan riskiperusteisella menetelmällä käyttäen kriteerinä populaation vuotuista todennäköisyyttä alittaa sama GPEP-taso ja täksi todennäköisyydeksi hyväksytään esimerkiksi 20 % muodostuu viitearvoksi 605 yksilöä.

Tavoite suotuisasta suojelutasosta koskee vain EU-maita. Kun kyseessä on laji, jonka populaatiot ovat kiinteästi yhteydessä toisiinsa yli valtiorajojen, olisi tärkeä kehittää ohjeistusta ja

metodiikkaa niin, että viitearvomäärittelyssä voitaisiin paremmin huomioida biologiset ja ekologiset populaatiorajat.

6.4. Populaatioiden eriytmisestä maiden välillä ja Suomen sisällä

Suomen susikannan yhteydellä muiden maiden susipopulaatioihin on suuri merkitys kannan elinvoimaisuudelle ja täten myös suotuisan suojelutason viitearvon muodostumiselle. Pitkän aikavälin geneettinen elinvoimaisuus edellyttää efektiivistä populaatiokokoa 1000, joka tarkoittaisi useiden tuhansien yksilöiden populaatiokokoa. Näin suuri populaatiokoko ylittää tässä hankkeessa arvioidun ekologisen kantokyvyn, joka on poronhoitoalueen ulkopuolisessa Suomessa maaliskuun populaationa ilmaistuna arviolta noin 814–1082 (90 % todennäköisyysväli). Toisin sanoen poronhoitoalueen ulkopuolinen Suomi ei voi yksinään ylläpitää pitkällä aikavälillä geneettisesti elinvoimaista populaatiota.

Populaatio voi saavuttaa pitkän aikavälin geneettisen elinvoimaisuuden myös silloin, jos sillä on toimiva yhteys suurempaan populaatioon, jonka yhteenlaskettu efektiivinen populaatiokoko olisi 1000. Yhteys voidaan katsoa tarpeeksi vahvaksi, jos populaatioon siirtyy 1–10 lisääntyvää yksilöä sukupolvessa isommasta populaatiosta. Populaatioiden geneettisistä ominaisuuksista ja luonnonvalinnan voimakkuudesta riippuu, onko vaadittavien tulomuuttajien määrä lähempänä tuota alarajaa 1 vai ylärajaa 10. Täten Suomen susikannan yhteys Venäjän Karjalan kautta Euraasian suureen susikantaan on äärimmäisen tärkeä.

Tilanne on kuitenkin huolestuttava erityisesti kahdella tavalla. Nykyinen maailmanpoliittinen tilanne ja Venäjän hyökkäyssota Ukrainassa voivat johtaa esimerkiksi uusien raja-aitojen rakentamiseen Suomen ja Venäjän rajalle, mikä vaikeuttaisi suurella todennäköisyydellä luonnonvaraisten eläinten liikkumista rajan yli (Luke 2018). Susipopulaatioiden välinen yhteys voi heikentyä myös silloin, jos susien siirtyminen rajan yli ja syvemmälle Suomeen estyy esimerkiksi voimakkaan metsästyksen tai laittoman tappamisen takia. On tärkeää, että ainakin osa Venäjän puolelta saapuvista susista pystyisi perustamaan reviirin ja lisääntymään Itä-Suomessa tai jatkamaan vaeltajana kohti länttä ja lisääntymään siellä. Onkin tärkeää ymmärtää, että Suomen ja Venäjän rajalle ei saisi muodostua liikkumisestettä susille.

On myös tärkeää muistaa, että populaatioiden välisen geenivaihtoon liittyvän yhteyden heikkeneminen ei ole haitallista vain geneettisen monimuotoisuuden kannalta, vaan sillä on huomattava merkitys myös demografiselle elinvoimaisuudelle: populaatiomallinnuksen mukaan demografinen PEP noin kolminkertaistuu, jos tulomuutto Venäjältä estyy.

Populaatioiden eriytyminen toisistaan geneettisesti ei ole vain maiden välinen ongelma vaan se on olennainen kysymys myös Suomen sisällä, sillä geneettisten analyysien mukaan itäisen ja läntisen Suomen sudet eroavat toisistaan. Tämän havaitun eron takia tulee näiden alueiden susipopulaatioille asettaa omat viitearvot huolimatta siitä, että populaatioiden välillä on selvä yhteys. Suomen susikannan havaittu geneettinen rakenne siis kasvattaa geneettistä PEP-tasoa ja näin ollen sen perusteella asetettavaa viitearvoa.

Jotta Suomen susikannassa havaitut maantieteelliset geneettiset erot häviäisivät, tulisi susien lisääntyä tehokkaammin eri alueilta peräisin olevien yksilöiden kanssa. Tälle olisi eduksi susien tasainen jakautuminen ympäri (poronhoitoalueen ulkopuolista) Suomea. Susien esiintymisen painopiste on siirtynyt viime aikoina idästä länteen, ja Järvi-Suomessa on vain harvoja susireviireitä. Alueen karhu- ja ilveskannat ovat kuitenkin runsaat (Heikkinen ym. 2022b, Valtonen ym. 2022) ja elinympäristö-työpaketin (Liite B) tulosten perusteella sieltä löytyy myös sudelle

sopivaa elinympäristöä. Olisikin tärkeää, että Järvi-Suomeen ei muodostuisi esteitä susien siirtymiselle idästä länteen.

6.5. Yhteiskunnalliset kysymykset

Suotuisan suojelutason viitearvon asettamisen tulee perustua ohjeistuksen mukaan ekologiin ja biologisiin tekijöihin (DG Environment 2017). Näin ollen esimerkiksi kantokykyä on tässä työssä tarkasteltu vain ekologiselta kannalta; se ei siis edusta ns. sosiaalista kantokykyä eli susien enimmäismäärää, jota pidetään yhteiskunnallisesti sopivana.

Susien sopiva määrä Suomessa on kysymys, johon on monta näkökulmaa, ja näistä viitearvo kuvastaa nimenomaan suotuisan suojelun näkökulmaa. Esimerkiksi susiin liittyvien haittojen arviointi ei kuulu suotuisan suojelutason ja sen viitearvon määrittelyyn, vaan erillisenä osana päätöksenteon kokonaisharkintaan, kun suden kannanhoidosta päätetään.

6.6. Tulevaisuuden näkökohdat

Tässä työssä esitellyt tulokset perustuvat Suomen susikannan analysoituun nykyiseen tilaan. Kun populaation tila muuttuu, muuttuvat myös PEP-tasot ja niihin perustuvat viitearvot. Populaation ominaisuuksia tulisikin seurata säännöllisesti ja viitearvoja sekä niiden laskennan logiikkaa päivittää tarvittaessa.

Etenkin geneettinen PEP voi muuttua huomattavasti, jos yhteys niin Suomen sisällä kuin Suomen ja muiden maiden välillä vahvistuu, eli susien siirtyminen populaatioiden välillä lisääntyy. Tällöin geneettinen monimuotoisuus lisääntyisi ja osapopulaatioiden eriytymisaste pienenis, jolloin geneettinen PEP pienenis. Geneettisesti elinvoimainen susikanta saavutettaisiin siis pienemmällä yksilömäärällä.

Myös demografinen PEP muuttuu, jos esimerkiksi yksilöiden selviytyminen tai lisääntymismenestys muuttuvat tulevaisuudessa. Susien elinympäristö on Suomessa tällä hetkellä voimakkaassa muutoksessa esimerkiksi pienten hirvieläinkantojen vahvistumisen ja ilmastonmuutoksen myötä. PEP:n laskenta perustuu oletukselle, että myös ihmisen aiheuttamat suorat kuolleisuustekijät pysyvät tulevaisuudessa ennallaan (pois lukien kannanhoidollinen metsästys). Jos esimerkiksi laiton tappaminen lisääntyy tai vähenee, PEP kasvaa tai vähenee vastaavasti.

Viitearvojen määrittelyssä on tässä tutkimuksessa pyritty soveltamaan olennaisia kirjallisia lähteitä, joista tärkein on Euroopan komission ympäristöasioiden pääjaoston antama uusien ohjeistus luontodirektiivin edellyttämään raportointiin (DG Environment 2017). Nämä ohjeet päivitetään noin kuuden vuoden välein vastaamaan aina kyseistä raportointikautta, ja on mahdollista, että seuraavassa ohjeistuksessa myös ohjeet viitearvon asettamiselle muuttuvat tässä työssä käytetyistä. Viitearvojen säännöllinen tarkastelu ja mahdollinen päivittäminen on tärkeää myös tästä syystä.

Nykyisissä raportointiohjeissa susi mainitaan esimerkkinä lajista, jonka suurien elinpiirien takia viitearvoa voisi tarkastella valtiorajat ylittävällä metapopulaatiotasolla, mikä edellyttäisi jäsenvaltioiden välistä yhteistyötä (DG Environment 2017). Viitearvon asettamisen osalta ohjeissa puhutaan EU-maista, mutta suotuisan suojelutason arviointia yleisesti käsittelevissä kohdissa mainitaan, että joissain tilanteissa voi olla asiaan kuuluvaa huomioida arvioinnissa myös EU:n ulkopuolisten maiden populaatiot. Toisaalta ohjeistuksessa jo pelkästään EU-maiden yhteiset suotuisan suojelutason arvioinnit varataan erityisesti tilanteisiin, joissa maiden välillä on asiaan

liittyen jo jonkin verran yhteistyötä ja mailla on yhteinen käsitys esimerkiksi lajin kannanhoidollisista tavoitteista.

Tämänhetkisessä tilanteessa on vaikea kuvitella, että susiyhteistyötä on mahdollista kehittää Venäjän kanssa ainakaan lähitulevaisuudessa. Nykyisellään Suomi tekee yhteistyötä Ruotsin ja Norjan kanssa erityisesti liittyen geneettiseen kannanseurantaan ja migranttien tunnistamiseen, mutta yhteistyötä olisi perusteltua syventää myös kannanhoidon osalta. Mikäli Skandinavian ja Suomen susipopulaatioilla olisi vahva yhteys eli yksilöitä siirtyisi populaatioiden välillä merkittävässä määrin ja jatkuvasti, voitaisiin myös suotuisan suojelutason viitearvoa oletettavasti tarkastella yhteisen Fennoskandian populaation tasolla. Tällä hetkellä susien siirtyminen Suomen ja Skandinavian välillä on kuitenkin rajoittunutta johtuen Suomen ja Ruotsin poronhoitoalueista, jotka aiheuttavat tehokkaan esteen susien siirtymiselle maiden välillä. Pysyvien susireviirien syntyminen poronhoitoalueelle voi olla sosioekonomista syistä epätoivottavaa, mutta on tärkeää miettiä ratkaisuita, joilla vaeltavien susien siirtyminen poronhoitoalueiden läpi mahdollistuisi huomattavasti nykyistä paremmin.

Viitteet

- 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.
- 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., Noordhuis, R., Pacifici, M., Ramírez, I., Rondinini, C., van Roomen, M., Siepel H. & Winter, H.V. 2019. Defining and applying the concept of Favourable Reference Values for species and habitats under the EU Birds and Habitats Directives; Technical report. Wageningen Environmental Research, Report 2928. 93. p.
- Boitani, L. 2003. Wolf conservation and recovery. Teoksessa: Mech, L.D. & Boitani, L. (toim.). *Wolves. Behaviour, Ecology and Conservation*. University of Chicago Press. Chicago and London. p. 317–340.
- Bourguignon, D. 2015. The precautionary principle. Definitions, applications and governance. European Parliamentary Research Service. 25 p.
- 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.
- DG Environment. 2017. Reporting under Article 17 of the Habitats Directive: Explanatory notes and guidelines for the period 2013–2018. Brussels. 188 p.
- 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: Soulé, M.E. & Wilcox, B.A. (toim.). *Conservation Biology: An Evolutionary-Ecological Perspective*. Sinauer, Sunderland, USA. p. 135–149
- Gilpin, M.E. & Soulé, M.E. 1986. Minimum Viable Populations: Processes of Species Extinction. Teoksessa: Soulé, M.E. (toim.). *Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity*. Sinauer, Sunderland, USA. p. 19–34.
- Heikkinen, S., Valtonen, M., Härkälä, A., Johansson, H., Harmoinen, J., Helle, I., Mäntyniemi, S. & Kojola, I. 2022a. Susikanta Suomessa maaliskuussa 2022. Luonnonvara- ja biotalouden tutkimus 59/2022. Luonnonvarakeskus. Helsinki. 139 s.
- Heikkinen, S., Kojola, I. & Mäntyniemi, S. 2022b. Karhukanta Suomessa 2021. Luonnonvara- ja biotalouden tutkimus 32/2022. Luonnonvarakeskus. Helsinki. 16 s.
- IUCN 2001. IUCN Red List Categories and Criteria: Version 3.1. IUCN Species Survival Commission. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK. 30. p.
- Kojola, I. 2005. Susikannan tila ja kehitys Suomessa. – Teoksessa: Suomen susikannan hoitosuunnitelma. Maa- ja metsätalousministeriö 11/2005. s. 8–14.
- Kojola, I., Heikkinen, S., Valtonen, M., Helle, I., Härkälä, A. & Mäntyniemi, S. 2021. Susikanta vahvistui edelleen. *Metsästäjä* 4/2021: 40–43.

- 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., Kaartinen, S., Hakala, A. & Voipio, H.-M. 2009. Dispersal behavior and the connectivity between wolf populations in Northern Europe. *Journal of Wildlife Management* 73: 309–313.
- 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.
- Laikre, L., Nilsson, T., Primmer, C R., Ryman, N. & Allendorf, F.W. 2009. Importance of genetics in the interpretation of Favourable Conservation Status. *Conservation Biology* 23: 1378–1381.
- 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.p.
- 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).
- Liukko, U.-M., Henttonen, H., Kauhala, K., Kojola, I., Kyheröinen, E.-M. & Pitkänen, J. 2019. Niissäkkäät. Teoksessa: Hyvärinen, E., Juslén, A., Kemppainen, E., Uddström, A. & Liukko, U.-M. (toim.). 2019. Suomen lajien uhanalaisuus – Punainen kirja 2019. Ympäristöministeriö & Suomen ympäristökeskus. Helsinki. s. 571–576.
- Luke 2018. Itärajan villisika-aidan ekologiset vaikutukset. Selvitys. 21.12.2018. Luonnonvarakeskus. Helsinki. 26 s. Saatavilla [https://valtioneuvosto.fi/documents/1410837/1708293-/Selvitys+villisika-aidan+ekologisista+vaikutuksista+\(Luke\)/afa3aaf4-ad94-e05a-3b09-554f3f4881b5/Selvitys+villisika-aidan+ekologisista+vaikutuksista+\(Luke\).pdf?t=1548-234378000](https://valtioneuvosto.fi/documents/1410837/1708293-/Selvitys+villisika-aidan+ekologisista+vaikutuksista+(Luke)/afa3aaf4-ad94-e05a-3b09-554f3f4881b5/Selvitys+villisika-aidan+ekologisista+vaikutuksista+(Luke).pdf?t=1548-234378000)
- Mills L.S. & Allendorf F.W. 1996. The one migrant per generation rule in conservation and management. *Conservation Biology* 10: 1509–1518.
- MMM 1993. Metsästyslaki 615/1993. Annettu Helsingissä 1.8.1993. Saatavilla <https://www.finlex.fi/fi/laki/ajantasa/1993/19930615>
- MMM 1996. Suomen maasuorpetokannat ja niiden hoito. Suupetotyöryhmän raportti. MMM 6/1996. 41 s.
- Mykrä, S. & Pohja-Mykrä 2015. Back-calculation of large carnivore populations in Finland in 1865–1915. *Annales Zoologici Fennici* 52: 285–300.
- Pérez-Pereira, N., Wang, J., Quesada, H. & Caballero, A. 2022. Prediction of the minimum effective size of a population viable in the long term. *Biodiversity and Conservation*. <https://doi.org/10.1007/s10531-022-02456-z>

- 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.
- Shaffer, M.L. 1981. Minimum population sizes for species conservation. *BioScience* 31: 131–134.
- Soulé, M. E. 1980. Thresholds for survival: maintaining fitness and evolutionary potential. Teoksessa: Soulé, M. E. & Wilcox, B. A. (toim.), *Conservation biology: an evolutionary-ecological perspective*. Sinauer, Sunderland, USA. p. 151–169.
- Soulé, M., Gilpin, M., Conway, W. and Foose, T. 1986. The Millennium Ark: How Long a Voyage, How Many Staterooms, How Many Passangers? *Zoo Biology* 5:101–113
- Suutarinen, J. & Kojola, I. 2017. Poaching regulates legally hunted Finland's wolf population. *Biological Conservation* 215: 11–18.
- SYKE 2021. Luontodirektiivin lajiraportit. https://www.ymparisto.fi/fi-FI/Luonto/Lajit/Luonto_ ja_lintudirektiivien_lajit/Luontodirektiivin_lajiraportit. Suomen ympäristökeskus SYKE 18.8.2021. Viitattu 6.9.2022.
- Vaisfeld, M. A. & Gubar, J. P. 2015. Review of the red fox, wolf, raccoon dog and badger situation in central and northwestern regions of European Russia at the beginning of the twenty-first century. *Zoology and Ecology* 23: 181–193.
- 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 susikan suotuisen suojelutason viitearvojen määrittäminen: väliraportti syyskuu 2021. *Luonnonvara- ja biotalouden tutkimus 66/2021*. Luonnonvarakeskus. Helsinki. 97 s.
- Valtonen, M., Herrero, A., Heikkinen, S. & Holmala, K. 2022. Ilveskanta Suomessa 2022. *Luonnonvara- ja biotalouden tutkimus 62/2022*. Luonnonvarakeskus. Helsinki. 25 s.
- Vila, C., Sundqvist, A.-K., Flagstad, Ø., Seddon, J., Björnerfeldt, S., Kojola, I., Casulli, A., Sand, H., Wabakken & Ellegren, H. 2003: Rescue of a severely bottlenecked wolf (*Canis lupus*) population by a single immigrant. *Proceedings Royal Society London B* 270: 91–97.
- Wabakken, P., Sand, H., Liberg, O. & Bjärvall, A. 2001. The recovery, distribution, and population dynamics of wolves on the Scandinavian peninsula, 1978–1998. *Canadian Journal of Zoology* 79: 710–725.
- Wabakken, P., Svensson, L., Maartmann, E., Nordli, K., Flagstad, Ø. & Åkesson, M. 2022. Bestandsovervakning av ulv vintern 2021–2022. Inventering av varg vintern 2021–2022. Bestandsstatus for store rovdjur i Skandinavia. Bestandsstatus för stora rovdjur i Skandinavien 1–2022. Rovdata og SLU Viltskadecenter. 59 s.
- Waples, R.S. 2010. Spatial-temporal stratifications in natural populations and how they affect understanding and estimation of effective population size. *Molecular Ecology Resources* 10: 785–796.
- Wright, S. 1931. Evolution in Mendelian populations. *Genetics* 16: 97–259.

Åkesson, M., Flagstad, Ø., Aspi, J., Kojola, I., Liberg, O., Wabakken, P. & Sand, H. 2022. Genetic signature of immigrants and their effect on genetic diversity in the recently established Scandinavian wolf population. *Conservation Genetics* 23: 359–373.

Liite A. Demografinen populaatiomallinnus ja viitearvomallinnus

1. Johdanto

Lajin suotuisan suojelutason saavuttaminen edellyttää, että populaatio on pitkällä aikavälillä elinvoimainen sekä sen demografisten että geneettisten ominaisuuksien kannalta katsottuna (ks. raportin luku 2). Demografisia tekijöitä ovat muun muassa syntyvyys, kuolleisuus, ikä- ja sukupuolirakenne ja muuttoliike; nämä vaikuttavat yhdessä populaatiokokoon ja sen muutokseen. Demografian kannalta populaatio on elinvoimainen, jos se ei päädy sukupuuttoon. Demografiseen elinvoimaisuuteen kuuluu myös kyky kestää ympäristöolosuhteiden satunnaisia vaihteluita, kuten poikkeuksellisia säätiloja, ja äkillisiä suuriakin häiriöitä, kuten tautiepidemioita (ns. katastrofitapahtumia).

Demografinen tarkastelu perustui elinvoimaisuusanalyysiin (PVA), jota varten kehitettiin Suomen susikantaa kuvaava populaatiobiologinen malli (ks. myös Heikkinen ym. 2022). Mallin avulla lasketaan ensin demografian kannalta pienin elinvoimainen populaatio (PEP), minkä jälkeen viitearvo voidaan muodostaa tästä arvosta eri tavoin.

Jotta viitearvon asettaminen olisi mahdollisimman läpinäkyvää, Lukessa on kehitetty uusia lähestymistapoja, jotka perustuvat päätöksentekijän riskiasenteeseen. Päätöksentekijä arvioi, kuinka suuren riskin on valmis hyväksymään esimerkiksi sille, että populaatio kävisi alle määritetyn PEP-tason tietyn ajanjakson aikana, jos populaatio rajoitetaan enintään viitearvon suuruisiksi. Erilaiset riskiasenteet johtavat erilaisiin viitearvoihin. Jos populaatio pyritään pitämään viitearvon yläpuolella, todellinen riski on hyväksyttävää riskiä pienempi.

Viitearvotyöstä on julkaistu syksyllä 2021 väliraportti. Väliraportissa esiteltiin populaatiomalli, joka kuvasi Suomen susikannan rakenteen laumoina, pareina ja vaeltavina yksilöinä (Valtonen ym. 2021). Tämän yksityiskohtaisen mallin tekninen laskenta kesti odotettua kauemmin, ja väliraportin julkaisun aikaan mallin tulosten laskenta oli edelleen kesken. Arviointiryhmän kommenttien perusteella mallia jatkokehitettiin. Kehitystyön aikana kuitenkin todettiin, että yksityiskohtaisen mallin tekninen laskenta vei edelleen liian kauan huomioiden viitearvohankkeen aikataulu ja tavoitteet. Näin ollen lähestymistapaa muutettiin kehittämällä alkuperäistä yksinkertaisempi susikantaa kuvaava malli. Tässä raportissa esitetyt tulokset on tuotettu tällä uudella populaatiomallilla, eivätkä väliraportissa olevat esimerkkiluvut ole siten vertailukelpoisia lopuraportin lukuihin.

2. Menetelmät

2.1. Mallinnuksen perusidea

Demografisen populaation elinvoimaisuusanalyysi- eli PVA-mallinnuksen ytimessä on demografisen populaatiomalli eli matemaattinen kuvaus populaatiosta ja sen dynamiikasta (Caughley 1994). Populaatiomallin avulla voidaan ennustaa populaation kohtalo erilaisissa tilanteissa ja skenaarioissa. Pienintä elinvoimaista populaatiokokoa (PEP) määritettäessä populaatiokokoa rajoitetaan tiettyyn maksimiarvoon, minkä jälkeen seurataan, millä todennäköisyydellä populaatio häviää tietyn, ennalta päätetyn ajanjakson kuluessa. Eri rajoitteita kokeilemalla voidaan saada arvioitua esimerkiksi pienin populaatio, jonka voi olettaa säilyvän elossa vähintään 5 prosentin todennäköisyydellä vähintään 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 parametrisarvoihin, 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 populaatiokokoa 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 keinotekoisia rajoitusta niin, että vain vapaana olevien potentiaalisten reviirialueiden määrä vaikuttaa populaatiokokoa rajoittavasti. Maksimaalisena reviirialueiden määränä käytetään elinympäristömallilla (Liite B) saatuja tuloksia. Tällä tavoin mallia voidaan käyttää myös kanto-kykyyn perustuvien viitearvojen määrittämiseen.

2.2. Suomen susikantaa kuvaava populaatiomalli

2.2.1 Mallin rakenne

Populaatiomallissa (ks. myös Heikkinen ym. 2022) Suomen alueella elävä susipopulaatio kuvataan yksilömäärän kautta, jonka perusteella lasketaan myös laumojen ja parien määrä. 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 A1) alkaa alkukevästä, jolloin populaatiokokoa on alhaisimmillaan. Loppukevästä populaation syntyvät uudet pennut, ja kanta kasvaa. Kesän ja alkusyksyn aikana populaatiossa tapahtuu erilaista kuolleisuutta, ja populaatiokokoon vaikuttavat myös vaeltavat yksilöt Suomen ja Venäjän välillä. Myöhäissyksystä seuraavan vuoden kevääseen tapahtuu taas erilaista kuolleisuutta, ja populaatiokokoa lähtee kasvuun vasta uusien pentujen syntymisen myötä.

Koska elinvoimaisuusanalyysissä 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:

- Luonnollinen kuolevuus (ei suoria havaintoja, tieto päivittyy epäsuorasti)
- Kannanhoidollinen metsästys
- Muu tunnettu kuolleisuus: vahinkoperusteiset poikkeusluvut, poliisin päätöksellä lopetetut ja liikenteessä kuolleet
- Tuntematon poistuma populaatiosta: tämä sisältää vaelluksen Venäjälle ja poronhoitoalueelle, laittoman tappamisen ja muut raportoimattomat ihmisen aiheuttamat kuolemat (ei suoria havaintoja, tieto päivittyy epäsuorasti)

Susikannan koosta kertovina havaintoaineistoina käytetään vuotuisten kanta-arvioiden ja riistakolmiolaskentojen tietoja (Taulukko A1). Kanta-arvioiden oletetaan kertovan absoluuttisista laumojen, parien ja pentujen lukumääristä. Riistakolmioaineiston oletetaan kertovan susien kokonaismäärän suhteellisesta vaihtelusta. Venäjän Karjalan susipopulaation vaihtelua kuvaavan indeksin oletetaan kertovan Venäjältä Suomeen vuosittain vaeltavien susien lukumäärän suhteellisesta vaihtelusta (Taulukko A1). Vaihtelun absoluuttinen taso arvioidaan mallin avulla, kun kaikki havaintoaineistot ja ennakkotiedot muista mallin parametreista otetaan huomioon. Mallissa käytetyt havaintoaineistot on esitetty taulukossa A1.

Taulukko A1. Populaatiomallissa käytetyt aineistot.

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	2017–2022	Luke
Riistakolmiot	Susihavaintoja sisältävien kolmioiden osuus	1990–2021	Luke
Susien runsausindeksi (Venäjä)	Susien ylitysjäljet/10 km	1990–2020	K. Tirronen (Karjalan tutkimuskeskus, Petroskoi)
Tunnettu kuolleisuus	Kuolleiden susien tiedot ja tilastoitu kuolleisuus kuolinsyineen	1996–2021	Luke, Ruokavirasto (ent. Evira), Suomen riistakeskus

2.2.3 Mallin tekninen toteutus

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 erilliset simulaatiot päätyvät samaan lopputulokseen, simulaation sanotaan olevan konvergoitunut, ja saatuja parametrien arvoja voidaan pitää teknisesti luotettavina.

Populaatiomalli toteutettiin JAGS-ohjelmistolla (Plummer 2003). Mallia ajettiin kahdella ketjulla eri alkuarvoilla 2000000 iteraatiota, joista joka 2000:s iteraatio tallennettiin päättelyä varten. Konvergoinnin saavuttamista arvioitiin vertaamalla kahden simulaatioketjun simulaatiohistorioita sekä niiden perusteella syntyneitä todennäköisyysjakaumia. Tärkeimpien parametrien simulaatiohistoriat ja tuloksina saadut todennäköisyysjakaumat esitetään liitteessä E. Pienimmän elinvoimaisen populaation ja suotuisan suojelutason viitearvon laskennassa populaation tulevaisuutta simuloitiin 10 000 kertaa.

2.2.4 Mallin arviointi

Mallissa ei ole mahdollista huomioida kaikkia vaikuttavia seikkoja tai vuorovaikutussuhteita, joten malli on aina yksinkertaistus. Mikään malli ei kuvaa todellisuutta täydellisesti, mutta mallin on kuvattava sitä tarpeeksi hyvin, jotta mallinnustuloksiin voidaan luottaa. Kehitettyä populaatiomallia tarkasteltiin kahdella tavalla. Mallin sopivuutta aineistoon tarkasteltiin ns. bayesilaisen p-arvojen avulla. Lisäksi tarkasteltiin sitä, miten hyvin malli pystyy tuottamaan uudestaan vuosina 1990–2021 nähdyn kehityksen Suomen susikannassa.

Bayesilainen p-arvo perustuu havaitun aineiston ja mallin tuottaman tuloksen (eli mallin ennustaman arvon) väliseen eroon. Voidaan siis esimerkiksi tutkia, eroaako mallin tuottama ennuste maaliskuun kokonaisuusilömäärästä tiettyinä vuotena samaisena vuonna havaitusta yksilömäärästä. Tässä työssä bayesilainen p-arvo kuvaa sitä, millä todennäköisyydellä ennuste on havaintoa pienempi. Jotta mallissa ei olisi systemaattista virhettä, tulisi todennäköisyyden havaintoa pienempään tulokseen olla keskimäärin 0,5, jolloin todennäköisyys havaintoa suurempaan tulokseen on myös 0,5. Tällöin malli ei säännönmukaisesti ennusta esimerkiksi yksilömäärää yksilömäärähavaintoa pienemmäksi tai suuremmaksi. P-arvojen avulla tarkasteltiin mallin kykyä ennustaa susikantaa yksi vuosi kerrallaan eteenpäin, alkaen vuodesta 1991.

Bayesilaisten p-arvojen lisäksi tarkasteltiin mallin kykyä toistaa havaittu kannankehitys vuodesta 1990 vuoteen 2021. Tällöin malli ajettiin käyttämällä alkuarvona vuoden 1990 populaatiokokoa ja mallin päivittämiä parametrien posteriorijakaumia.

2.3 Pienimmän elinvoimaisen populaation määrittäminen

Pienin elinvoimainen populaatio (PEP) on pienin populaatiokoko, jolla populaation voidaan olettaa säilyvän elossa tietyllä todennäköisyydellä vähintään tietyn ajanjakson, kun otetaan huomioon demografisiin ja geneettisiin tekijöihin liittyvä satunnaisvaihtelu ja mallin parametreihin liittyvä epävarmuus.

Pienintä elinvoimaista populaatiota tarkastellaan siis aina suhteessa tiettyyn ajanjaksoon. Lisäksi on määriteltävä hyväksytty riski populaation sukupuutolle tämän tarkasteluajanjakson aikana. Voidaan siis esimerkiksi kysyä, mikä on PEP, jos populaation halutaan säilyvän 95 prosentin todennäköisyydellä elossa seuraavat 100 vuotta (eli kääntäen: populaation sukupuutolle hyväksytään 5 prosentin riski 100 vuoden aikana). Määrittelyssä käytetyt arvot ovat vapaasti valittavissa (Shaffer 1981). Päätöksenteossa valittu ja hyväksytty riskitaso ilmentää yhteiskunnan asennetta lajin suojelua kohtaan.

Usein käytettyjä arvoja ovat esimerkiksi populaation säilyminen 90 prosentin todennäköisyydellä 100 vuoden ajan (esim. Brook ym. 2006, IUCN 2001). On myös esitetty, että

tarkastelujakson pitäisi olla pidempi ja häviämistodennäköisyyden pienempi (esimerkiksi 40 sukupolven aikana 1 %, Reed ym. 2003). Tästä asiasta kerrotaan enemmän raportin luvussa 2.4.

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-analyyseissä tehtiin seuraavat oletukset:

- Pienin elinvoimainen populaatio voidaan määritellä analyyseissä kolmella tavalla eli maaliskuun yksilömääränä, laumojen määränä ja reviirien määränä.
- Susipopulaatio määritellään hävinneeksi, jos se ei tuota Suomen alueella yhtään pentuetta kolmeen peräkkäiseen vuoteen.
- Susikannan rajoittaminen tiettyyn kokoon PEP:ta ja viitearvoa määritettäessä oletetaan tapahtuvan täydelliseen tietoon ja kontrolliin perustuen siten, että maaliskuun populaatio voidaan simulaatiossa rajoittaa täsmälleen tutkittavan arvon suuruiseksi. Kyseessä on PVA-analyyseihin liittyvä teoreettinen oletus populaation rajoittamisesta, jonka tarkoitus ei ole kuvata, kuinka todellinen metsästys voisi tapahtua. Mahdollinen todellisen metsästyksen simulointi ei kuulu PVA-analyyseihin, vaan se on tehtävä erikseen siihen tarkoituksen räätälöidyn mallin avulla.

Elinvoimaisuusanalyyseissä otetaan usein huomioon myös yllättävät katastrofit, jotka voivat äkillisesti pienentää populaatiokokoa. On havaittu, että isoilla kasvinsyöjänisäkkäillä tällaiset tilanteet liittyvät usein esimerkiksi kuivuuden tai ankaran talven aiheuttamaan nälkiintymiseen, kun taas petoeläimillä syynä on yleensä tautiepidemia (Young 1994). Suomen susikannassa tällaisia epidemioita ei ole toistaiseksi havaittu. Sama pätee myös Skandinavian susipopulaatioon (Chapron ym. 2012). Tämän takia sekä mahdollisen tautiepidemian frekvenssiä (eli kuinka usein epidemia voisi sattua) että sen vakavuutta (eli millaisia vaikutuksia epidemialla olisi populaatioon) on hyvin vaikea määritellä. Tässä työssä käytimme aiemmin Skandinavian susipopulaatiota koskevissa PVA-analyyseissä käytettyjä arvoja mahdollisille katastrofeille:

- katastrofin frekvenssi on 0,01 (eli se sattuu keskimäärin kerran 100 vuodessa) ja katastrofin sattuessa pentutuotto on sinä vuonna 0 ja yksilöiden vuotuinen kuolleisuus on 25 % (Brufold 2015);
- katastrofin frekvenssi on 0,01 ja katastrofin sattuessa pentutuotto on sinä vuonna 0 ja yksilöiden vuotuinen kuolleisuus on 50 % (Brufold 2015);
- katastrofin frekvenssi on 0,01 ja katastrofin sattuessa pentutuotto on sinä vuonna 0 ja yksilöiden vuotuinen kuolleisuus on 86 % (Nilsson 2004).

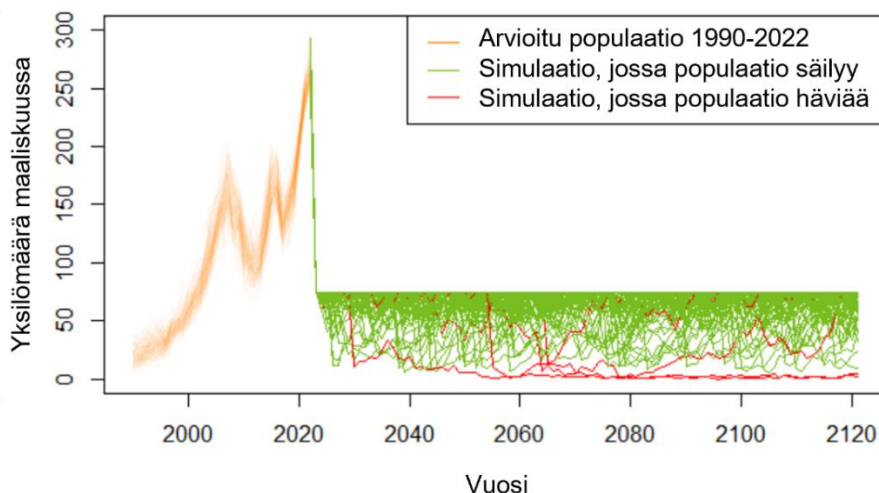
PVA-mallinnuksessa simulaatio etenee seuraavasti:

- Simulaatio alkaa viimeisimmästä (tässä: maaliskuu 2022) kanta-arviosta.
- Luonnollinen kuolevuus, laitton tappaminen ja muu tuntematon kuolleisuus, 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 A2). Jos populaatiokoko kuvataan maaliskuun perhelaumoina, laumojen määrä leikataan täsmälleen tutkittavaan arvoon. Maaliskuun laumoja ja pareja käytettäessä

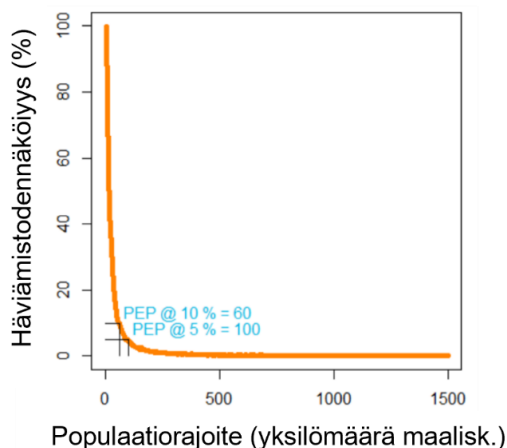
molempien lukumäärää leikataan samassa suhteessa siten, että niiden yhteismäärä asettuu tutkittavaan arvoon.

- Simuloidaan populaation kehitys 250 vuotta eteenpäin.
- Simulaatioista tunnistetaan ajanjakso, jonka jälkeen populaatio on saavuttanut tasapainotilan ja vaihtelee PEP-ehdokkaan alapuolella. Tässä työssä tämä ajanjakso on 50 ensimmäistä vuotta, joten enintään 200 jäljelle jäävää vuotta käytetään alitustodennäköisyyden arvioinnissa.
- Simulaatio toistetaan 10 000 kertaa jokaiselle mahdolliselle PEP-arvolle. Jokaisen toiston kohdalla tutkitaan, täyttyvätkö populaation häviämisen kriteerit tarkastelujakson aikana.
- Häviämistodennäköisyys määritellään niiden simulaatioajojen, joissa populaatio häviää, osuutena kaikista simulaatioista

$$\text{häviämistodennäköisyys} = \frac{\text{Ikm(populaatio häviää)}}{10\,000}$$
- Kun käydään vuorotellen läpi populaatorajoitteet välillä 5–1500 (viiden yksilön välein), tuloksena syntyy käyrä (Kuva A3), joka kuvaa häviämistodennäköisyyden populaatorajoitteen funktiona. Kun PEP-arvon määrittelyssä käytettävä riskitaso on ensin valittu, sitä vastaava PEP-arvo luetaan käyrältä.



Kuva A2. Esimerkki pienin elinvoimainen populaatio (PEP) -simulaatiosta, jolla määritetään todennäköisyys populaatio häviämiseksi, jos populaation ei anneta koskaan kasvaa 75 yksilöä suuremmaksi. Osassa simulaatioista populaatio säilyy hengissä koko tarkasteluajan (vihreät populaatiotrajektorit), osassa populaatio häviää (punaiset populaatiotrajektorit). Lähde: Luonnonvarakeskus.



Kuva A3. Esimerkki pienimmän elinvoimaisen populaation eli PEP-tason määrittämisestä, kun tarkasteluajanjaksoksi on valittu 100 vuotta. Oranssi käyrä kuvaa populaatiomallin avulla laskettua populaation häviämistodennäköisyyttä tietyllä populaatorajoitteella valitun ajanjakson kuluessa. Jos hyväksytty häviämiskäyrä on esimerkiksi 10 %, sitä vastaava PEP on 60. Populaatorajoite on populaatiokokoo, jota suuremmaksi populaation ei anneta simulaatiossa kasvaa. Lähde: Luonnonvarakeskus.

2.4. Demografiseen PEP-arvoon perustuvien viitearvojen laskeminen

Suotuisan suojelutason viitearvolle ei ole annettu tarkkaa määritelmää, mutta sen on oltava suurempi kuin pienin elinvoimainen populaatio (DG Environment 2017). Viitearvo voidaan johdattaa PEP-arvosta esimerkiksi käyttämällä kerrointa, ja Ruotsissa viitearvo muodostettiin kaksinkertaistamalla geneettinen PEP (Liberg ym. 2015).

Tässä hankkeessa Luke kehitti uuden lähestymistavan, joka perustuu päätöksentekijän riskiasenteeseen. Riskiperusteisen viitearvon mallintaminen perustuu samantyyppiseen ajattelutapaan kuin PEP-arvon määrittely. Viitearvoa mallinnettaessa todennäköisyys kuitenkin lasketaan populaation häviämisen sijasta sille, että tarkastelujakson aikana populaatio alittaa valitun PEP-arvon.

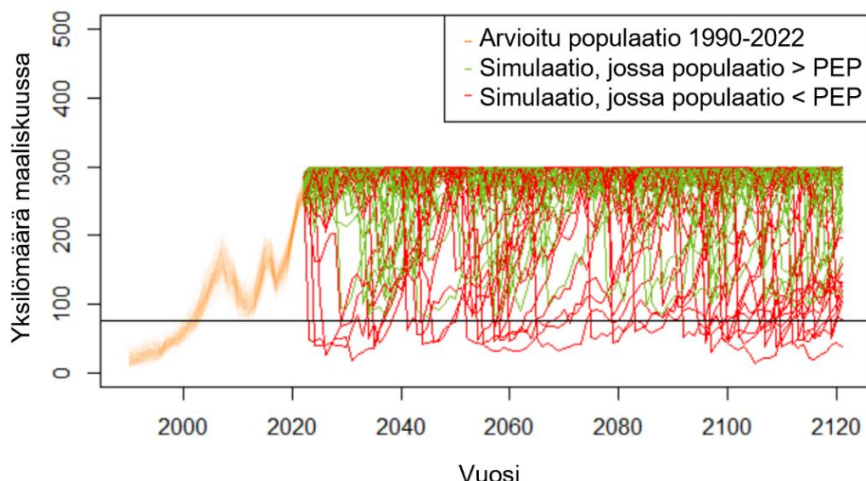
Väliraportissa esiteltiin riskiperusteiselle viitearvolle lähestymistapa, jossa todennäköisyys laskettiin sille, että rajoitettaessa populaatio tietyllä PEP:n ylittävälle tasolle (viitearvoehdokas) populaatio pienenee alle PEP-tason yhden tai useamman kerran valitun tarkastelujakson (esim. 100 vuotta) aikana (Valtonen ym. 2021). On myös mahdollista laskea vuosittainen todennäköisyys populaation pienenemiselle alle PEP-tason valitun tarkastelujakson aikana; käytännössä tämä voidaan ajatella niiden vuosien odotettuna osuutena kaikista tulevista vuosista, jolloin populaatiokokoo on alle PEP-tason.

Viitearvoa laskettaessa simulaatio etenee seuraavasti:

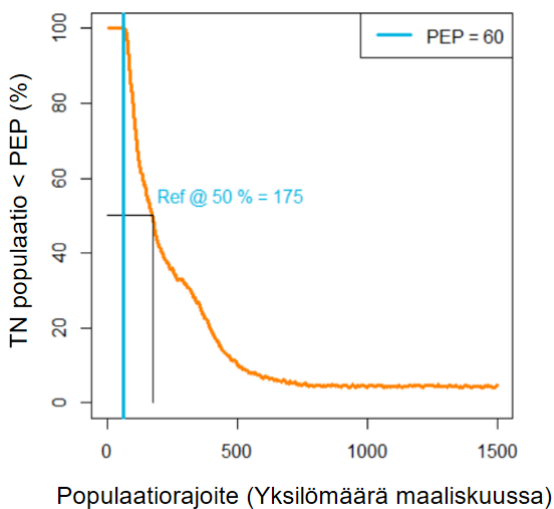
- Simulaatio alkaa viimeisimmästä (tässä: maaliskuu 2022) kanta-arviosta.
- Luonnollinen kuolevuus, laitton tappaminen ja muu tuntematon kuolleisuus, liikennekuolevuus, vahinkoperusteiset poistot ja poliisin tekemät poistot oletetaan tapahtuviksi samalla todennäköisyydellä kuin 1990–2021. Kannanhoidollista 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

A4). Jos populaatiokoko 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.

- Simuloidaan populaation kehitys 250 vuotta eteenpäin.
- Simulaatioista tunnistetaan ajanjakso, jonka jälkeen populaatio on saavuttanut tasapainotilan ja vaihtelee viitearvoehdokkaan alapuolella. Tässä työssä tämä ajanjakso on 50 ensimmäistä vuotta, joten enintään 200 jäljelle jäävää vuotta käytetään alitustodennäköisyyden arvioinnissa.
- Simulaatio toistetaan 10 000 kertaa jokaiselle mahdolliselle viitearvolle. Näistä voidaan laskea alitustodennäköisyys eri tavoin.
- Esimerkiksi PEP-arvon alitustodennäköisyys voidaan määritellä niiden simulaatioajojen, joissa populaatio käy kerran tai useammin PEP-arvon alapuolella, osuutena kaikista simulaatioista. Tällöin jokaisen 10 000 toiston kohdalla tutkitaan, käykö populaatio PEP-arvon alapuolella, ja alitustodennäköisyys on:
$$\text{TN}(\text{populaatio käy vähintään kerran PEP-tason alla}) = \frac{\text{Ikm}(\text{populaatio alittaa PEP-arvon})}{10\,000}$$
- Alitustodennäköisyys voidaan laskea myös vuosikohtaisesti. Tällöin laskenta-ajalta valitaan yksi vuosi, jonka osalta lasketaan, kuinka monessa simulaatioajossa PEP-tason alitus on tapahtunut. On huomattava, että tässä vaihtoehdossa jokaisella simulaatiovuodella on itse asiassa sama PEP-tason alitustodennäköisyys sen jälkeen, kun populaation kehitys on tasoittunut eli populaatio on saavuttanut joko viitearvokokelaan tai kantokyvyn tason ja alkanut heilahdella tämän ympärillä. Tarkasteluvuodeksi voidaan valita siis mikä tahansa vuosi. Tässä työssä 100:s vuosi edustaa mitä tahansa tulevaa vuotta. Vuosittainen PEP-arvon alitustodennäköisyys voidaan ymmärtää myös niiden tulevien vuosien odotettuna osuutena, jolloin populaatio on pienempi kuin PEP.
- Kun käydään vuorotellen läpi populaatorajoitteet välillä 5–1500 (viiden yksilön välein), tuloksena syntyy käyrä, joka kuvaa PEP:n alitustodennäköisyyden populaatorajoitteen funktiona (Kuva A5). Kun viitearvon määrittelyssä käytettävä riskitaso on ensin valittu, sitä vastaava viitearvo luetaan käyrältä.



Kuva A4. Esimerkki riskiperusteisen viitearvon määrittämisessä tarvittavasta simulaatiosta. Kuvan simulaatiossa määritetään todennäköisyys, että populaatio alittaisi PEP-tason (esimerkissä PEP = 75) vähintään kerran siinä tapauksessa, että populaatiota ei koskaan päästettäisi kasvamaan suuremmaksi kuin 300. Osassa simulaatioista populaatio ei alita PEP-arvoa (vihreät populaatiotrajektorit), osassa populaatio alittaa PEP-arvon (punaiset populaatiotrajektorit). PEP = pienin elinvoimainen populaatio. Lähde: Luonnonvarakeskus.



Kuva A5. Esimerkki viitearvon ja hyväksytyt riskitaso välisestä yhteydestä ja viitearvon määrittämisestä valitulla ajanjaksolla, kun PEP = 60. Käyrä kuvaa todennäköisyyden alittaa PEP kerran tai useammin valitun ajanjakson aikana (100 vuotta), kun populaatio on rajoitettu tietylle tasolle (populaatorajoite). Jos hyväksyttävä riskitaso on esimerkiksi 50 %, sitä vastaava viitearvo on 175 yksilöä. PEP = pienin elinvoimainen populaatio. Lähde: Luonnonvarakeskus.

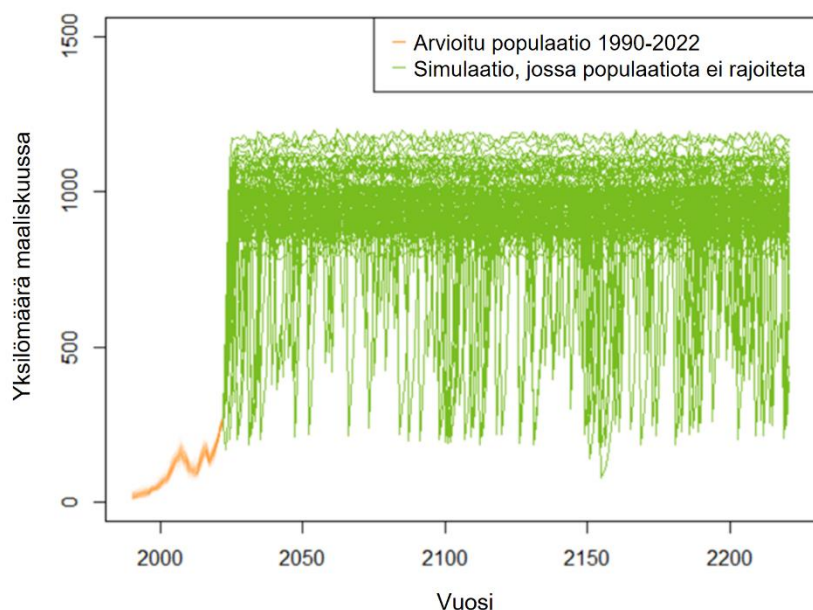
2.5 Elinympäristön kantokyvyn ja siihen perustuvan viitearvon mallintaminen

Kantokyky on teoreettinen taso, jonka ympärillä populaation ajatellaan vaihtelevan pitkällä aikavälillä, jos populaation annettaisiin kasvaa rajoituksetta ilman ihmisen aiheuttamaa kuolleisuutta. Ruotsissa ehdotettiin, että viitearvo voisi olla puolet kantokyvystä (Liberg ym. 2015). Tässä työssä elinympäristön kantokyky Suomen poronhoitoalueen ulkopuoliselle susikannalle määritettiin populaatiomallin avulla olettamalla, että ainoa kuolleisuustekijä on luonnollinen

kuolleisuus ja populaation kasvua rajoittaa mahdollisten reviirien määrä, joka arviotiin erillisellä elinympäristömallinnuksella (ks. Liite B).

Populaation kantokyky arvioidaan populaatiomallin avulla seuraavasti (Kuva A6):

- Simulaatio alkaa viimeisimmästä kanta-arviosta.
- Oletetaan, että populaatiossa ilmenee vain luonnollista kuolleisuutta.
- Simuloidaan populaation kehitys 250 vuotta eteenpäin.
- Toistetaan simulaatio 10000 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 puolitetaan.



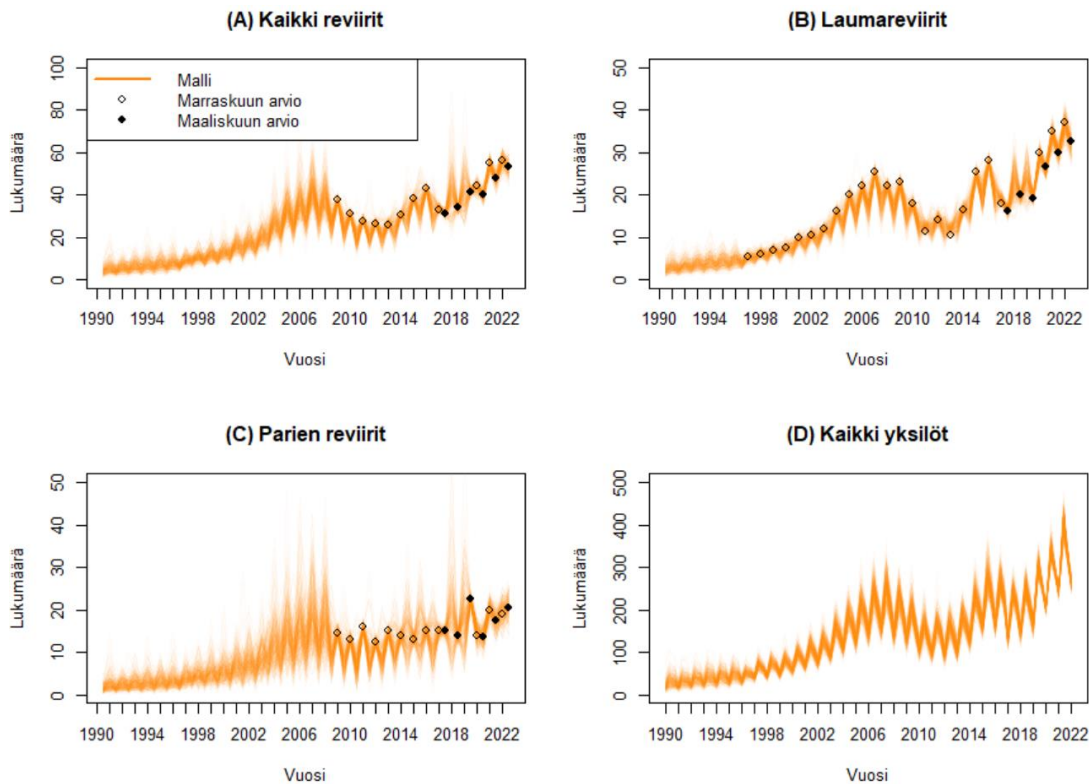
Kuva A6. Esimerkki Suomen susikannan elinympäristön kantokykysimulaatiosta. Lähde: Luonnonvarakeskus.

3. Tulokset

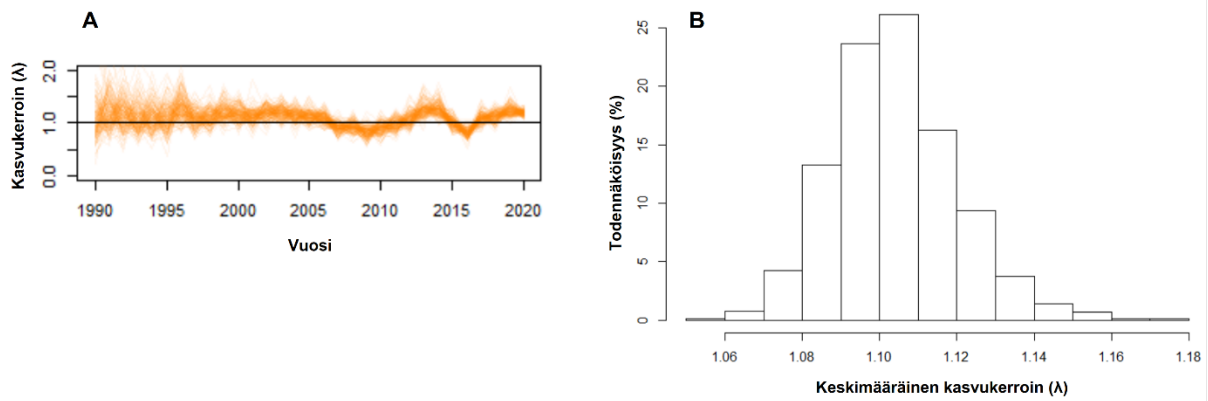
Seuraavassa tarkastellaan ensin populaatiomallin antamia tuloksia ja arvioimme mallin toimivuutta. Tämän jälkeen käsitellään esimerkkituloksia pienimmän elinvoimaisen populaation ja suotuisan suojelutason viitearvon osalta.

3.1 Populaatiodynamiikka

Mallin tulosten mukaan Suomen susikannan koko on ollut kasvussa 1990-luvulta lähtien, joskin välillä kanta on hetkellisesti kääntynyt selkeään laskuun (Kuva A7). Tämä näkyy myös populaation vuotuisessa kasvukertoimessa (Kuva A8).

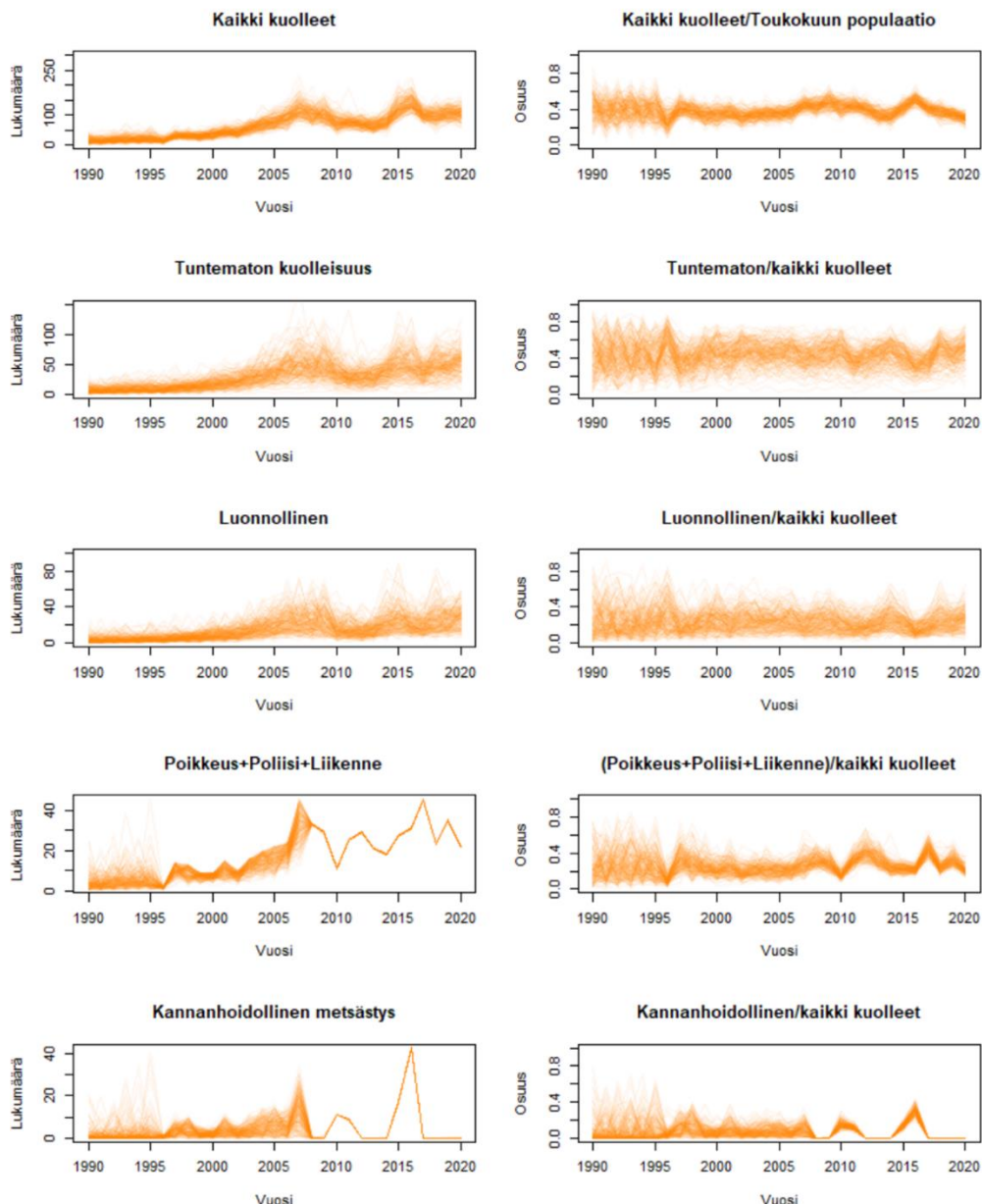


Kuva A7. Kokonaan Suomen puolella sijaitsevien (A) susireviirien, (B) laumojen, (C) parien ja (D) susien kokonaismäärän kehitys vuosina 1990–2022. Susikannan vaihtelua kunkin vuoden sisällä kuvataan esittämällä arviot maaliskuun, toukokuun ja marraskuun susikannasta. Kuva perustuu liitteen luvussa 2.2. esitettyyn populaatiomalliin. Pisteet kuvaavat vuosittaisia kanta-arvioita (valkoinen: marraskuu, musta: maaliskuu). Lähde: Luonnonvarakeskus.



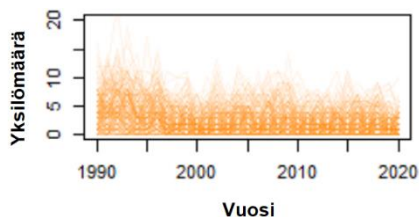
Kuva A8. A. Susikannan kasvukerroin (λ) vuosina 1990–2022. Tummempi värisävy kuvaa suurempaa todennäköisyyttä. B. Susikannan keskimääräinen kasvukerroin. Lähde: Luonnonvarakeskus.

Malli tuottaa arvion myös absoluuttisista ja suhteellisista kuolevuuksista eri kuolleisuustekijöiden osalta (Kuva A9). Mallin perusteella luonnollisen kuolevuuden suhteellinen osuus on vaihdellut jonkin verran vuosina 1990–2021, ja tämä pätee myös tuntemattomaan poistumaan, joskin epävarmuus on molemmilla tekijöillä suurta (Kuva A9). Tuntematon poistuma pitää sisällään sekä tarkastelualueelta pois vaeltaneet yksilöt että yksilöt, jotka ovat kuolleet joko laittoman tappamisen seurauksena tai muun ihmistoiminnan takia, mutta joiden kuolemia ei ole tilastoitu. Näiden tekijöiden suhteellisia osuuksia ei ole mahdollista nykyisen mallin avulla erottaa toisistaan. Muiden kuolevuuksien eli kannanhoidollisen metsästyksen ja muun tunnetun kuolleisuuden (vahinkoperusteiset poikkeusluvut, poliisin päätöksellä lopetetut ja liikenteessä kuolleet sudet) suhteelliset osuudet ovat vaihdelleet vuosien aikana selvästi. Näillä tekijöillä epävarmuus on edellisiä tekijöitä pienempää tarkastelujakson alkupuolella ja loppupuolella epävarmuutta ei ole, koska oletus on, että kaikki näihin kuolleisuusluokkiin (kannanhoidollisen metsästyksen ja muu tunnettu kuolleisuus) kuuluvat kuolleet on raportoitu asianmukaisesti.



Kuva A9. Populaatiomallin tuottamat arviot eri syistä kuolleiden susien absoluuttisista lukumääristä (vasen sarake) ja suhteellisista osuuksista (oikea sarake) vuosina 1990–2020. Eniten epävarmuutta liittyy luonnollisen kuolevuuden ja tuntemattoman poistuman arvioihin, sillä näistä tekijöistä on saatavilla vähemmän havaintoaineistoa kuin muista tekijöistä. Tummempi värisävy kuvaa suurempaa todennäköisyyttä. Lähde: Luonnonvarakeskus.

Demografiaan perustuvan mallin tulosten perusteella Suomeen siirtyy Venäjältä muutamasta yksilöstä alle kymmeneen yksilöä vuosittain (Kuva A10). On huomattava, että nämä yksilöt eivät välttämättä tosiasiansa onnistu lisääntymään populaatiossa tuottaen jälkeläisiä ja siten vahvista Suomen susikannan geneettistä monimuotoisuutta (ks. Liite C).



Kuva A10. Populaatiomallin avulla arvioitu vuosittainen Venäjältä Suomeen vaeltaneiden nuorten susien määrä. Tummempi värisävy kuvaa suurempaa todennäköisyyttä. Lähde: Luonnonvarakeskus.

3.2 Mallin arviointi

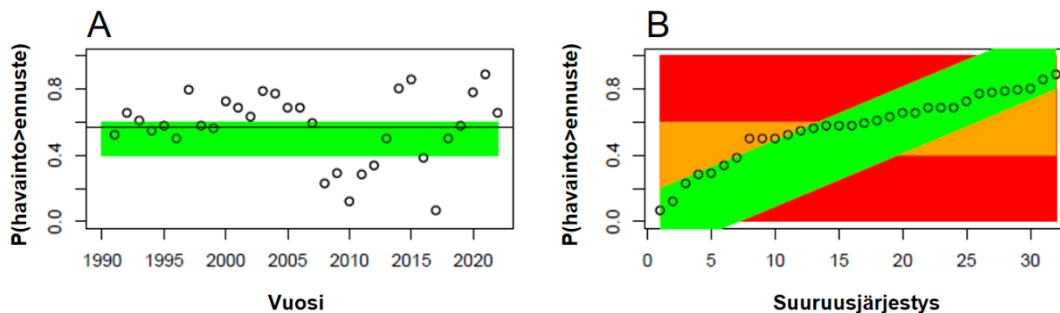
Malli näyttää toimivan laskentateknisesti hyvin, ja mallin kaikki parametrit ovat konvergoituneet (eli eri alkuarvoista lähteneet simuloinnit ovat päätyneet samaan ratkaisuun). Tämä on nähtävissä kuvista liitteessä E, joissa erilliset simulaatioketjut asettuvat laskennan edetessä päällekkäin. Kuvista nähdään myös, miten käytetty aineisto (Taulukko A1) päivittää parametrien priorijakaumat posteriorijakaumiksi. Odotusten mukaisesti ero jakaumien välillä ei ole kovinkaan suuri niissä parametreissa, joissa on käytetty ns. informatiivista prioria muuhun tutkimustietoon perustuen. Parametreissa, joiden osalta ennakkotietoa on vähemmän ja valittu priorijakauma näin leveämpi, päivittymistä on tapahtunut hieman enemmän, riippuen parametristä.

Mallin toimivuutta arvioitiin myös tarkastelemalla 1) sen tuottamien tulosten ja aineiston välistä eroa (bayesilaiset p-arvot) ja 2) sen kykyä toistaa Suomen susikannan kehitys vuosien 1990–2021 aikana.

Kuvassa A11 esitetään esimerkki bayesilaisista p-arvoista maaliskuun yksilömääriä tarkasteltaessa. Kuva A11 A näyttää p-arvot aikasarjana, josta nähdään, että p-arvojen keskiarvo (musta viiva) on korkeampi kuin optimaalinen arvo 0,5, mutta se asettuu vielä välille 0,4–0,6 (vihreä alue), mikä kuvaa mallin hyvää sopivuutta aineistoon. Maaliskuun yksilömäärille malli arvioi keskimäärin hieman havaintoja pienemmän arvon, mutta vaihtelu on suurta vuosien välillä, ja tarkastelujakson loppupuolella mallilla on taipumus arvioida kannankoko havaintoja suuremmaksi.

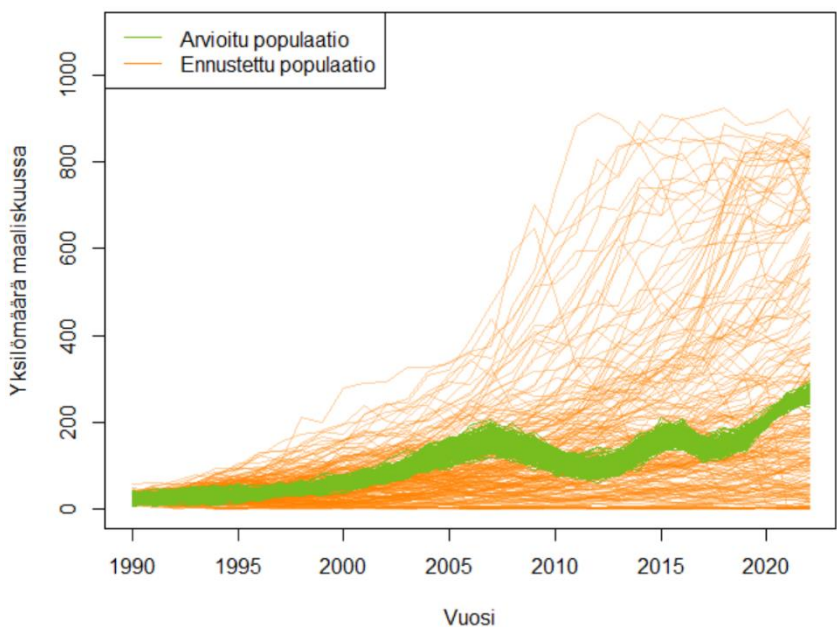
Kuvassa A11B esitetään samat bayesilaiset p-arvot järjestettynä pienimmästä suurimpaan. Ideaalitapauksessa p-arvot muodostavat suurin piirtein suoran linjan vasemmasta alakulmasta oikeaan yläkulmaan (vihreä alue). Tällöin havaitut arvot sijoittuvat ennusteeseen verrattuna juuri mallin mukaisesti, eli eniten osumia tulee ennustejakauman keskivaiheille ja vähemmän ääripäihin. Jos p-arvojen muodostama käyrä osuu myös oranssille alueelle, ennustejakauma on ollut havaintoihin nähden liian leveä, eli havaintoja osuu lähinnä vain jakauman keskelle, mutta ei ääripäihin ennusteen mukaisella todennäköisyydellä. Tämä ei kuitenkaan automaattisesti kerro mallin huonosta sopivuudesta aineistoon. Tyypillisesti syynä on havaintojen vähäinen määrä, jolloin ennusteeseen on jäänyt paljon epävarmuutta. Mikäli p-arvoissa on mukana paljon nollan ja/tai ykkösen lähellä olevia lukuja, käyrät kääntyvät osumaan ainakin osittain punaiselle alueelle. Tämä tarkoittaa, että malli ei ole rakenteeltaan tarpeeksi joustava pystyäkseen ennustamaan havaintoja.

Kaikkien tutkittavien muuttujien osalta p-arvot osuvat joko vihreälle tai vihreälle ja oranssille alueelle. Tästä voidaan päätellä mallin toimivan hyvin yhden vuoden mittaisia ennusteita laadittaessa.



Kuva A11. A. Mallin arvioinnissa käytetyt bayesilaiset p-arvot (ympyrät) maaliskuun kokonaisyksilömäärille vuosille 1990–2021. Musta viiva = p-arvojen keskiarvo; vihreä alue = keskiarvon osuessa tälle alueelle malli sopii aineistoon hyvin. B. Bayesilaiset p-arvot suuruusjärjestyksessä. Kuvat bayesilaisista p-arvoista muille mallin muuttujille on esitetty liitteessä E. Lähde: Luonnonvarakeskus.

Kuvassa A12 esitetään mallilla tuotettu populaatiokehitys koko aikasarjalle 1990–2021. Kuvassa jokainen oranssi viiva kuvaa yhtä mahdollista kehityskulkua tälle aikavälille. Arvio toteutuneesta kannankehityksestä on kuvattu vihreällä. Kuvasta havaitaan, että malli voi tuottaa 30 vuoden aikana myös hyvin suuria tai pieniä yksilömääriä, mutta nämä kehityskulut ovat mallin mukaan varsin epätodennäköisiä. Suurin todennäköisyys on kehityskuluilla, jotka vastaavat arvioitua populaation kehityskulkua. Tulos osoittaa mallin sopivan aineistoon hyvin. Toisaalta myös populaation parametreihin liittyvä epävarmuus ja populaation suuri satunnaisvaihtelu tulevat näkyviin 30 vuoden ennusteissa. Samoilla syntyvyys- ja kuolevuusparametreilla populaatio olisi pienellä todennäköisyydellä voinut kasvaa kantokykyynsä saakka tai toisaalta myös hävitä kokonaan. Yhteenvetona mallin voidaan todeta sopivan aineistoon hyvin.

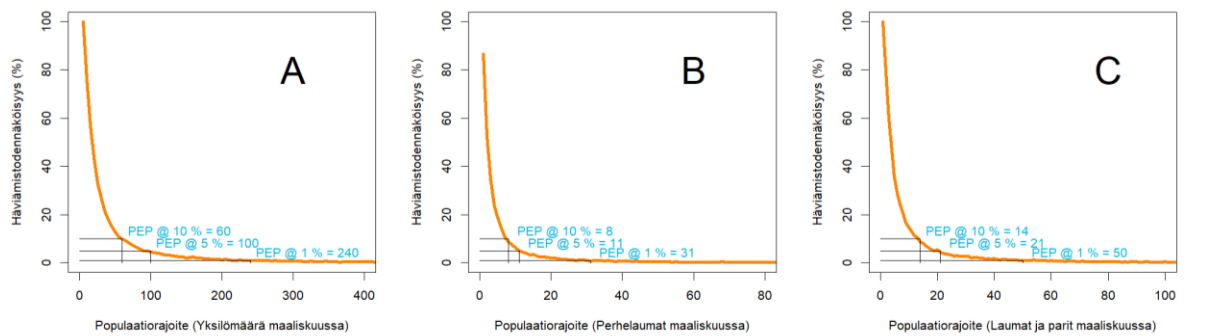


Kuva A12. Mallin tuottama kannankehitys vuosille 1990–2021 (oranssit viivat) verrattuna toteutuneeseen kannan kehitykseen (vihreä alue). Jokainen oranssi viiva kuvaa yhtä mahdollista kannankehitystä. Tummempi värisävy kuvaa suurempaa todennäköisyyttä. Lähde: Luonnonvarakeskus.

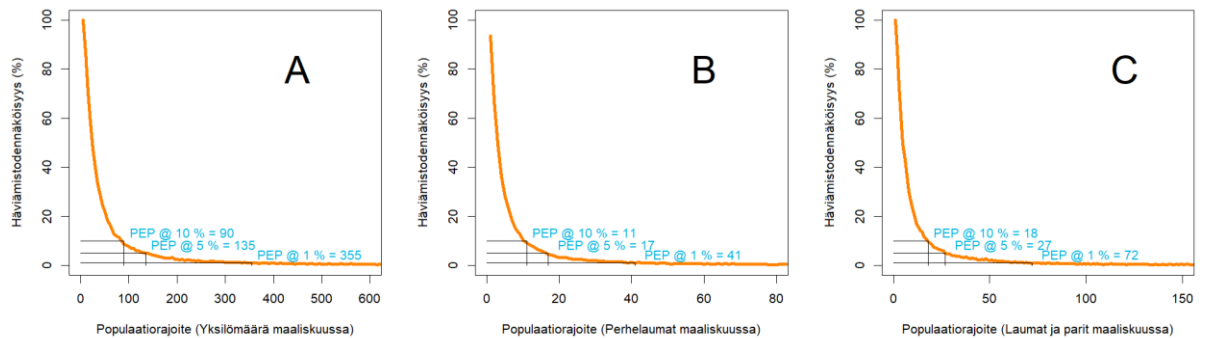
3.3 Pienin elinvoimainen populaatio

Pienimmän elinvoimaisen populaation määrittäminen edellyttää työkalun käyttäjältä valintaa kahdesta asiasta: miten pitkää ajanjaksoa halutaan tarkastella ja miten suuri populaation häviämiskäsite tälle ajanjaksolle hyväksytään. Kuvissa A13 ja A14 esitetään esimerkit PEP-arvoille, kun tarkasteluajaksi on valittu 100 ja 200 vuotta. PEP-tasoa voidaan tarkastella niin kokonaisyksilömääränä, perhelaumojen tai reviirien (parit ja perhelaumat) määränä.

Kuvista voidaan lukea häviämiskäsite jokaiselle populaatiorajotteelle ja vastaavasti tiettyä häviämiskäsitettä vastaava populaatiorajoite. Kuviin on merkitty PEP kolmelle häviämiskäsitetasolle (1 %, 5 % ja 10 %), mutta kuvista voidaan lukea PEP myös muille riskitasoille. Kuvista nähdään, miten PEP kasvaa, kun populaation häviämiskäsitteelle hyväksytty riskitaso pienenee. PEP kasvaa myös, kun tarkasteluajanjakso pitenee.



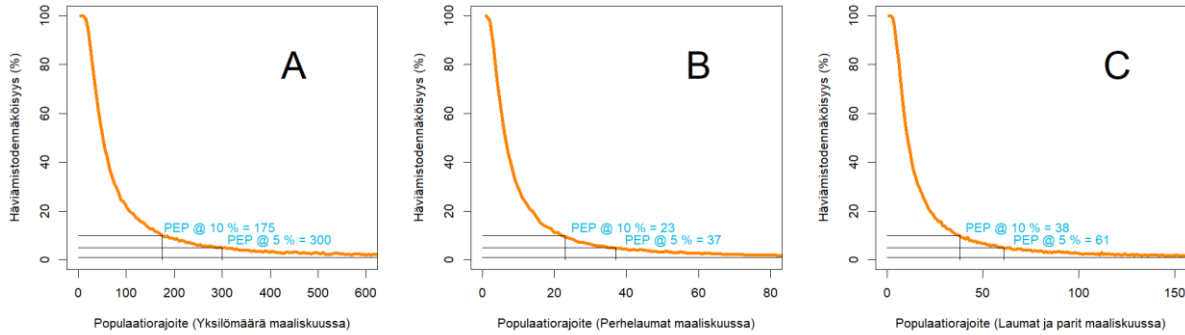
Kuva A13. Pienin elinvoimainen populaatio (PEP), kun populaatiokoko on määritetty maaliskuun A. kokonaisyksilömääränä, B. perhelaumoina ja C. reviirien määränä ja tulomuuton Venäjältä oletetaan säilyvän samalla tasolla kuin edellisten 10 vuoden aikana. Tarkastelu-aika on 100 vuotta. Kuvaan on merkitty PEP kolmella eri häviämiskäsitteellä (1 %, 5 % ja 10 %). Populaatiorajoite = populaatiokoko, jota suuremmaksi populaation ei anneta simulatiossa kasvaa. Lähde: Luonnonvarakeskus.



Kuva A14. Pienin elinvoimainen populaatio (PEP), kun populaatiokoko on määritetty maaliskuun A. kokonaisyksilömääränä, B. perhelaumoina ja C. reviirien määränä ja tulomuuton Venäjältä oletetaan säilyvän samalla tasolla kuin edellisten 10 vuoden aikana. Tarkastelu-aika on 200 vuotta. Kuvaan on merkitty PEP kolmella eri häviämiskäsitteellä (1 %, 5 % ja 10 %). Populaatiorajoite = populaatiokoko, jota suuremmaksi populaation ei anneta simulatiossa kasvaa. Lähde: Luonnonvarakeskus.

Direktiivin tulokinnasta riippuu, missä määrin Suomi voi tukeutua susikannan suotuisan suojelutason saavuttamisessa EU:n ulkopuolisten maiden susikantoihin. Lisäksi koska esimerkiksi

Venäjä ei ole EU:n jäsenvaltio, sen susikannan säätelyyn ei vaikuta EU:n jäsenmaita velvoittava suotuisan suojelun tavoite. Muun muassa jälkihavainnoista ja geneettisestä aineistosta pystytään osoittamaan, että Suomeen vaeltaa yksilöitä Venäjältä. Vaeltajien määrä on kuitenkin riippuvainen Venäjän Karjalassa olevan susikannan suuruudesta ja sen jälkeläistuotosta. Tämän takia mallilla arvioitiin myös tilannetta, jossa susien tulomuuttoa Venäjältä ei tapahtuisi lainkaan (Kuva A15). Tämä vaikuttaa PEP-tasoihin huomattavasti, eli PEP lähes kolminkertaistuu ilman tulomuuttoa verrattuna tilanteeseen, jossa tulomuuton oletetaan pysyvän samalla tasolla kuin viimeiset 10 vuotta.



Kuva A15. Pienin elinvoimainen populaatio PEP, kun populaatiokoko on määritetty maaliskuun A. kokonaisyksilömääränä, B. perhelaumoina ja C. reviirien määränä ja tulomuuton Venäjältä oletetaan lakkaavan. Tarkasteluaika on 100 vuotta. Kuvaan on merkitty PEP kahdella eri häviämistodennäköisyydellä (5 % ja 10 %). Tässä tapauksessa häviämiskäsi on aina > 1 %. Populaatorajoite = populaatiokoko, jota suuremmaksi populaation ei anneta simulaatiossa kasvaa. Lähde: Luonnonvarakeskus.

3.4. Demografiset viitearvot

Kun pienin elinvoimainen populaatio on määritetty, suotuisan suojelutason viitearvo voidaan johtaa tästä usealla eri tavalla. Esimerkiksi Ruotsissa susikannan genetiikkaan perustuva PEP päädyttiin kaksinkertaistamaan (Liberg ym. 2015). Tässä hankkeessa kehitettiin viitearvon asettamiseksi menetelmiä, jotka perustuvat päätöksentekijän hyväksymälle riskille esimerkiksi sille, että populaatio painuu alle PEP-arvon tarkastelujakson aikana. Viitearvon lähtökohtana voidaan mahdollisesti käyttää myös kantokykyä, kuten Ruotsissa ehdotettiin (Liberg ym. 2015).

3.4.1. Viitearvo = kerroin x PEP

Taulukoissa A2 ja A3 esitetään esimerkkejä viitearvoista, kun viitearvo määritetään kertomalla PEP jollakin tietyllä lukuarvolla eli kertoimella ja tulomuuton Venäjältä oletetaan joko pysyvän samalla tasolla kuin viimeisten 10 vuoden aikana (Taulukko A2) tai kun tulomuuton Venäjältä oletetaan lakkaavan (Taulukko A3).

Taulukko A2. Esimerkkejä viitearvosta Suomen susipopulaatiolle, kun viitearvo on määritetty kertoimen avulla ja tulomuuton Venäjältä oletetaan säilyvän samalla tasolla kuin viimeisten 10 vuoden aikana. Häviämiskäsi = hyväksytty populaation häviämistodennäköisyys tarkastelujakson aikana. PEP = pienin elinvoimainen populaatio. Lähde: Luonnonvarakeskus.

Skenaario	Häviämiskäsi	PEP	Viitearvo: 1,5 x PEP	Viitearvo: 2 x PEP
Tarkastelujakso: 100 v. Tulomuutto: Kyllä Maaliskuun yksilömäärä	10 % 5 % 1 %	60 100 240	90 150 360	120 200 480
Tarkastelujakso: 100 v. Tulomuutto: Kyllä Maaliskuun laumat	10 % 5 % 1 %	8 11 31	12 17 47	16 22 62
Tarkastelujakso: 100 v. Tulomuutto: Kyllä Maaliskuun reviirit (parit + laumat)	10 % 5 % 1 %	14 21 50	21 32 75	28 42 100
Tarkastelujakso: 200 v. Tulomuutto: Kyllä Maaliskuun yksilömäärä	10 % 5 % 1 %	90 135 355	135 203 533	180 270 710
Tarkastelujakso: 200 v. Tulomuutto: Kyllä Maaliskuun laumat	10 % 5 % 1 %	11 17 41	17 26 62	22 34 82
Tarkastelujakso: 200 v. Tulomuutto: Kyllä Maaliskuun reviirit (parit + laumat)	10 % 5 % 1 %	18 27 72	27 41 108	36 54 144

Taulukko A3. Esimerkkejä viitearvosta Suomen susipopulaatiolle, kun viitearvo on määritetty kertoimen avulla ja tulomuuton Venäjältä oletetaan lakkaavan. Häviämiskäsi = hyväksytty populaation häviämistodennäköisyys tarkastelujakson aikana. PEP = pienin elinvoimainen populaatio. Lähde: Luonnonvarakeskus.

Skenaario	Häviämiskäsi	PEP	Viitearvo: 1,5 x PEP	Viitearvo: 2 x PEP
Tarkastelujakso: 100 v. Tulomuutto: Ei Maaliskuun yksilömäärä	10 % 5 % 1 %	175 300 >1500	263 450 >2250	350 600 >3000
Tarkastelujakso: 100 v. Tulomuutto: Ei Maaliskuun laumat	10 % 5 % 1 %	23 37 >300	35 56 > 450	46 74 > 600
Tarkastelujakso: 100 v. Tulomuutto: Ei Maaliskuun reviirit (parit + laumat)	10 % 5 % 1 %	38 61 >300	57 92 > 450	76 122 > 600

3.4.2. Riskiperusteinen viitearvo

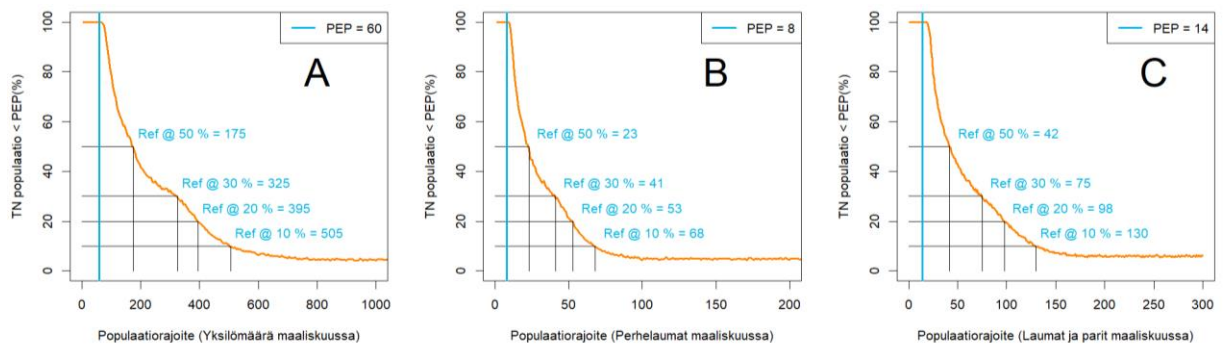
Luontodirektiivin tulkintaohjeen mukaan viitearvon on oltava suurempi kuin pienin elinvoimainen populaatio (DG Environment 2017), mutta tarkemmin ei ole määritelty, kuinka paljon PEP-tasoa suurempi viitearvon tulisi olla. Luke kehitti tähän uusia määrittelytapoja, jotka perustuvat päätöksentekijän riskiasenteeseen. Myös tässä lähestymistavassa viitearvo voidaan asettaa eri tavoin. Seuraavassa esitetään esimerkkituloksia kahdelle erilaiselle riskiperusteiselle viitearvolaskennalle.

PEP-taso alitetaan kerran tai useammin tarkasteluajajakson aikana

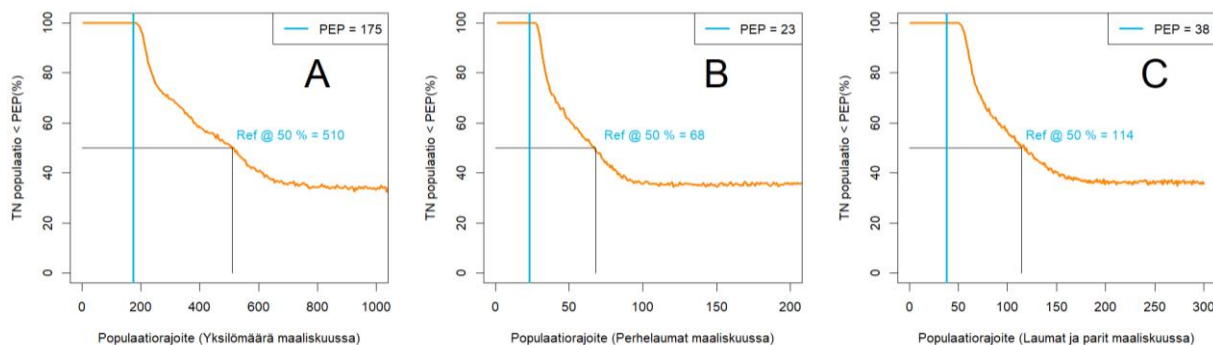
Tässä vaihtoehdossa päätöksentekijä arvioi, kuinka suuren riskin hän on valmis hyväksymään sille, että populaatio käy kerran tai useammin alle määritetyn PEP-tason tarkasteluajanjakson aikana, jos populaatio rajoitetaan enintään viitearvon suuruiseksi. Erilaiset riskiasenteet johtavat erilaisiin viitearvoihin.

Viitearvon määrittämisen lähtökohtana on PEP. Tämän jälkeen tehdään valinta, miten suuri todennäköisyys PEP:n alittamiselle tarkasteluajan kuluessa hyväksytään (esimerkiksi 10 % tai 20 %). Populaation suotuisan suojelutason viitearvoksi määrittyy se populaatiokoko, jolla todennäköisyys PEP-tason alittamiselle pysyy valitulla riskitasolla. Mitä suurempi riski voidaan hyväksyä, sitä lähempänä viitearvo on PEP-tasoa ja päinvastoin.

Kuvassa A16 on esitetty viitearvokäyrät, kun PEP on määritetty käyttämällä tarkasteluajanjaksona 100 vuotta ja valittu hyväksytty häviämiskäyrä populaatiolle tälle ajalle on 10 %. Näitä vastaavat PEP-tasot (ks. Kuva 14A) ovat 60 (maaliskuun yksilömäärä), 8 (maaliskuun perhelaumat) ja 14 (maaliskuun reviiirit). Kun hyväksytty PEP-tason alitusriski (eli todennäköisyys, että populaatio tippuu kerran tai useammin laskentajakson aikana pienemmäksi kuin PEP) on esimerkiksi 20 %, viitearvoksi muodostuu 395 (maaliskuun yksilömäärä), 53 (maaliskuun perhelaumat) ja 98 (maaliskuun reviiirit). Kun PEP on määritetty olettamalla tulomuutto Venäjältä nolaksi (ks. Kuva A15), PEP-tasot ovat noin kolminkertaiset eli 175 (maaliskuun yksilömäärä), 23 (maaliskuun perhelaumat) ja 38 (maaliskuun reviiirit). Tällöin huomataan, että PEP-tason alitusriski ei laske millään populaatorajoitteella juurikaan alle 40 %:n. Esimerkkejä muita PEP-tasoja ja alitusriskejä vastaavista viitearvoista on esitetty taulukossa A4.



Kuva A16. Viitearvokäyrä A. maaliskuun kokonaisyksilömäärälle, B. perhelaumoille ja C. reviirien määrälle, kun laskentaperusteena on populaation käyminen kerran tai useammin alle määritetyn PEP-tason tarkasteluajanjakson aikana. Tarkasteluajanjaksona 100 vuotta, tulomuuton Venäjältä oletetaan säilyvän samalla tasolla kuin edellisten 10 vuoden aikana ja valittu hyväksytty häviämiskäyrä populaatiolle tälle ajalle on 10 %. PEP = pienin elinvoimainen populaatio. Ref = viitearvo. Lähde: Luonnonvarakeskus.



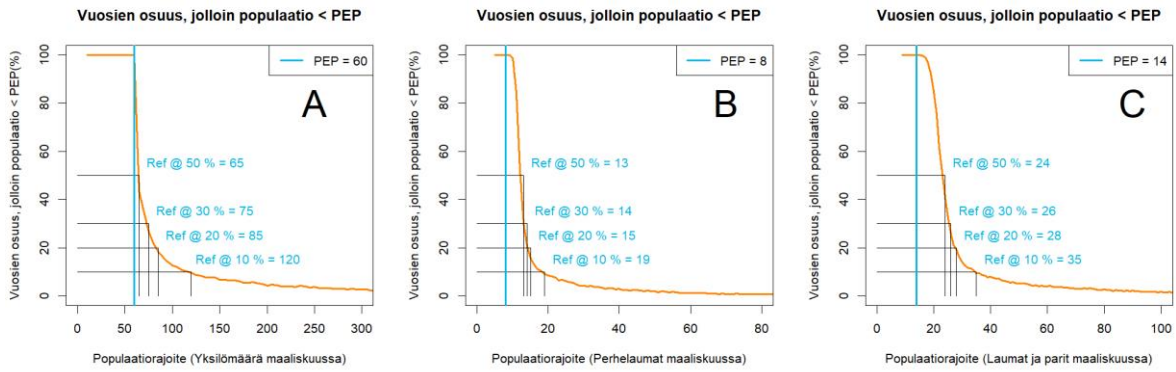
Kuva A17. Viitearvokäyrä A. maaliskuun kokonaisyksilömäärälle, B. perhelaumoille ja C. revii-rien määrälle, kun laskentaperusteena on populaation käyminen kerran tai useammin alle määritetyn PEP-tason tarkasteluajanjakson aikana. Tarkasteluajanjaksona 100 vuotta, tulomuuton Venäjältä oletetaan lakkaavan ja valittu hyväksyty häviämiskäytännön riski populaatiolle tälle ajalle on 10 %. PEP = pienin elinvoimainen populaatio. Ref = viitearvo. Lähde: Luonnonvarakeskus.

Populaatorajoitetta kasvatettaessa saavutetaan jossain vaiheessa tila, jossa populaation todennäköisyys tippua alle PEP-tason ei enää laske, vaikka populaatorajoite kasvaisikin (Kuvat A16 ja A17). Tähän vaikuttaa kaksi tekijää. Mallissa on huomioitu myös mahdolliset katastrofit eli vaikeasti ennustettavat, populaatiokokoa äkillisesti voimakkaasti pienentävät tapahtumat, kuten tautiepidemiat. Katastrofeja oletetaan sattuvan keskimäärin kerran 100 vuodessa (ks. liitteen luku 2.3.), ja tällainen tapahtuma tiputtaa populaatiokoon helposti hetkellisesti alle PEP-tason, vaikka populaatio olisi suurikin. Samaan aikaan populaatorajoitteen kasvattaminen ei tietyn koon jälkeen enää vaikuta riskiä pienentävästi, koska vastaan tulee ekologinen kantokyky, jonka yli populaatio ei voi kasvaa kuin hetkellisesti. Käytännössä tämä tarkoittaa, että jos PEP-taso on esimerkiksi 175, niin vaikka susikanta olisi yhtä suuri kuin ekologinen kantokyky sallisi, olisi populaatiolla edelleen noin 35 % todennäköisyys painua vähintään kerran alle PEP-tason 100 vuoden aikana.

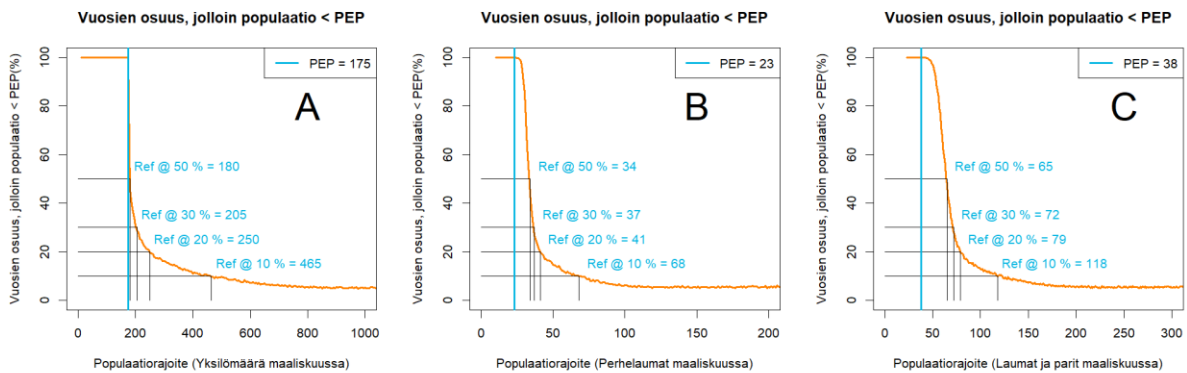
Vuosittainen todennäköisyys populaation tippua alle PEP-tason

Toisessa riskiperusteisessa vaihtoehdossa päätöksentekijä valitsee, kuinka suuren vuosittaisen todennäköisyyden hän on valmis hyväksymään PEP-tason alitukselle. Tämän voi ajatella myös olevan keskimäärin niiden vuosien osuus tarkasteluajanjakson aikana, jolloin populaatiokoko on alle PEP-tason.

Kuvassa A18 on esitetty viitearvokäyrät, kun PEP on määritetty samoin kuin kuvassa A16 eli tarkasteluajanjakso on 100 vuotta ja valittu hyväksyty häviämiskäytännön riski populaatiolle tälle ajalle on 10 %. Kun hyväksyty vuotuinen PEP-tason alitusriski (eli vuotuinen todennäköisyys, että populaatio tippuu pienemmäksi kuin PEP) on esimerkiksi 10 %, viitearvoksi muodostuu 120 (maaliskuun yksilömäärä), 19 (maaliskuun perhelaumat) ja 35 (maaliskuun reviiirit). Kun PEP on määritetty olettamalla tulomuutto Venäjältä nolaksi, viitearvot 10 %:n PEP:n alitusriskillä ovat 465 (maaliskuun yksilömäärä), 68 (maaliskuun perhelaumat) ja 123 (maaliskuun reviiirit) (Kuva A19). Esimerkkejä muita PEP-tasojä ja alitusriskejä vastaavista viitearvoista on esitetty taulukossa A4.



Kuva A18. Viitearvokäyrä A. maaliskuun kokonaisyksilömäärälle, B. perhelaumoille ja C. revii-rien määrälle, kun laskentaperusteena on vuotuinen todennäköisyys sille, että populaatio tip-puu alle PEP-tason. Tarkasteluajanjaksona 100 vuotta, tulomuuton Venäjältä oletetaan säily-vän samalla tasolla kuin edellisten 10 vuoden aikana ja valittu hyväksytty häviämriskei popu-laatiolle tälle ajalle on 10 %. PEP = pienin elinvoimainen populaatio. Ref = viitearvo. Lähde: Luonnonvarakeskus.



Kuva A19. Viitearvokäyrä A. maaliskuun kokonaisyksilömäärälle, B. perhelaumoille ja C. revii-rien määrälle, kun laskentaperusteena on vuotuinen todennäköisyys sille, että populaatio tip-puu alle PEP-tason. Tarkasteluajanjaksona 100 vuotta, tulomuuton Venäjältä oletetaan nol-laksi ja valittu hyväksytty häviämriskei populaatiolle tälle ajalle on 10 %. PEP = pienin elinvoi-mainen populaatio. Ref = viitearvo. Lähde: Luonnonvarakeskus.

Taulukko A4. Esimerkkejä riskiperusteisista viitearvoista eri PEP-tasolle, kun viitearvon lähtökohtana on joko todennäköisyys (10–50 %), että populaatiokoko käy kerran tai useammin tarkastelujakson aikana alle määritetyn PEP-tason, tai vuotuinen todennäköisyys (10–50 %), että populaatiokoko on alle PEP-tason. PEP = Pienin elinvoimainen populaatio. TN = Todennäköisyys. Häv.-riski = PEP:n laskennassa käytetty populaation hyväksytty häviämiskokona. p+l = parit+laumat. - = Viitearvoa ei voida laskea, koska todennäköisyys PEP-tason alitukselle ei laske millään populaatorajoitteella ko. riskitasolle. Lähde: Luonnonvarakeskus.

Skenaario	Häv.-riski	PEP	Viitearvon lähtökohta: TN(Pop<PEP vähintään kerran)				Viitearvon lähtökohta: Vuotuinen TN(Pop<PEP)			
			50 %	30 %	20 %	10 %	50 %	30 %	20 %	10 %
			Tarkastelujakso: 100 v. Tulomuutto: Kyllä Maaliskuun yksilömäärä	10 % 5 % 1 %	60 100 240	175 280 675	325 530 -	395 660 -	505 1065 -	65 105 245
Tarkastelujakso: 100 v. Tulomuutto: Kyllä Maaliskuun laumat	10 % 5 % 1 %	8 11 31	23 31 87	41 58 -	53 72 -	68 94 -	13 17 44	14 18 47	15 19 50	19 25 64
Tarkastelujakso: 100 v. Tulomuutto: Kyllä Maaliskuun reviirit (p+l)	10 % 5 % 1 %	14 21 50	42 63 150	75 113 -	98 150 -	130 - -	24 34 84	26 37 91	28 40 97	35 49 117
Tarkastelujakso: 100 v. Tulomuutto: Ei Maaliskuun yksilömäärä	10 % 5 % 1 %	175 300 >1500	510 - -	- - -	- - -	- - -	180 305 -	205 325 -	250 365 -	465 670 -
Tarkastelujakso: 100 v. Tulomuutto: Ei Maaliskuun laumat	10 % 5 % 1 %	23 37 >300	68 - -	- - -	- - -	- - -	34 57 -	37 61 -	41 66 -	68 103 -
Tarkastelujakso: 100 v. Tulomuutto: Ei Maaliskuun reviirit (p+l)	10 % 5 % 1 %	38 61 >300	114 - -	- - -	- - -	- - -	65 103 -	72 113 -	79 122 -	118 178 -

3.4.3 Hyväksytyt sukupuuttoriskin pienentäminen

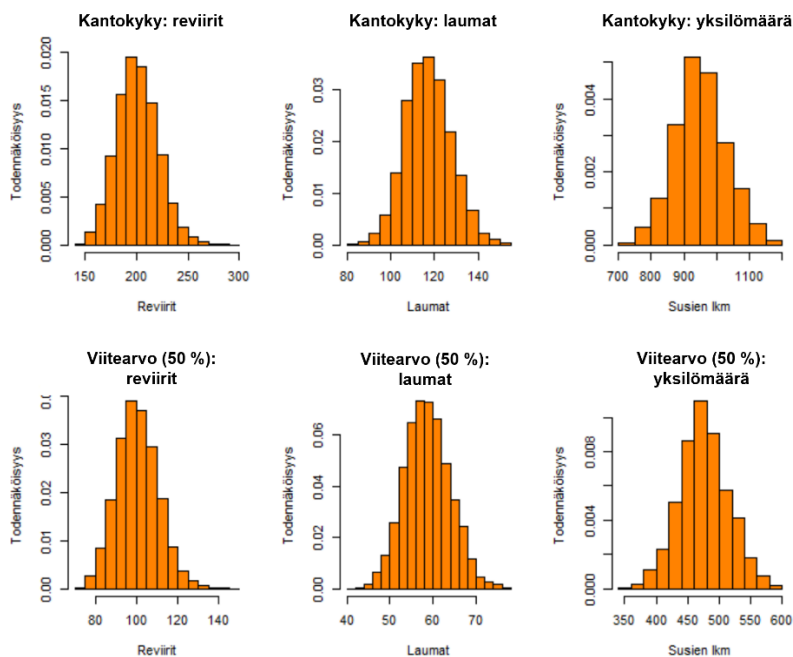
Viitearvo on mahdollista määrittää myös asettamalla hyväksytty häviämiskokona pienemmäksi kuin PEP-tason laskennassa käytetty häviämiskokona, jolloin viitearvo on aina suurempi kuin PEP. Esimerkiksi jos PEP:n määrittelyssä tarkastelujakso on valittu 100 vuotta ja populaation hyväksytyksi häviämiskokona 5 %, viitearvoksi voidaan valita populaatiokoko, jonka häviämiskokona on esimerkiksi 0,5 % tai 0,1 %. Esimerkkejä näin asetetuista viitearvoista, kun tarkastelu-aika on 100 vuotta ja tulomuuton Venäjältä oletetaan pysyvän ennallaan, on esitetty taulukossa A5.

Taulukko A5. Esimerkkejä viitearvosta Suomen susipopulaatiolle, kun viitearvo on määritetty pienentämällä hyväksyttyä häviämisoriskia ja tulomuuton Venäjältä oletetaan säilyvän samalla tasolla kuin viimeisten 10 vuoden aikana. Häviämisoriski = hyväksytty populaation häviämistodennäköisyys tarkastelujakson aikana. PEP = pienin elinvoimainen populaatio. Lähde: Luonnonvarakeskus.

Skenaario	PEP eri häviämisoriskeilla			Viitearvo: Pienempi hyväksytty häviämisoriski	
	10 %	5 %	1 %	0,5 %	0,1 %
Tarkastelujakso: 100 v. Maaliskuun yksilömäärä	60	100	240	360	915
Tarkastelujakso: 100 v. Maaliskuun laumat	8	11	31	45	125
Tarkastelujakso: 100 v. Maaliskuun reviirit (parit+laumat)	14	21	50	81	181

3.4.4 Puolet kantokyvystä

Viitearvon lähtökohtana voidaan mahdollisesti käyttää myös kantokykyä. Ruotsissa esimerkiksi ehdotettiin, että susikannan suotuisa suojelutaso saavutettaisiin, jos kannankoko olisi puolet ekologisesta kantokyvystä (edellyttäen, että kannalla olisi tarpeeksi vahva yhteys muihin susikantoihin) (Liberg ym. 2015). Populaatiomallin avulla laskettu ekologisen kantokyvyn todennäköisyysjakauma ja tähän perustuva ”puolet kantokyvystä” -viitearvo on esitetty kuvassa A20. Myös viitearvoksi muodostuu todennäköisyysjakauma, jota voidaan luonnehtia esimerkiksi todennäköisyysvälin avulla: viitearvo on 90 %:n todennäköisyydellä välillä 407–541. Jos kantokyvyn perustuva viitearvo halutaan lausua kiinteänä lukuna, on tarpeen määritellä riski sille, että todellinen kantokyky on todennäköisyysjakaumasta valittua arvoa suurempi (eli valittu arvo on aliarvio kantokyvystä). Mikäli tämä aliarvioimisriski olisi esimerkiksi 30 %, viitearvoksi muodostuisi 494 yksilöä.



Kuva A20. Todennäköisyysjakaumat susikannan elinympäristön kantokyvyille (ylärivi) ja kantokyvystä johdetulle viitearvolle eli puolikkaalle kantokyvyille (alarivi), kun populaation kuvaamiseen käytetään reviereitä (laumat+parit), perhelaumoja ja yksilömäärää. Lähde: Luonnonvarakeskus.

4. Pohdinta

4.1 Suomen susikannan populaatiodynamiikka

Suomen susikannan vuosittainen kasvukerroin (λ) on vaihdellut vuosien välillä keskiarvon ollen vuosina 1990–2022 noin 1,1. Kasvukerroin on samaa suuruusluokkaa kuin Skandinavian susipopulaatiolla, jonka vuosittainen kasvukerroin vuosina 2004–2013 on ollut keskimäärin 1,14 (laumojen määrästä laskettuna) (Liberg ym. 2015). Chapronin ym. (2012) Skandinavian susipopulaatiolla kuvaavalla mallilla (aineisto vuosilta 1999–2011) kannan kasvukertoimeksi arvioitiin $1,18 \pm 0,02$. Suomen susikannan kasvukerroin vaikuttaa siis olevan hieman Skandinavian kantaa pienempi.

Kasvukertoimen lisäksi on kiinnostavaa tarkastella myös mallin tuottamia arvioita selviytymiselle ja kuolleisuudelle. Tulosten mukaan Suomen susikannan vuosittainen kokonaiskuolleisuus on vaihdellut vuosien välillä voimakkaasti ollen vuosina 1990–2021 keskimäärin 0,37. Tätä voidaan pitää korkeahkona verrattuna esimerkiksi Skandinavian susipopulaatioon, jossa kokonaiskuolleisuus on arvioitu olleen vuosina 1999–2009 keskimäärin 0,29 (Liberg ym. 2012, Liberg ym. 2015). Suomen susikannan kuolleisuus on korkea myös verrattuna esimerkiksi Fullerin ym. (2003) esittämiin lukuihin useasta Pohjois-Amerikan susipopulaatiosta. He arvioivat, että mikäli kuolleisuus on noin 0,34 ($\pm 0,06$ SE), tulisi populaatiokoko pysyä vakaana (eli $\lambda = 1$). Tämä arvio ei näyttäisi pätevän Suomen susikantaan, mutta toisaalta Fuller ym. (2003) toteavat, että koska heidän aineistossaan ei ole huomioitu alle 4–8 kuukauden ikäisten pentujen kuolleisuutta, on populaatioiden todellinen kuolleisuus raportoituja kuolleisuuksia suurempaa. Tässä työssä esitellyssä mallissa populaatiota käsiteltiin yhtenä kokonaisuutena, jolloin mukana ovat jo myös nuoret pennut; tämä voi osaltaan hieman kasvattaa kuolleisuutta suhteessa kirjallisuudessa esitelyihin lukuihin.

On myös mahdollista, että kasvavassa susipopulaatiossa – jollainen Suomenkin susipopulaatio on – pentutuotto voi olla suurempaa, jolloin populaatio myös sietää suurempaa kuolleisuutta. Populaatiokoon lähestyessä kantokykyä saattaa pentutuotto laskea, jolloin pienempi kuolleisuus saa kasvukertoimen tasaantumaan arvoon 1.

Fuller ym. (2003) myös toteavat, että heidän raportoimansa kasvukertoimen ja kuolleisuuden välinen suhde on suhteellisen lievä, jolloin on mahdollista, että huolimatta suurestakin lisäkuolleisuudesta populaatiokoko ei käänny laskuun johtuen tehokkaasta lisääntymisestä tai tulomuutosta. Nämä molemmat ehdot pätevät Suomen susikantaan, joka populaatiomallin tulosten perusteella saa vuosittain tulomuuttoa Venäjältä (Kuva A10).

4.2 Pienin elinvoimainen populaatio ja elinvoimaisuusanalyysi

4.2.1. Vertailu muihin tutkimuksiin

Pienin elinvoimainen populaatio demografisten ominaisuuksien kannalta katsottuna riippuu sen määrittämisessä käytetyistä kriteereistä eli valitusta tarkasteluajanjaksosta ja hyväksytystä populaation häviämistodennäköisyydestä. Kun tarkasteluajaksi on valittu 100 vuotta ja tulomuuton Venäjältä oletetaan pysyvän samalla tasolla kuin edelliset 10 vuotta, maaliskuun yksilömääränä määritetty PEP vaihtelee välillä 60–240, jos hyväksytyt häviämiskerä vaihtelee 1 ja 10 prosentin välillä. Jos tarkasteluajaksi valitaan 200 vuotta, asettuu PEP samoilla riskitasoilla välille 90–355. Mikäli PEP määritetään olettamalla, että tulomuuttoa Venäjältä ei ole, nousevat PEP-tasot noin kolminkertaisiksi 100 vuoden tarkastelujaksolla.

Saadut tulokset ovat linjassa Ruotsissa tehdyn, Skandinavian susikantaa koskevan demografisen elinvoimaisuusanalyysin tulosten kanssa (Chapron ym. 2012). Ruotsissa Skandinavian susipopulaatiota kuvattiin kolmella erilaisella mallilla. Ilman katastrofeja PEP asettui noin 22–37 yksilöön, kun tarkasteluajana käytettiin 100 vuotta ja häviämiskerä oli 10 %; vastaavasti PEP oli noin 25–41 yksilöä, kun hyväksytyt häviämiskerä oli 5 % (Chapron ym. 2012). Ruotsalaisessa tutkimuksessa ei mallinnuttu katastrofeja samalla tavoin kuin tässä työssä, vaan mallien avulla selvitettiin, minkä kokoinen populaatio pysyy edelleen elossa, kun katastrofien intensiteettiä ja/tai frekvenssiä kasvatetaan. Tulosten mukaan esimerkiksi 75 yksilön populaatio säilyy elossa (tarkasteluajaksi 100 vuotta, häviämiskerä 10 %), jos katastrofi tapahtuu keskimäärin kerran 100 vuodessa ja kuolleisuus on tällöin yli 80 %, jopa selvästi yli 90 %.

Myös Nilsson (2004) on mallintanut Skandinavian susipopulaation elinvoimaisuutta ja saanut samansuuntaisia tuloksia, joskin hän sisällytti analyysiinsä myös geneettisiä komponentteja. Hänen tulostensa mukaan esimerkiksi 100 yksilön populaation häviämiskerä pysyy alle 10 prosentissa yli 300 vuoden ajan, mutta tämän jälkeen häviämiskerä kasvaa nopeasti johtuen sukusiitoksen haitallisista vaikutuksista.

Tässä työssä saadut PEP-arvot näyttävät siis olevan hyvin linjassa aikaisempien tutkimusten kanssa, joskin yksityiskohtaisempaa vertailua vaikeuttaa analyysien toisistaan jossain määrin poikkeavat lähestymistavat.

4.2.2. PVA-mallinnuksen rajoitteet

Niin tässä työssä kuin yllä olevissa tutkimuksissa saadut arviot pienimmäksi elinvoimaiseksi susipopulaatioksi voivat tuntua pieniltä. Niitä tarkasteltaessa onkin hyvin tärkeää huomioida analyysien lähtökohdat ja rajoitteet.

Tässä raportissa esitetty malli tarkastelee populaation elinvoimaisuutta ainoastaan populaation demografisten ominaisuuksien perusteella, eli malli ei huomioi lainkaan perinnöllisiä eli geneettisiä tekijöitä.

Geneettisillä tekijöillä on kuitenkin huomattava merkitys populaation elinvoimaisuudelle ainakin kahdella tapaa. Geneettisen monimuotoisuuden tulee olla tarpeeksi korkealla tasolla, jotta populaatiolla voidaan katsoa olevan evolutiivista potentiaalia eli kykyä sopeutua pitkällä aikavälillä tulevaisuudessa tapahtuviin ympäristömuutoksiin. Tämä näkökanta on kirjattu myös luontodirektiivin tulkintaohjeisiin (DG Environment 2017). Lyhyemmälläkin aikavälillä monimuotoisuus on tärkeää, jotta populaatio voi esimerkiksi välttyä sukusiitoksen haitallisilta vaikutuksilta (esim. Kardos ym. 2021).

Populaation demografia ja genetiikka ovat siis yhteydessä toisiinsa: populaatiokoon pienene-
misen myötä populaatiosta voi poistua geenimuotoja, joita jäljelle jäävillä yksilöillä ei ole mutta jotka voisivat tulevaisuudessa olla hyödyllisiä. Pienessä populaatiossa toisilleen sukua olevat yksilöt, joiden perimä on osittain yhteistä, myös päätyvät helpommin lisääntymään keskenään. Tällöin on suurempi todennäköisyys, että jälkeläiset perivät vanhemmiltaan saman geenimuodon, mikä voi olla ongelmallista, jos yleistyvä geenimuoto on jollain tapaa haitallinen eliölle. Sukusiitoksen lisääntymisestä johtuva sukusiitosheikkous on Skandinavian susipopulaatiossa yhdistetty mm. luuston epämuodostumiin (Räikkönen ym. 2006) ja pentujen suurempaan talvikuoilleisuuteen (Liberg ym. 2005). Geneettiset tekijät siis voivat vaikuttaa populaation demografiaan kuten lisääntymiseen, ja samalla demografiset tekijät vaikuttavat populaation geneettisiin ominaisuuksiin.

Tässä työssä esitetty populaatiomalli ei sisällä geneettisiä tekijöitä, joten sillä ei voida tutkia esimerkiksi sitä, kuinka suuri populaatio olisi elinvoimainen, jos myös geneettiset seikat huomioitaisiin. Populaatio voi siis vaikuttaa demografisilta ominaisuuksiltaan elinvoimaiselta, mutta samalla se voi olla liian pieni välttääkseen sukusiitosheikkoudesta johtuvia ongelmia, jotka alkavat heikentää myös populaation demografisia ominaisuuksia.

Sukusiitosheikkouden vaikutus on esimerkki nk. Allee-efektistä, jolla tarkoitetaan yksilöiden kelpoisuuden ja populaatiotiheyden välistä positiivista korrelaatiota (Stephens ym. 1999). Tällöin populaation pieneneminen johtaa kelpoisuuden laskuun. Allee-efekti voi perustua myös populaation demografisiin prosesseihin esimerkiksi silloin, kun populaatiotiheys laskee niin alhaiseksi, että yksilöiden on vaikea löytää lisääntymiskumppania, jolloin populaation lisääntymistehokkuus laskee entisestään. Tämän tyyppisiä prosesseja, joiden suhteellinen merkitys kasvaa populaatiokoon pienentyessä, ei ole sisällytetty nykyiseen populaatiomalliin. Jos malli sisältäisi edellä mainitut prosessit, se tuottaisi suurempia todennäköisyyksiä populaation häviämiseksi ja sitä myötä myös arviot asetetun riskitason mukaisesta pienimmästä elinvoimaisesta populaatiosta olisivat suurempi kuin nykyisellä mallilla saadaan.

Elinvoimaisuusanalyseissä tulee käyttää tutkittavaa populaatiota mahdollisimman hyvin kuvaavia aineistoja ja muuta tietoa, mutta on muistettava, että nämä kuvaavat tilannetta vain nykyisissä ja menneissä olosuhteissa. Elinvoimaisuusanalyysin avulla määritetty pienin elinvoimainen populaatio perustuu siis siihen, että populaation ajatellaan käyttäytyvän tulevaisuudessa samalla tavalla kuin menneisytydessä. On kuitenkin selvää, että olosuhteet muuttuvat tulevaisuudessa. Tämä pätee niin ympäristöolosuhteisiin kuin ihmistoimintaan. Ilmastomuutos tulee muuttamaan Suomen luontoa, ja monien suden saalislajien, kuten valkohäntäpeuran ja metsäkauriin, kannat ovat voimakkaassa kasvussa (Matala ym. 2021). Ihminen voi vaikuttaa suuteen epäsuorasti esimerkiksi saaliseläinkantoja säätelemällä ja suorasti erilaisten kuolleisuustekijöiden kautta. On selvää, että nämä tekijät tulevat muuttamaan tulevaisuudessa, mutta yhtä selvää on, että näiden muutosten ennustaminen tulevaisuuteen on hyvin epävarmaa.

Elinvoimaisuusanalyysillä määritettyä pienintä elinvoimaista populaatiota tuleekin tarkastella teoreettisena lukuarvona, jonka lähtökohtana on jokseenkin epärealistinen oletus olosuhteiden muuttumattomuudesta.

Elinvoimaisuusanalyysiä ja sen käyttämistä sukupuuttoriskin arvioimiseen on kritisoitu useista syistä liittyen mm. tulosten herkkyyteen käytettyjen parametrien arvoille ja vaikeuteen arvioida katastrofien taajuutta ja vaikutusta (Ludwig 1999). Onkin mm. ehdotettu, että elinvoimaisuusanalyysiä tulisi käyttää lähinnä suhteellisten, ei siis absoluuttisten, sukupuuttoriskien arviointiin, eli sillä tulisi ennen kaikkea tarkastella esimerkiksi vaihtoehtoisten skenaarioiden välisiä eroavaisuuksia.

Tässä työssä toteutettu PVA-analyysi ja sen avulla tuotetut demografiset PEP-tasot perustuvat hyvin pitkälti Suomen susipopulaatiosta saatuun tietoon ja aineistoihin. Tästä huolimatta tuloksiin liittyy epävarmuutta liittyen esimerkiksi mallin yksinkertaistuksiin populaatiodynamiikan osalta, genetiikan huomiotta jättämiseen ja katastrofeihin, joiden merkityksestä Suomen susikannan osalta ei ole käytännössä tietoa. Mallinnuksen avulla arvioitua PEP-tasoa ei tulekaan ymmärtää tarkkana raja-arvona, jonka yläpuolella pysyessään populaatio on varmasti ”turvassa” (esim. Flather ym. 2011).

4.3. Viitearvojen määrittäminen

Kuten edellä on todettu, suotuisan suojelutason viitearvojen määrittämiseen ei ole annettu selkeää ohjeistusta (ks. raportin luku 2) ja tässä työssä esitellään erilaisia tapoja johtaa viitearvo joko pienimpään elinvoimaiseen populaatioon tai kantokykyyn perustuen.

Yksinkertaisin tapa johtaa viitearvo PEP-tasosta on kertoa se jollain tapaa valitulla kertoimella. Ruotsissa viitearvo johdettiin valitsemalla kertoimeksi 2 (Liberg ym. 2015). Vaikka menetelmä onkin yksinkertainen, kertoimen valinta tulisi tehdä läpinäkyvästi ja tarjota valinnalle selkeät perustelut. Ruotsissa kerrointa 2 perusteltiin kahdella tapaa: näin määritetyn viitearvon todettiin täyttävän kriteerin, jonka mukaan viitearvon tulee olla suurempi kuin PEP, ja viitearvo oli myös selkeästi suurempi kuin Brufoldin (2015) analyysien mukaan on tarpeen geneettisen monimuotoisuuden säilyttämiseksi. Perusteluista ei kuitenkaan käynyt ilmi, miksi kertoimeksi valittiin 2 eikä esimerkiksi 1,5 tai 3, jotka nämäkin täyttäisivät mainitut kriteerit.

Tässä työssä kehitetty uusi viitearvon määrittämismenetelmä perustuu päätöksentekijän riskiasenteeseen eli siihen, miten suuren riskin hän on hyväksymään PEP-tason alitukselle. Tämä alitus voidaan laskea eri tavoin, ja tässä raportissa on esitetty kaksi mahdollista tapaa: ensimmäisessä lasketaan riski sille, että populaatio käy alle PEP-tason kerran tai useammin tarkastelujakson aikana, ja toisessa lasketaan vuotuinen riski PEP-tason alitukselle (eli käytännössä niiden vuosien osuus, jolloin populaatiokoko on pienempi kuin PEP).

Molempien tapojen etu on, että viitearvon asettaminen perustuu selkeästi ilmaistuun päätöksentekijän riskiasenteeseen: mitä suurempi riski PEP:n alitukselle hyväksytään, sitä lähempänä viitearvo on PEP-tasoa. PEP-tason alituksen merkitystä voi olla kuitenkin vaikea hahmottaa, sillä vaikka populaatiokoko alittaisikin PEP-tason hetkellisesti, populaatio usein palaa takaisin PEP-tason yläpuolelle. Toisaalta PEP on luonnonsuojelubiologiassa vakiintunut käsite, ja PEP-tasoa voidaan ajatella rajana, jonka alittamista tulee aina välttää. On kuitenkin syytä muistaa, että PEP itsessään on teoreettinen käsite ja kun PEP määritetään demografisen PVA-analyysin avulla, oletetaan sekä populaation demografisten ominaisuuksien että ympäristöolosuhteiden pysyvän ennallaan koko tarkastelujakson (esim. 100 vuotta) ajan. On selvää, että nämä oletukset eivät päde todellisuudessa.

Riskiperusteista viitearvoa käytettäessä voidaan päätyä tilanteeseen, jossa riski PEP-tason alitukselle ei enää laske, vaikka populaatorajoitetta (eli mahdollista viitearvoa) kasvatetaan. Tämä pätee etenkin viitearvoon, jossa riski lasketaan populaation tippumiselle kerran tai useammin PEP-tason alapuolelle. Koska elinvoimaisuusanalysissä otetaan huomioon mahdollisuus keskimäärin kerran 100 vuodessa tapahtuviin katastrofeihin, jolloin populaatiokoko laskee huomattavasti, on todennäköistä, että esimerkiksi 100 vuoden tarkastelujakson aikana tällainen tilanne ainakin kerran kohdataan. Sama ilmiö vaikuttaa, joskaan ei niin voimakkaasti, myös vuotuisen alitustodennäköisyyden avulla määriteltyyn viitearvoon, mikäli PEP on tarpeeksi suuri suhteessa kantokykyyn, jota suuremmaksi populaatio ei voi kasvaa.

Edellä esitetyssä tilanteessa ei ole selvää, miten viitearvo tulisi asettaa. Yksi mahdollisuus on käyttää pienintä saavutettavissa olevaa riskitasoa viitearvon määrittämisessä perustasona, josta hyväksyttyä riskiä kasvatetaan: esimerkiksi jos PEP-tason alitusriski ei laske alle 35 %:n vaikka populaatorajoitetta kasvatetaan, voidaan viitearvo asettaa hyväksymällä tähän perustason esimerkiksi 5 tai 10 %:n lisäriski. Toinen mahdollisuus on asettaa viitearvo tämän perustason perusteella, eli viitearvo olisi edellisessä esimerkissä populaatiokoko, jossa alitusriski on 35 %.

Viitearvo voidaan muodostaa myös käyttämällä lähtökohtana PEP-tasoa määritettäessä käytettyä hyväksyttyä populaation häviämiskäsiä ja laskemalla viitearvo tätä häviämiskäsiä pienentämällä. Jos siis PEP:n määrittämisessä tarkastelujaksona on 100 vuotta ja hyväksyttynä häviämiskäsinä 1 %, voidaan viitearvo määrittää populaatiokokona, jolle hyväksytty häviämiskäsi on esimerkiksi 0,1 %. Myös tämä vaihtoehto täyttää ehdon, että viitearvo on suurempi kuin PEP, ja menetelmä itsessään on yksinkertainen. Toisaalta vaikka jo PEP:n määrittämisessä käytetty hyväksytty populaation häviämiskäsi on vapaasti valittavissa, on tähän löydettävissä tiettyjä lukuarvoja kirjallisuudesta (esim. 10 % ja 5 %). Viitearvon määrittämisessä vastaavia yleisiä käytäntöjä ei ole löydettävissä.

Skandinavian susikantaa koskevassa viitearvotyössä esitettiin myös ajatus, että viitearvon ei tulisi perustua pienimpään elinvoimaiseen populaatioon vaan kantokykyyn (Liberg ym. 2015). Aiempaa raportointikautta koskevissa ohjeissa (Evans & Arvela 2011) esiteltiin viitearvon määrittämisestä esimerkki, joka perustui sudelle soveliaan elinympäristön ja kantokyvyn määrittämiseen Puolassa. Uusimmissa ohjeissa (DG Environment 2017) viittausta tähän esimerkkiin ei kuitenkaan enää ole, ja mallinnusperusteista viitearvon asettamista käsittelevät ohjeet alkavat pienimmän elinvoimaisen populaation määrittämisestä. Ohjeistuksesta ei siis löydy mainittavaa tukea viitearvon asettamiselle kantokyvystä käsin.

Yhteenvedona voidaan todeta, että yksiselitteistä vastausta kysymykseen parhaimmasta mahdollisesta tavasta asettaa viitearvo ei ole, sillä jokaisella menetelmällä on hyviä ja huonoja puolia. On kuitenkin selvää, että olipa valittu tapa mikä hyvänsä, viitearvon asettamisen on oltava mahdollisimman läpinäkyvää ja lähestymistapa ja muut viitearvon asettamiseen liittyvät valinnat on perusteltava kattavasti.

4.4. Työkalujen jatkokehitysmahdollisuuksista

Viitearvon asettaminen ei ole pelkästään tieteellinen kysymys, vaan se edellyttää myös valintoja (kuten PEP:n laskennassa käytettävä populaation hyväksytty häviämiskäsi), jotka kuvaavat yhteiskunnallisia arvoja ja tavoitteita. Tästä johtuen tässä työssä on keskitytty kehittämään työkaluja viitearvojen määrittämiseen.

Raportissa esitetyt demografiset tulokset on tuotettu liitteen luvussa 2.2 esitellyllä mallilla, joka on rakenteeltaan jossain määrin yksinkertaisempi kuin malli, jota kehitettiin projektin ensimmäisenä vuonna. Nykyinen malli ei esimerkiksi huomioi Allee-efektiä eli populaation kasvu-

nopeuden pienenemistä pienillä populaatioko'illa. Toisaalta nykyinen malli on laskennallisesti monimutkaista mallia kevyempi ja nopeampi. Alkuperäistä, nyt käytettävää mallia monimutkaisempaa mallia, on mahdollista kehittää, mikäli kehitystyöhön on tarvetta ja erillisrahoitus. Kehittäminen mahdollistaisi mm. populaation lyhyen aikavälin dynamiikan nykyistä realistisemmän kuvaamisen ja Allee-efektin vaikutuksen tutkimisen.

Suotuisan suojelutason viitearvon määrittämisessä on ohjeistuksen mukaan huomioitava sekä demografiset että geneettiset tekijät. Näiden saumaton yhdistäminen myös mallinnuksen osalta edellyttää mallinnuslähestymistapaa, joka huomioisi geneettisten ja demografisten tekijöiden yhteyden toisiinsa. Tämä edellyttää yksilöpohjaista mallintamista.

Yksilöpohjaisen mallin kehittäminen on haastavaa, aikaa vievää ja edellyttää tehokkaita laskentaresursseja. Tällä hetkellä geneettisten ja demografisten tekijöiden yhdistäminen on mahdollista yksilöpohjaisessa Vortex-ohjelmassa (Lacy & Pollak 2021). Vortexin ei kuitenkaan nähdä soveltuvan hyvin susipopulaatioiden dynamiikan mallintamiseen johtuen suden sosiaalisuudesta ja laumarakenteesta (esim. Eriksen ym. 2020). Kyseinen ohjelma ei myöskään mahdollista epävarmuuden kattavaa käsittelyä. Tulevaisuudessa olisi tarpeen pyrkiä kehittämään uusi yksilöpohjainen malli, joka yhdistäisi geneettiset ja demografiset tekijät ja joka mahdollistaisi esimerkiksi spatiaalisuuden huomioimisen ja realistisemmän kuvauksen yksilöiden siirtymisestä Skandinavian, Suomen ja Venäjän välillä. Tämyntyyppisen mallin, joka pohjautuisi epävarmuuden kattavan huomioimisen mahdollistavaan bayesilaiseen lähestymistapaan, tarve on tunnistettu myös Skandinavian susipopulaation osalta (Eriksen ym. 2020).

Viitteet

- 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.
- Brufold, M.W. 2015. Additional Population Viability Analysis of the Scandinavian Wolf Population. Swedish Environmental Protection Agency Report 6639. 75 p.
- Cassidy, K.A., Smith, D.W., Stahler, D.R., Stahler, E., Metz, M., Meyer, C., SunderRaj, J., Jackson, M., Binder, W., Cassidy, B., Rabe, J. & Tatton, N. 2021. Yellowstone National Park Wolf Project Annual Report 2020. National Park Service, Yellowstone Center for Resources, Yellowstone National Park, WY, USA, YCR-2021-03.
- Caughley, G. 1994. Directions in conservation biology. *Journal of Animal Ecology* 63: 215–244.
- Chapron, G., Andrén, H., Sand, H. & Liberg, O. 2012. Demographic viability of the Scandinavian wolf population – A report by SKANDULV. Swedish Environmental Protection Agency. 47 p.
- 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.
- DG Environment. 2017. Reporting under Article 17 of the Habitats Directive: Explanatory notes and guidelines for the period 2013–2018. Brussels. 188 p.
- Eriksen, A., Willebrand, M.H., Zimmermann, B., Wikenros, C., Åkesson, M., Backer, I.L., Boitani, L., Fauchald, O.K., Fernández-Galiano, E., Fleurke, F., Linnell, J.D.C., Mech, L.D., Mills, L.S.,

- Sand, H., Stronen, A.V. & Wabakken, P. 2020. Assessment of the Norwegian part of the Scandinavian wolf population, phase 1. Workshop summary. Skriftserien nr. 19. Høgskolen i Innlande. 19 p.
- Evans, D. & Arvela, M. 2011. Assessment and reporting under Article 17 of the Habitats Directive. Explanatory Notes & Guidelines for the period 2007-2012. Final version. European Topic Centre on Biological Diversity. 123 p.
- Flather, C.H., Hayward, G.D., Beissinger, S.R. & Stephens, P.A. 2011. Minimum viable populations: is there a 'magic number' for conservation practitioners? *Trends in Ecology & Evolution* 26: 307–316.
- 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. p. 161–191.
- Heikkinen, S., Valtonen, M., Härkölä, A., Johansson, H., Harmoinen, J., Helle, I., Mäntyniemi, S. & Kojola, I. 2022. Susikanta Suomessa maaliskuussa 2022. Luonnonvara- ja biotalouden tutkimus 59/2022. Luonnonvarakeskus. Helsinki. 139 s.
- IUCN 2001. IUCN Red List Categories and Criteria: Version 3.1. IUCN Species Survival Commission. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK. 30 p.
- Kardos, M., Armstrong, E.E., Fitzpatrick, S.W., Hauser, S., Hedrick, P.W., Miller, J.M., Tallmon, D.A. & Funk, W.C. 2021. The crucial role of genome-wide genetic variation in conservation. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 118 (48): e2104642118, doi:10.1073/pnas.2104642118
- 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., Wabakken, P., Pedersen, H.C., Hobbs, N.T. & Sand, H. 2012. Shoot, shovel and shut up: cryptic poaching slows restoration of a large carnivore in Europe. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 279: 910-915. doi:10.1098/rspb.2011.1275
- 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 p.
- Ludwig, D. 1999. Is it meaningful to estimate a probability of extinction? *Ecology* 80: 298–310.
- Matala, J., Nikula, A., Pellikka, J., Aikio, S., Forsman, J., Henttonen, H., Holmala, K., Huitu, O., Jauni, M., Kojola, I., Melin, M., Paasivaara, A. & Pusenius, J. 2021. Hirvieläinten vaikutuksia yhteiskuntaan, elinkeinoihin ja ekosysteemiin. Luonnonvara- ja biotalouden tutkimus 38/2021. Luonnonvarakeskus. Helsinki. 142 s.
- 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.
- Nilsson, T. 2004. Integrating effects of hunting policy, catastrophic events, and inbreeding depression, in PVA simulation: the Scandinavian wolf population as an example. *Biological Conservation* 115(2): 227–239.
- Nowak, S., Mysłajek, R.W. 2016. Wolf recovery and population dynamics in Western Poland, 2001–2012. *Mammal Research* 61: 83–98.
- Plummer, M. 2003. JAGS: A Program for Analysis of Bayesian Graphical Models Using Gibbs Sampling. Proceedings of the 3rd International Workshop on Distributed Statistical Computing (DSC 2003), Wien, Austria.
- 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.
- Shaffer, M L. 1981. Minimum population sizes for species conservation. *BioScience* 31: 131–134.
- Stephens, P.A., Sutherland, W.J. & Freckleton, R.P. 1999. What Is the Allee Effect? *Oikos* 87(1): 185–190.
- 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.
- WDFW (Washington Department of Fish and Wildlife, Confederated Colville Tribes, Spokane Tribe of Indians, USDA-APHIS Wildlife Services, and U.S. Fish and Wildlife Service). 2020. Washington Gray Wolf Conservation and Management 2019 Annual Report. Washington Department of Fish and Wildlife, Ellensburg, WA, USA.
- Young, T.P. 1994. Natural Die-Offs of Large Mammals: Implications for Conservation. *Conservation Biology* 8: 410–418.

Liite B Elinympäristö ja saaliseläinkannat

1. Johdanto

Tulokset tästä osiosta sovitetaan osaksi viitearvon määrittelyssä käytettävää demografista populaatiomallia. Populaation kantokyvyn käsite viittaa maksimaaliseen populaatiokokoon, joka voi pysyvästi elää tietyllä alueella. Ekologisen kantokyvyn on tulkittu olevan pätevä suure suotuisan suojelutason arvioinnissa (Epstein ym. 2016). Euroopan komissio on noteerannut positiivisesti käsitteen hyödyntämisen esimerkiksi Puolan susikannan kantokyvyn arvioinnissa (Evans & Arvela 2011), joka pohjautuu tarkasteluun susille soveltuvan elinympäristön määrästä (Jedrzejewski ym. 2008). Elinympäristöön perustuvaa mallia on käytetty myös arvioimaan Saksaan mahtuvien susien maksimimäärää (Fetcher & Storch 2014). Ruotsissa populaation kantokykyä on käytetty yhtenä suureena suotuisan suojelutason viitearvon arvioinnissa, mutta kantokykyä ei käytetty lopullisessa viitearvon määrittelyssä (Liberg ym. 2015).

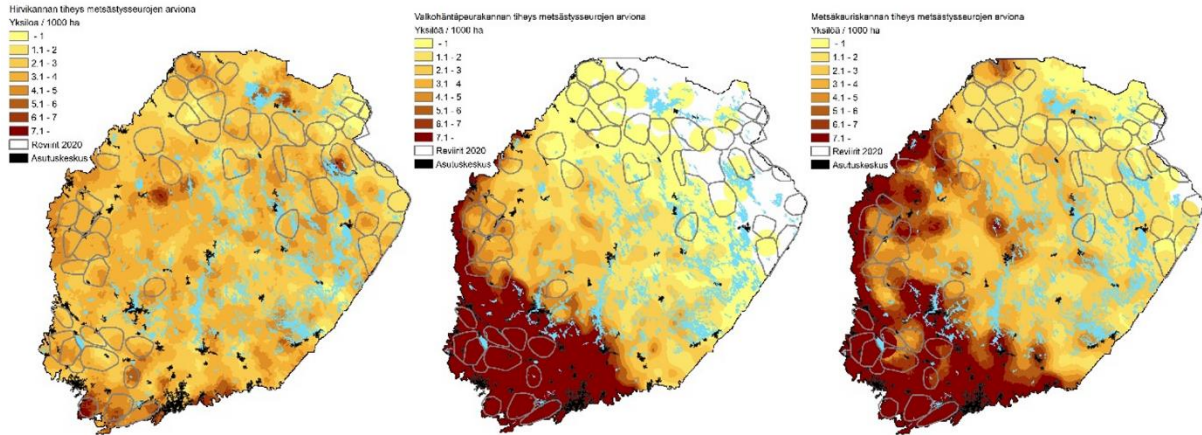
Euroopan komission laatimassa tuoreimmassa tulkintaohjeessa (DG Environment 2017) kantokykyä ei ole enää mainittu suotuisan suojelutason viitearvon yhteydessä. Tämän viitearvomäärittelyn yhteydessä ekologista kantokykyä tarkastellaan teoreettisena suureena, joka antaa raja-arvoja susikannan demografiaan ja genetiikkaan pohjautuville arvioille. Susikannan ekologisen kantokyvyn määrittelyssä kannan kokoa tarkastellaan tilanteessa, jossa se on saavuttanut saturaatiotiheydensä. Suljetussa populaatiossa syntyvyys ja luontainen kuolleisuus ovat tällöin osapuilleen samalla tasolla.

Susi on suuria kasvinsyöjäelämiä saalistava peto, joka on sopeutunut elämään monen tyyppisissä elinympäristöissä (Boitani 2003). Susikannan ekologiseen kantokykyyn vaikuttavat sopivan elinympäristön määrä ja saaliseläinkantojen runsaus. Suomessa saaliseläinkantojen runsaus lienee tärkein kantokyvyn määrittäjä. Sudelle sopimattomien kaupunkimaisten alueiden pinta-alat ovat enimmäkseen pieniä suhteutettuna suden reviirin keskimääräiseen pinta-alaan (Kaartinen ym. 2015). Suden saaliseläimistä tärkeimmät ovat sorkkaeläimiä, jotka aiheuttavat vahinkoja maa- ja metsätaloudelle sekä ovat osapuolina liikennevahingoissa. Ihminen rajoittaa sorkkaeläinkantoja metsästäen, yhtenä pontimena niiden aiheuttama taloudellinen vahinko. Tämän takia susikannan kantokyky ei tässä yhteydessä ole aidosti koko ravintoketjun huomioon otavalla ekologinen kantokyky, vaan arvioi susikannan maksimimäärää pohjana sekä tärkeimpien saaliseläinten nykyiset populaatiotiheydet. Susien reviirikoon pienentyminen on kuitenkin todennäköistä kannantiheyden lähestyessä saturaatiotasoaan.

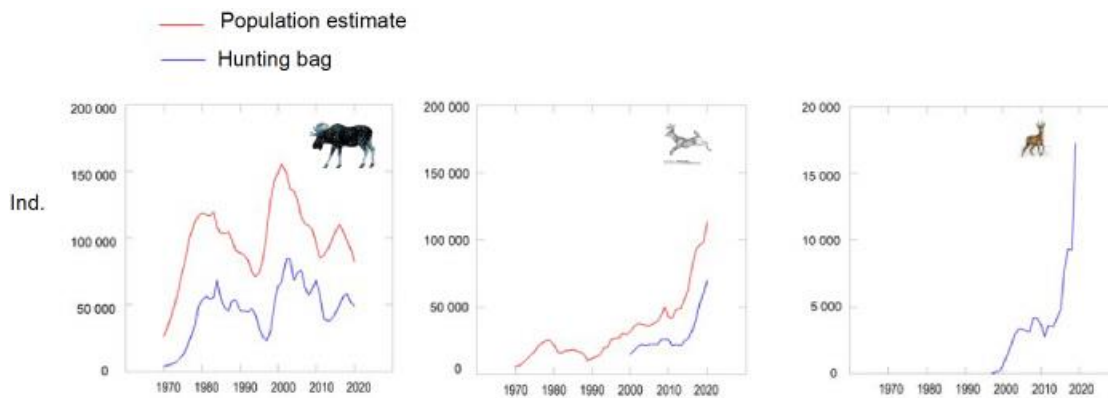
Tässä osiossa arvioimme, kuinka monta susireviiriä mahtuu poronhoitoalueen ulkopuolisen Suomen alueelle, missä susi on EU:n luontodirektiivin liitteen IV laji. Tarkasteltavan alueen pinta-ala on 208 000 km², kattaen noin 62 % Manner-Suomesta. Me arvioimme reviirien maksimimäärää, mutta pohdimme samalla susikannan kantokykyä myös populaation yksilömäärinä.

Suden merkittävimmät saaliseläimet poronhoitoalueen ulkopuolisessa Suomessa ovat hirvi (*Alces alces*), valkohäntäpeura (*Odocoileus virginianus*) ja metsäkauris (*Capreolus capreolus*). Hirvi on sudelle tärkeä ravinnonlähde kaikkialla Suomessa. Valkohäntäpeura ja metsäkauris sen sijaan joko puuttuvat tai ovat vähälukuisia alueen itä- ja pohjoisosien reviireillä (Kuva B1). Itä-Suomessa useimmat sudet ovat ravinnonsaannissaan ilmeisen riippuvaisia hirvestä (Gade-Jørgensen & Stagegaard 2000, Kojola ym. 2004). Valkohäntäpeuran kannantiheys on useimmilla Lounais-Suomen susireviireillä niin korkea, että laji määrittää yksin valtaosan sorkkaeläinten kokonaisbiomassasta (Kojola ym. julkaisematon).

Valkohäntäpeura on vieraslaji, joka tuotiin Suomeen Pohjois-Amerikasta 1930- ja 1940-luvulla. Yksilömäärät ovat runsastuneet voimakkaasti 1990-luvun alkuvuosista eteenpäin. Vuonna 2020 peuroja oli jo noin 120 000, mikä ylittää arvion hirvien kokonaismäärästä (Kuva B2). Valkohäntäpeura on todennäköisesti susien tärkein saaliseläin Lounais-Suomessa. Myös Suomen metsäkaurispopulaatio viime vuosina nopeasti runsastunut, vuotuisen saaliin lähestyessä jo 20 000 kaurista (Kuva B2).



Kuva B1. Hirven (vasemmalla), valkohäntäpeuran (keskellä) ja metsäkauriin (oikealla) kannantihetydet ja maaliskuun 2020 susireviirit. Lähde: Luonnonvarakeskus.



Kuva B2. Hirvi- ja valkohäntäpeuran kannankehitys ja metsästyssaalis sekä metsäkaurissaalis vuosina 1970–2020. Lähde: Aikio & Pusenius 2021, Luonnonvarakeskus, Suomen riistakeskus.

2. Aineisto ja menetelmät

Arviointiin kehitettiin susireviirejä simuloiva malli, joka integroitiin paikkatieto-ohjelmaan (Esri ArcGIS). Simuloinnin tavoitteena oli optimoida reviireillä elävien susien tilankäyttö sijoittamalla susireviirit mahdollisimman lähelle toisiaan ja ottamalla samanaikaisesti huomioon maisemarakenne ja susien elinympäristövaatimukset. Tarvittava maisema-aineisto saatiin useammasta eri lähteestä: tiestöä, vesistöjä ja peltomaata koskeva aineisto Maanmittauslaitokselta, taajama-alue tiedot Suomen ympäristökeskukselta ja metsävaratiedot Luonnonvarakeskukselta. Tiedot metsästyskauden jälkeisistä sorkkaeläinkannoista saatiin Suomen riistakeskukselta. N_e perustuvat metsästysseurojen tekemiin arvioihin. Maankäyttöä koskeva aineisto oli lisenssin Creative Commons 4.0 alaista, korvauksetta vapaasti hyödynnettävissä olevaa tietoa.

Simulointimallin tulokset pohjautuvat kymmeneen erillisiin simulointeihin, jotka tuottavat simuloitavan suureen arvoille todennäköisyysjakauman. Reviirien enimmäismäärän simuloinnit pohjautuivat kahteen erilaiseen lähtökohtaan susireviirien pinta-aloista (taulukot B1 ja B2). Ensimmäinen sarja simulointeja pohjautui reviirikokojen alueelliseen vaihteluväliin talvella 2019/2020 ja toinen todennäköisesti toteutuvaan tilanteeseen reviirien pienentymisestä susikannan tiheyden lähestyessä saturaatiotasoaan. Oletettu reviirien koon pienentyminen koski ensisijaisesti vahvimman valkohäntäpeurakannan esiintymisaluetta Lounais-Suomessa. Susireviirien pinta-alan on laajassa maantieteellisessä mittakaavassa todettu kytkeytyvän vahvasti saaliseläinbiomassaan; reviirit ovat pienempiä leveyspiireillä, jossa saaliseläinkannat ovat runsaat (Fuller 1989). Saman maantieteellisen alueen sisällä selvää yhteyttä saaliseläinten kokonaisbiomassaan ei ole todettu, mutta Skandinaviassa on saatu mielenkiintoinen tutkimustulos, joka osoittaa tiheään metsäkauriskannan vaikuttavan pienentävästi etenkin parien asuttamien reviirien pinta-aloihin (Mattison ym. 2013). Perimmäisenä lähtökohtana ollut aineisto reviirien pinta-aloista ja maisemarakenteesta perustuu tietoihin talven 2019–2020 reviireistä, joita oli yhteensä 51 (Kuva B1). Reviirien rajat määritettiin osana susikannan seurantahanketta (Heikkinen ym. 2020, Kojola ym. 2018). Rajat määritettiin 11 pantasusireviiriä lukuun ottamatta manuaalisesti laumoja ja pareja koskevien Tassu-havaintojen ja geneettisiin analyyseihin perustuvan yksilönnistuksen perusteella. Havaintoaineisto koski elokuun alun ja helmikuun lopun välisenä aikana kirjattuja havaintoja. Pantasusireviireillä rajat määrittyivät susien GPS-lähettimistä saatujen paikannusten pohjalta. Reviirien pinta-alojen määrittelymetodi oli nk. 100 %:n ”minimum convex polygon” (MCP), joka yhdistää kaikki uloimmat paikannuspisteet tai havainnot reviirin ulkorajaa kuvaavaksi viivaksi. Reviirien keskimääräinen pinta-ala (974 km²) oli tarkasteltavana talvena samaa luokkaa kuin vuosina 2016–2018.

Otimme arviointipohjaksi kolmen hirvieläinlajin yhteisen kannantiheyden ja tarkastelimme reviirien pinta-aloja kolmella eri alueella (Kuva B3). Koska hirvikannan runsaudessa ei ollut merkittäviä alueellisia eroja (Kuva B1), erot kokonaistiheydessä juontuvat ensisijaisesti eroista valkohäntäpeuran ja metsäkauriin yhteistiheydessä.

Yhdistetty hirvieläinkannan tiheys metsästysseurojen arviona

Yksilöä / 1000 ha

- 1

1.1 - 2.5

2.6 - 5

5.1 - 7.5

7.6 - 10

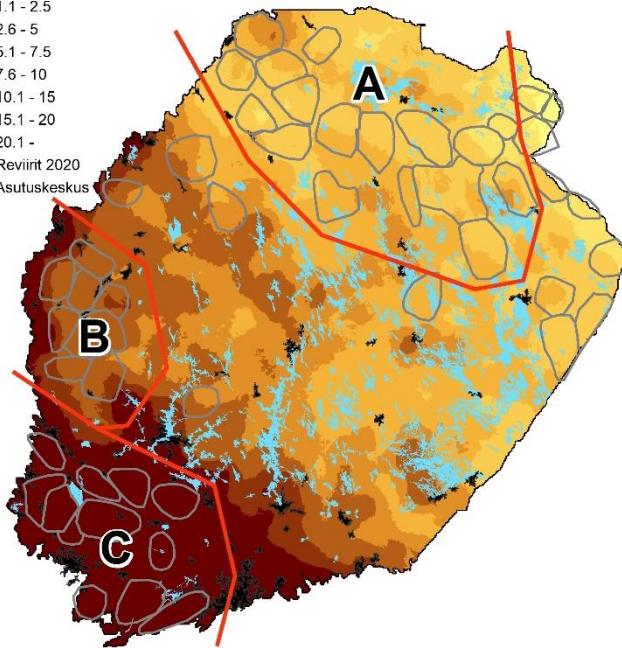
10.1 - 15

15.1 - 20

20.1 -

Reviirit 2020

Asutuskeskus



Kuva B3. Kolme osa-aluetta, jotka pohjautuvat hirven, valkohäntäpeuran ja metsäkauriin yhteiseen kannantiheyteen sekä susilaumojen ja -parien reviirit talvella 2019/2020. Lähde: Luonnonvarakeskus.

Reviirien pinta-alojen vaihteluvälit erosivat jonkun verran alueiden (Kuva B3) välillä. Reviirit olivat pienimpiä tiheän valkohäntäpeuran alueella (Taulukko B1, ks. Kuva B3).

Taulukko B1. Ensimmäisessä simulaatiomallissa käytetyt susireviirien pinta-alan vaihteluvälit kuvan B3 alueilla perustuen reviirien pinta-aloihin talvella 2019/2020. Kannantiheydet perustuvat metsästysseurojen arvioihin metsästyskauden jälkeisistä yksilömääristä. Saaliseläinten kannantiheys on hirven, valkohäntäpeuran ja metsäkauriin yhteinen kannantiheys. Lähde: Luonnonvarakeskus.

Saaliseläinten kannantiheys (yks/1000 ha)	Susireviirin pinta-ala (1000 km ²)
0-10	700 – 1400
10-30	700 – 1200
>30	600 – 1000

Reviirien pinta-alojen pienentyminen on mahdollista susikannan lähestyessä saturaatiotiheyttä ilman, että saaliseläinkannat muuttuvat esimerkkivuoden 2020 tilanteesta. Reviirien koon pienentyminen on todennäköistä etenkin runsaiden saaliseläinkantojen alueella. Nykyiset pienten hirvieläinten korkeat tiheydet näyttäisivät tekevän mahdolliseksi susireviirien pinta-alan pienentymisen esimerkiksi Lounais-Suomessa, sillä alueella C (Kuva B3) todettujen reviirien kokoarvio oli tilastollisesti merkitsevästi pienempi jo talvella 2021/2022 kuin talvella 2019/2020 (keskiarvot 615 ja 860 km²; lähde: Luonnonvarakeskus). Reviirien koossa tapahtuva todennäköinen

muutos otettiin huomioon vaihtoehtoisessa simulaatiomallissa. Myöhemmin tässä kappaleessa kuvatut maisemarakennetta koskevat ehdot olivat samat molemmissa simulaatiomalleissa.

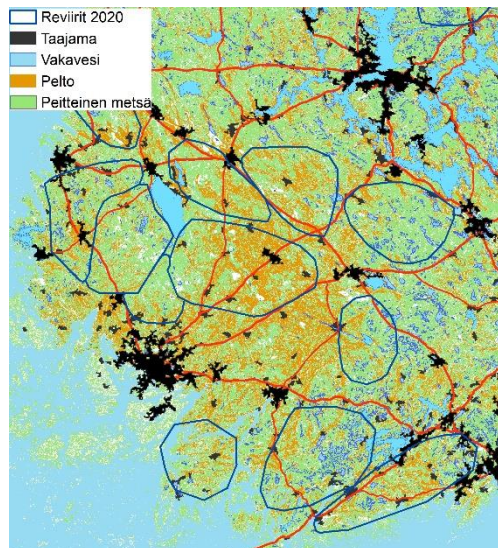
Taulukko B2. Toisessa simulaatiomallissa käytetyt susireviirien pinta-alan vaihteluvälit kuvan B3 alueilla perustuen skenaarioon susireviirien koon pienentymisestä etenkin tiheimmän saaliseläinkannan alueella. Lähde: Luonnonvarakeskus.

Saaliseläinten kannantiheys (yks/1000 ha)	Susireviirin pinta-ala (1000 km ²)
0-10	600 – 1400
10-30	500 – 1200
>30	300 – 900

Susireviirien suuri pinta-ala sulkee pois sen mahdollisuuden, että pienialaiset maisemapiirteet vaikuttaisivat reviirien sijainteihin. Susireviirejä pirstovat eri kokoiset vesistöt sekä ihmisen läsnäoloon liittyvät elementit kuten asutus, pellot ja tiet.

Visuaalisen tarkastelun perusteella Itä-Suomen reviireillä oli asutuksen, peltujen ja tiestön osuus pienempi kuin Länsi- ja Etelä-Suomessa. Susireviireillä oli tavallisesti runsaasti metsää, mutta metsämaan osuudessa havaittiin myös huomattavia eroja reviirien välillä.

Aloitimme analyysin tarkastelemalla visuaalisesti, miten reviirin rajat olivat yhteydessä maisemarakenteeseen. Esimerkiksi Lounais-Suomessa peltujen ja vesistöjen osuudet sekä vilkkaasti liikennöityjen teiden määrä vaihteli huomattavasti reviirien välillä. Pääteiden sijainneilla näytti olevan korkeintaan hienoinen vaikutus reviirien sijainteihin (Kuva B4). Kaikille reviireille yhteinen piirre oli tietty määrä metsää.



Kuva B4. Susireviirien maisemarakennetta Lounais-Suomessa. Lähde: Luonnonvarakeskus.

Vesistöillä ja asutuksella ei alustavassa tarkastelussa näyttänyt olevan vaikutusta susireviirien sijainteihin tai susireviirin rajoihin. Kuva muuttui, kun tarkastelussa otettiin huomioon näiden maisemaelementtien mittakaava. Järvivesistöjen suhteen oli määritettävissä raja-arvo, jota järvi ei yhtenäisenä pintana saisi ylittää ilman vaikutusta susireviirin rajoihin. Asutuksen osalta

kysymys oli sekä asukastiheydestä että yhtenäisen taajama-asutuksen pinta-aloista. Raja-arvot pätevät simuloinneissa lähes ilman poikkeuksia.

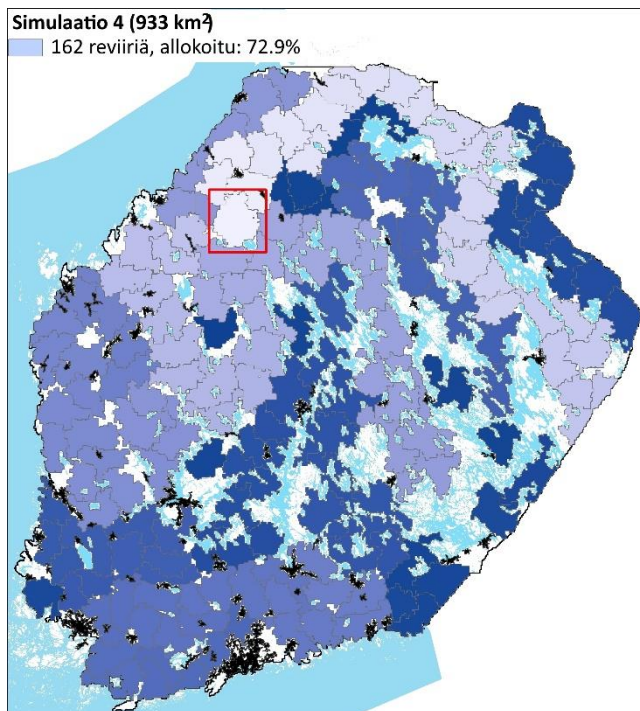
Simuloinnit suoritettiin käyttämällä neliökilometrin ruutuja, joista jokaiselle oli määritetty saaliseläintiheys ja maisemaparametrit. Rajoitteet, jotka perustuivat talven 2019/2020 reviirien maisemapiirteisiin, olivat seuraavat. Ruutu hylättiin, jos se kosketti (1) vesistöä, jonka pinta-ala oli yli 10 km², (2) taajama-aluetta, jonka pinta-ala oli yli 15 km² tai siellä asui enemmän kuin 10 000 ihmistä, (3) vesistö ja taajama-alue peittivät yhdessä yli 30 % ruudusta.

Ensimmäisen simuloitavan reviiriin lähtöruutu oli valittu satunnaisesti niistä ruuduista, jotka täyttivät hyväksymiskriteerit. Seuraavaksi malli jäljitti ruudun saaliseläintiheyden sekä reviirin kokoa koskevan vaihteluvälin. Satunnaisesti valittu tavoitekoko reviirille asetettiin sen jälkeen vaihteluvälin asettamiin rajoihin.

Yksittäistä reviiriä koskeva laajennusalgoritmi toimi seuraavasti: (1) Aktiivisena olevalle ruudulle valittiin kaikki siihen liittyvät naapuriruudut ja ne lisättiin reviiriin, (2) jokaisen lisäyksen jälkeen malli tarkisti, onko tavoitekoko saavutettu, (3) malli valitsi satunnaisesti yhden uloimmista ruuduista ja toisti kohdat 1–2, (4) simulointi jatkoi reviirin laajentamista ruutu ruudulta, kunnes tavoitekoko oli saavutettu tai laajentuminen ei voinut enää jatkua ja (5) jos laajentuminen loppui ennen kuin tavoitekoko oli saavutettu, malli hyväksyi reviirin, jos sen koko oli suurempi tai vähintään yhtä suuri kuin alueen vaihteluvälin minimi. Seuraavaksi malli aloitti uuden reviirin luomisen valitsemalla satunnaisesti yhden edellisessä vaiheessa luodun reviirin uloimmista ruuduista ja toteuttamalla kohdissa 1–5 kuvatut vaiheet. Jos laajentaminen ei voinut jatkua jostakin yksittäisestä ruudusta, malli valitsi satunnaisesti uuden sijainnin alueen jäljellä olevista ruuduista ja toisti vaiheet 1–5, kunnes kaikki ruudut oli käyty läpi.

Simuloinnin toteuttaman tilankäytön optimoimiseksi jokaisen uuden reviirin luominen alkoi ruudusta, joka oli yhteydessä jo aiemmin luotuun reviiriin. Reviirin luominen jatkui laajentumisella satunnaiseen suuntaan, kunnes laajentuminen ei enää ollut mihinkään suuntaan mahdollista. Tässä pisteessä laajentuminen tavallisesti päättyi maisemarakennetta koskevien rajoittavien ehtojen takia. Jos alueelle oli vielä jäänyt käyttämättömiä ruutuja, valittiin satunnaisesti uusi ruutu. Laajentumisprosessi jatkui, kunnes kaikki ruudut oli otettu simuloinnissa huomioon.

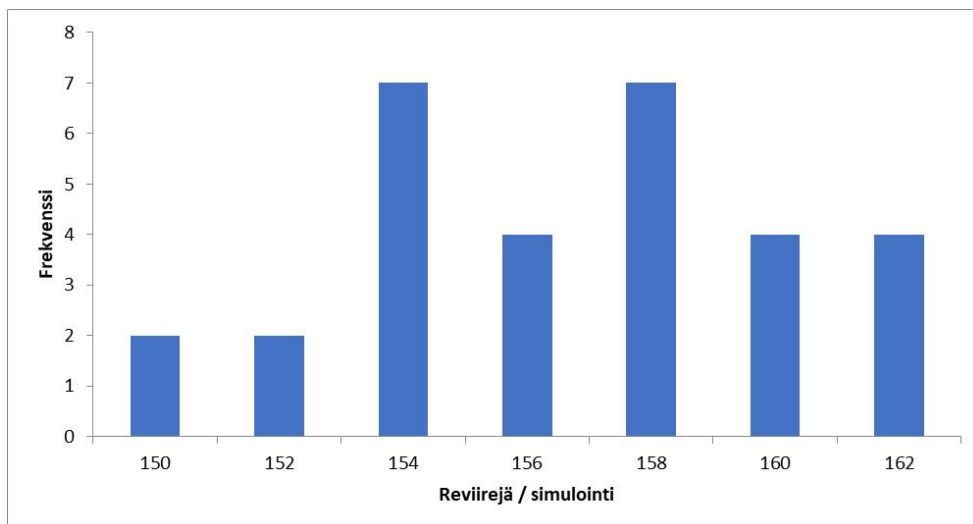
Yksittäisessä simuloinnissa tietty ruutu voi kuulua vain yhteen reviiriin. Simulointi toistettiin kymmeniä kertoja käyttäen aina samoja maisemarakennetta koskevia rajoituksia. Reviirien muodostumisjärjestys visualisoitiin kuvaan B5, jossa tummuus voimistuu siirryttäessä ensimmäisinä luoduista reviereistä myöhempisiin. Simuloinnin tuloksena syntyneet reviirit peittivät 72,9 % alueen kaikista ruuduista.



Kuva B5. Reviirien muodostumisjärjestys simuloinnissa visualisoituna reviiin värin asteittaisena tummumisena siirryttäessä viimeksi muodostuneisiin reviiereihin. Punaisella rajattuna näkyy reviiä, joka muodostui ensimmäisenä. Lähde: Luonnonvarakeskus.

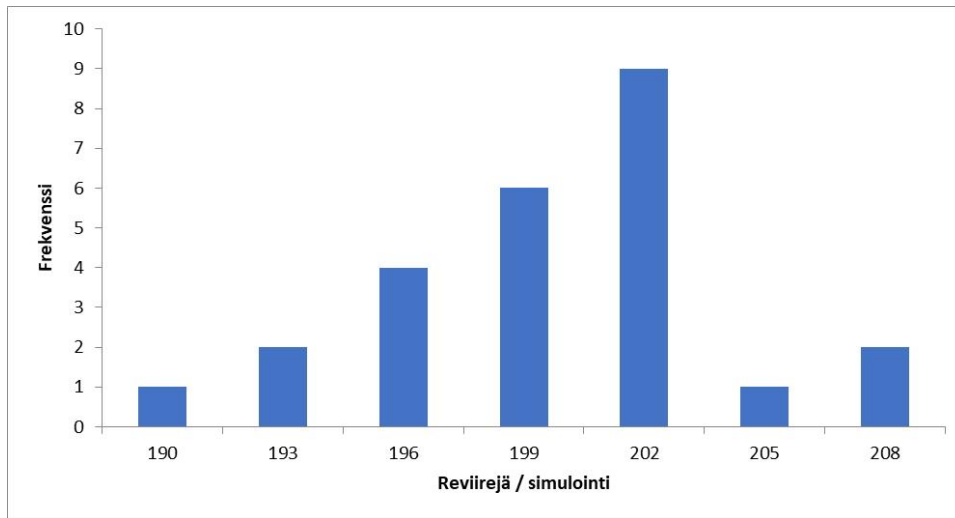
3. Tulokset

Talven 2019/2020 reviiirikokojen vaihteluväliin (Taulukko B1) pohjautuva simulointi antoi tuloksen, jonka mukaan poronhoitoalueen ulkopuoliseen Suomeen mahtuisi 150–162 susilauman tai -parin asuttamaa reviiä. Todennäköisimmät arvot olivat 154 ja 158 reviiä (Kuva B6).



Kuva B6. Simuloinnin tuloksena syntynyt susireviirien enimmäismäärän todennäköisyysjakauma poronhoitoalueen ulkopuolisen Suomen alueella. Simulointi perustui reviiirikokoihin talvella 2019/2020. Lähde: Luonnonvarakeskus.

Susireviirien koon mahdollisen pientymisen (vaihteluvälit taulukossa B2) huomioon ottavassa simuloinnissa reviirien enimmäismääräksi saatiin 190–208 reviiriä. Todennäköisin määrä oli 202 reviiriä (Kuva B7).



Kuva B7. Reviirikoon mahdollisen pientymisen huomioon ottavan simuloinnin tuloksena syntynyt todennäköisyysjakauma susireviirien enimmäismäärästä poronhoitoalueen ulkopuolisen Suomen alueella. Lähde: Luonnonvarakeskus.

4. Pohdinta

Toisistaan poikkeaviin reviirikokojen vaihteluväleihin perustuvien välinen ero oli noin 25 %. Kun reviirikokoina käytetään kehittyvässä susikannassa todettuja reviirikokoja, saadaan tulokseksi sangen konservatiivinen estimaatti reviirien maksimimääräksi. Vaikka saalieläintiheys pysyisi vakiona, susireviirien pinta-alojen pientyminen on todennäköistä susikannan lähestyessä saturaatioitiheyttä. Näin ollen pienempiin reviirien pinta-aloihin perustuva tulos 190–208 reviiristä saattaa olla susikannan kantokykyarviona realistisempi kuin talven 2019/2020 reviirikokoihin pohjautuva arvio 150–162 reviiristä. Susikannan suotuisan suojelutason viitearvoa tarkasteleva demografisessa populaatiomallissa käytetäänkin edellä mainituista estimaateista suurempaa ilmaisemaan reviirien maksimimäärää, joka mahtuu poronhoitoalueen ulkopuolisen Suomen alueelle.

Susikannan kantokyvyn mahdollisia pitkän aikavälin muutoksia on mahdotonta tarkemmin ennakoita. Susikannan teoreettiset enimmäistiheydet ovat yhteydessä saaliseläinkantojen runsauteen. Esimerkiksi ilmaston lämpiäminen voi suosia sorkkaeläimiä, jotka eivät menesty syvän lumen oloissa, kuten valkohäntäpeuraa, metsäkaurista, kuusipeuraa (*Dama dama*) ja villisikaa (*Sus scrofa*). Näiden lajien mahdollinen runsastuminen ja levittäytyminen pohjoisemmaksi nostaisi susikannan teoreettista kantokykyä.

Nämä pohdinnat jäävät kuitenkin teoreettisiksi, sillä sorkkaeläinkantojen hoidon ja säätelyn pitkän aikavälin tulevaisuus ei ole ennustettavissa. Sudelle tärkeitä saaliseläimiä käyttävät ravintonaan myös muut suurpedot, joiden kannankehitystä ja samalla vaikutusta suden saaliseläinten runsauteen ei ole mahdollista ennakoita. Yksin jo lisääntyvällä susikannalla voi olla oma rajoittava vaikutuksensa sorkkaeläinkantoihin.

Sopivan elinympäristön väheneminen on globaalisti suuri uhka suurpetopopulaatioille. Urbaanit alueet ovat sudelle sopimattomia seutuja lisääntymiseen, mutta niiden ulkopuolella susi

tulee toimeen sangen monentyyppisissä ympäristöissä. Suomessa kaupunkiasutuksen laajentuminen ei ole näköpiirissä olevassa tulevaisuudessa mittakaavaltaan sitä luokkaa, että siitä olisi uhkaa susikannalle. Pitkällä aikavälillä toteutuvaa maankäytön kehitystä on kuitenkin mahdollista ennustaa.

Arvio Ruotsin susikannan ekologisesta kantokyvystä tehtiin koskemaan susien yksilömäärää (arvio 1 200 sutta; Liberg ym. 2015). Arvion yhteydessä viitataan susireviirin keskimääräiseen pinta-alaan (1 000 km²). Hahmotettaessa Suomen susikannan kantokykyä yksilömääränä revii-rien maksimimäärän perusteella pitäisi pystyä arvioimaan sekä perhelaumojen osuus kaikista revii-reistä että muunnoskerroin laumojen määrän ja yksilömäärän välillä. Demografisessa populaatiomallissa lähtökohtana on revii-rikoon pienentymisen huomioon ottavan simuloinnin tulos (Kuva B7) ja Suomen susikannassa todettu laumojen ja parien välinen lukumääräsuhde maaliskuussa. Mallin antama arvio on 90 %:n todennäköisyydellä 823–1083 yksilöä. Susikannan ollessa ekologisen kantokyvyn määrittämällä tasolla laumareviirien osuus lienee suurempi kuin Suomen susikannassa todettu osuus. Jos ajatellaan sellaista teoreettista saturaatiotilayden tilannetta, jossa kaikki revii-rit olisivat alkutalvella laumojen asuttamia, yksilömäärä asettuisi yksilömääränä populaatiomallin antamaa tulosta suuremmaksi. Keskimääräinen laumakoko saturaatiotasolla voisi olla esimerkiksi 7–8 yksilöä, mikä vastaa suunnilleen keskimääräistä laumakokoa revii-reillä, joissa sama susipari on lisääntynyt vähintään toista vuotta peräkkäin. Kun simulointi perustuu vuoden 2020 revii-rikokoihin, ja tulokset saatuun todennäköisimpiin arvoihin (154 ja 158 revii-riä) ekologisen kantokyvyn yksilömäärä olisi mainituilla laumakoon arvoilla 1078–1264 sutta. Jos tarkastellaan vaihtoehtoa, joka ottaa huomioon revii-rikoon pienentymisen, saadaan todennäköisimmän revii-rimäärän pohjalta susikannan kantokyvyksi 1414–1616 yksilöä. Laumakokoon pohjautuvan laskelman ongelma on se, ettei empiirisiä esimerkkejä laumakoosta kantokyvyn saavuttaneista susipopulaatioista ole Suomen olosuhteita vastaavissa ympäristöissä olemassa.

Yhteenvetona ekologista kantokykyä koskevan tarkastelun tulosten suhteen on huomioitava, että se asettaa teoreettisia ylärajoja susikannan koolle, joka voi mahtua poronhoitoalueen ulkopuoliseen Suomeen, mutta ei muulla tavoin määrittele suotuisan suojelutason viitearvoa. Tutkimuksen työkaluna ollut simulointi toi myös esiin sen susikannan elinvoimaisuuspotentiaalinalta tärkeän seikan, että alueen keskiosa, nk. Järvi-Suomen seutu soveltuu maisemarakenteen ja saaliseläinkantojen puolesta susien lisääntymisrevii-rien alueeksi. Viime vuosina tällä laajalla alueella on todettu vain muutamia revii-rejä.

Viitteet

- Aikio, S. & Pusenius, J. 2021. Valkohäntäpeurakanta talvella 2020–2021. Luonnonvarakeskus, Helsinki. Saatavilla: http://wordpress1.luke.fi/riistahavainnot-hirvielaimet/wp-content/uploads/sites/5/2021/03/Valkoh%C3%A4nt%C3%A4peurakanta_talvella_2020_-2021.pdf.
- Boitani, L. 2003. Wolf conservation and recovery. Teoksessa: Mech, L.D. & Boitani, L. (toim.). Wolves. Behaviour, ecology and conservation. University of Chicago Press. Chicago and London. p. 317-340.
- Epstein, Y. Lopez-Bao, J.V. & Chapron, G. 2016. A legal-ecological understanding of favorable conservation status for species in Europe. Conservation Letters 9: 81-88.

- Evans, D. & Arvela M. 2011. Assessment and reporting under article 17 of the Habitats Directive – explanatory notes & guideline for the period 2007-2012. European Topic Centre on Biological Diversity, Paris, France.
- Fetcher, D. & Storch, I. 2014. How many wolves (*Canis lupus*) fit into Germany? The role of assumptions in predictive rule-based habitat models for habitat generalists. *PLOS ONE* 9: e101798.
- Fuller, T.K. 1989. Population Dynamics of Wolves in North-Central Minnesota. *Wildlife Monographs* 105: 3-41.
- Gade-Jørgensen, I., & Stagegaard, R. 2000. Diet composition of wolves *Canis lupus* in east-central Finland. *Acta Theriologica*, 45: 537–547.
- Heikkinen, S., Kojola, I., Mäntyniemi, S., Holmala, K & Härkölä, A. 2020. Susikanta Suomessa maaliskuussa 2020. *Luonnonvara- ja biotalouden tutkimus* 37/2020. Luonnonvarakeskus, Helsinki. 97 s.
- Jedrzejewski, W., Jedrzejewska, B., Zawadzka, B., Borowik, T., Nowak, S., & Myslajek, R.W. 2008. Habitat suitability model for Polish wolves based on long-term national census. *Animal Conservation* 11: 377-390.
- Kaartinen, S., Antikainen, H. & Kojola, I. 2015: Habitat model for a recolonizing wolf population in Finland. *Annales Zoologici Fennici* 52: 77-89.
- 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., 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.
- 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 p.
- 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.

Liite C. Genetiikka

1 Johdanto

Populaation elinvoimaisuuteen vaikuttavat demografian lisäksi geneettiset tekijät. Geneettinen elinvoimaisuus on yhteydessä perinnöllisen muuntelun säilymiseen, sukusiitoksen vähäisyyteen ja kykyyn säilyttää sopeutumispotentiaali ympäristömuutoksiin pitkällä aikajänteellä. Tässä työpakettissa tarkastellaan Suomen susikannan geneettistä tilaa ja yhteyttä Fennoskandian muihin susipopulaatioihin ja arvioidaan sen perusteella suomalaisten susien geneettistä elinvoimaisuutta lyhyellä ja pitkällä aikavälillä.

2 Aineisto

Tämän raportin geneettinen aineisto pohjautuu pääosin 17 mikrosatelliittimarkkeriin (20.253, C09.173, CXX.225, CPH2, CPH4, CPH8, CPH12, REN169O18, AHT137, AHTH130, CXX279, INRA21, AHTk211, AHT121, C2001, C2088 ja C2096). 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. Lisäksi aiemmin julkaistua kokogenomiaineistoa (Smeds ym. 2019 ja 2021) on käytetty tässä väliraportissa susien efektiivisen populaatiokoon arviointiin (tarkempi kuvaus alla).

2.1 Kudosnäytteisiin pohjautuva aineisto vuosilta 1995–2018

Ajallisesti luokiteltu kudosnäyteaineisto pohjautuu metsästettyihin ja liikenteessä kuolleisiin yksilöihin, joille on tehty iänmääritys hampaiden juurisementin vuosirenkaiden perusteella (Matson's laboratory, Manhattan, Montana, USA). Ikätiedon avulla laskettiin yksilöiden tarkka syntymävuosi, minkä jälkeen yksilöt ryhmiteltiin kolmen vuoden aikajaksoihin syntymävuoden perusteella, jotta näytemäärät ryhmien sisällä saatiin riittävän suuriksi ja vertailukelpoisiksi (Taulukko C1). Kolme vuotta vastaa pyöreästi suomalaisille susille arvioitua sukupolven pituutta 3,4 vuotta (Aspi ym. 2006). Ennen vuotta 2014 kerätyt näytteet on genotyyppitetty Oulun yliopistossa ja sitä tuoreemmat näytteet Luonnonvarakeskuksen toimeksiannosta Turun yliopiston evoluutiobiologian sovelluskeskuksessa.

Taulukko C1. Pidemmän aikavälin aineisto, joka koostuu kudosnäytteistä vuosilta 1995–2018. Näytteet on jaettu kolmen vuoden pituisiin sukupolviin yksilöiden 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

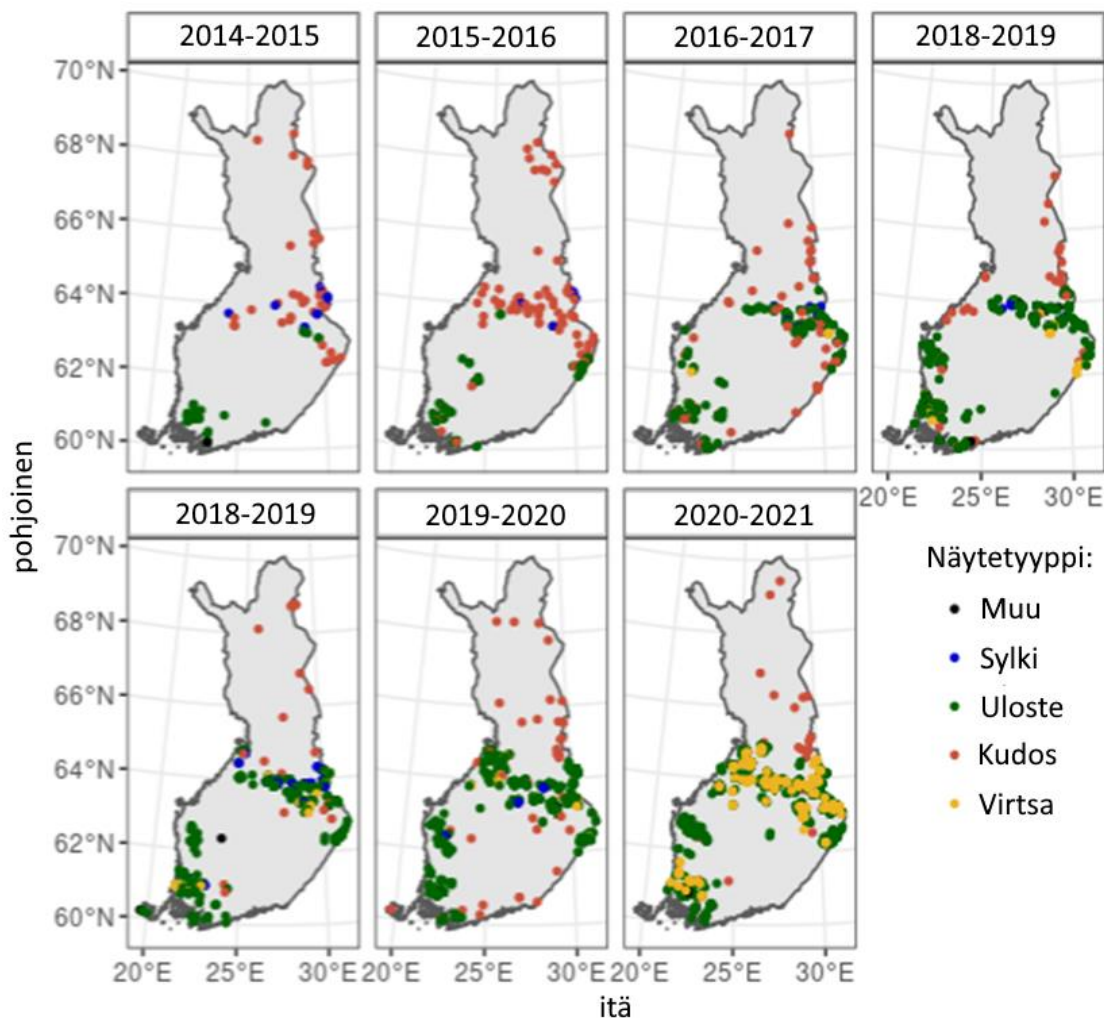
2.2 Kannanseuranta-aineisto vuosilta 2014–2021

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

Näytteet ovat pääosin noninvasiivisesti kerättyjä, eli ne ovat luonnosta löytyneitä näytteitä, esimerkiksi ulostenäytteitä, eikä näytteenotto ole häirinnyt tutkittavaa lajia. Noninvasiiviset näytteet ovat peräisin elävistä eläimistä ja näin ollen sama yksilö voi esiintyä aineistossa useana eri vuonna. Koska susikannan seuranta noudattelee metsästysvuotta (1.8.–31.7.) ja näytekeräys tapahtuu pääosin talvella, tässä raportissa mainitut näytekeräyskaudet sisältävät kaksi vuosilukua. Aineiston runsain näytetyyppi ovat ulostenäytteet, joita vapaaehtoiset kerääjät ja Luken työntekijät sekä muut viranomaiset ovat keränneet talvikauden aikana (Taulukko C2). 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 näytteet näiltä vuosilta (2014–2021) on sisällytetty tähän aineistoon, sillä ne ovat runsaudeltaan toiseksi suurin näytetyyppi, joten niiden lisäys mahdollistaa kattavan otannan populaatiosta. Erityisen runsas kudosaaineisto kerättiin kausina 2014–2015 ja 2015–2016, jolloin kannanhoidollisen metsästyksen seurauksena jopa 30 % keräyskauden näytteistä oli kudoksenäytteitä. DNA-näytteiden määrä sekä näytteidenkeräysalueiden laajuus ovat kasvaneet vuosien aikana (Kuva C1). Erityisesti ulostenäytteitä on kerätty vuosi vuodelta enemmän, joten niiden osuus kaikista näytteistä on kasvanut huomattavasti (Taulukko C2).

Taulukko C2. Erityyppisten näytteiden määrät kullakin näytekeräyskaudella. Muu-kategoria sisältää harvinaiset näytetyypit kuten karva- ja verinäytteet. Yhteensä näytteitä oli 5019 kpl, mutta tieto näytetyypistä puuttui viidestä näytteestä. Lähde: Luonnonvarakeskus.

Keräyskausi	Uloste	Kudos	Virtsa	Sylki	Muu	Yhteensä
2014–2015	171	42	2	17	6	238
2015–2016	256	75	5	7	0	343
2016–2017	506	63	7	31	1	608
2017–2018	560	26	53	33	13	685
2018–2019	589	27	41	53	8	718
2019–2020	776	36	31	12	8	863
2020–2021	1286	37	221	0	15	1559



Kuva C1. Sudeksi tunnistettujen näytteiden keräyssijainnit ja näytetyypit kaikkina kannanseurannan näytteidenkeräysvuosina (2014–2021). Muu-kategoria sisältää harvinaiset näytetyypit kuten karva- ja verinäytteet. Lähde: Luonnonvarakeskus.

Vuoteen 2021 asti Luonnonvarakeskus on tilannut näytteiden genotyyppityksen ja yksilöntunnistuksen Turun evoluutiobiologian sovelluskeskuksesta. Analyysissä 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 (yli 15 mikrosatelliittilokusta). Kettu- ja supikoiranäytteet karsiutuivat tässä vaiheessa automaattisesti, sillä niiden genotyyppityksen onnistuminen oli tätä heikompaa. Genotyyppityksen jälkeen näytteet on analysoitu susien ja koirien välisten risteymien tunnistamiseen käytetyllä analysointiohjelmalla (NewHybrids; Anderson & Thompson 2002). Ohjelma antaa todennäköisyyden sille, onko yksilö susi, koira vai niiden välinen risteymä. Analyysissä 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 laika-rotuisten koirien näytteistä (N=35), jotka

genotyypitettiin Oulun yliopistossa ja aineisto luovutettiin Turun evoluutiobiologian sovelluskeskuksen käyttöön.

Taulukko C3. Analysoitujen näytteiden ja yksilöiden määrät kannanseuranta-aineistossa 2014–2021. Uudelleenotantatahti kuvaa sitä, kuinka monta kertaa yksilö on keskimäärin tavattu DNA-näytteissä saman vuoden aikana. Lähde: Luonnonvarakeskus.

Keräys- kausi	Analysoidut näytteet	Onnistuneet analysit (susi tai koira)	Onnistumis- %	Susien yksilö- määrä	Uudet yksilöt	Uudelleen- otantatahti
2014-2015	238	175	73,5	80	80	2,2
2015-2016	343	252	73,5	119	99	2,1
2016-2017	608	452	74,3	174	143	2,6
2017-2018	685	517	75,5	158	87	3,3
2018-2019	718	560	78,0	201	131	2,8
2019-2020	863	697	80,8	237	128	2,9
2020-2021	1564	1207	77,2	314	185	3,8

Kannanseuranta-aineisto käsittää yhteensä 5019 näytettä, joista tunnistettiin yhteensä 853 yksilöä. Kun eri keräysvuosina tavattuja yksilöitä verrattiin keskenään, 853 sutta (66 %) tavattiin vain yhtenä keräyskautena ja loput 430 sutta (34 %) tavattiin 2–7 keräyskaudella (Taulukko C3).

2.3. Aineisto Fennoskandian susipopulaatioista

Skandinavian susipopulaatiosta otettiin 20 aikuisen suden satunnaisotos vuosilta susista, jotka olivat kuolleet vuosien 2017–2021 välillä (Taulukko C4). Nämä sudet olivat kuolleet liikenteessä tai metsästetty kannanhoidollisin tai vahinkoperusteisin luvuin. Skandinavian susikanta asuu maantieteellisesti ahtaalla alueella, eikä sillä ole havaittu geneettistä populaatorakennetta. Näistä seitsemäntoista genotyypitettiin onnistuneesti 17 mikrosatelliitin suhteen Oulun yliopistossa. Venäjän Karjalan susipopulaatiota puolestaan edusti 30 sutta, jotka oli metsästetty Äänisen luoteis- ja itärantojen ympärillä vuosina 2015–2018 (Taulukko C4). Kyseiset näytteet oli genotyypitetty aiemmin 16 mikrosatelliittilokuksella Oulun yliopistossa (puuttuva lokus AHT121).

Saadaksemme Suomen susikannan eri osista vertailukelpoisen otoksen verrattuna aineistoihin Skandinavian ja Venäjän susista, valittiin aikuiset sudet vuosilta 2015-2019 seuraavilla perusteilla: 1) yksilöt, joilla on sukulaisuusanalyysin perusteella jälkeläisiä, 2) aikuiset sudet, joilta oli pannoituksen yhteydessä kerätyt sylkinäyte, 3) kuolleet yksilöt, jotka oli määritetty vähintään 2-vuotiaiksi hampaiden sementin vuosirenkaiden perustella, ja 4) yksilöt, joiden on oltava yli 2-vuotiaita perustuen niiden genotyyppien toistuvuuteen eri vuosina kannanseuranta-aineistossa.

Näillä perusteilla jäi osa-aineistoon 173 yksilöä, joista 99 oli Itä-Suomesta, 34 Pohjanmaalta, ja 41 Varsinais-Suomesta (Taulukko C4). Itä-Suomen susien yliedustus johtuu alueella myönnettystä monista vahinkoperusteisista metsästysluvista. Maantieteellisten erojen tasoittamiseksi otettiin Itä-Suomen susien joukosta satunnaisesti 34 yksilön otos käyttäen python-työkalua subsample 0.0.6 (Butler 2013).

Geneettisten analyysien perusteella Pohjanmaan ja Lounais-Suomen sudet kuuluivat samaan länsisuomalaiseen susikantaan (yht. N=75), joka erosi itäsuomalaisesta susikannasta (N=34)

(ks. luku 4.1), joten tätä maantieteellistä jakoa hyödynnettiin myöhemmissä analyyseissä erottamaan Suomen osapopulaatiot toisistaan.

Taulukko C4. Aineisto Fennoskandian susipopulaatioiden vertailuun käytetystä aineistosta. Lähde: Luonnonvarakeskus ja Oulun yliopisto.

Keräysalue	Aineiston lähde	Näytemäärä	Keräysvuodet
Suomi	Itä-Suomi	34	2015–2019
	Pohjanmaa	34	2015–2019
	Lounais-Suomi	41	2015–2019
Skandinavia	Ruotsi ja Norja	20	2015–2019
Venäjä	Karjala	30	2015–2018

2.4 Kokogenomiaineisto vuosilta 2000–2016

Aineistona käytettiin aiemmin julkaistuja (Smeds ym. 2019 ja 2021) kokogenomisekvenssejä 95 suomalaisesta ja 14 venäjänkarjalaisesta sudesta. Suomalaisten susien kudosnäytteet oli kerätty vuosina 2000–2016 eri puolilta Suomea (Valtonen ym. 2021) ja niistä 81 yksilön ikä oli tiedossa, joten niiden syntymävuosi pystyttiin laskemaan. Suomalaisten susien syntymävuodet ajoittuivat vuosiin 1994–2016. Sekvenssidata oli erittäin korkealaatuista (sekvenssointisyvyys 30x) ja siitä johdetut genotyypit valittiin huolella genotyypitysvirheiden välttämiseksi.

3 Menetelmät

3.1 Aineistojen esikäsittely

3.1.1. Mikrosatelliittiaineisto

Kaikki tutkimuksessa käytetyt mikrosatelliittiaineistot ja niiden osa-aineistot (kuvattu luvuissa 2.1.–2.3.) testattiin GenePop-ohjelmaa v. 4.7 (Raymond & Rousset 1995) käyttäen, noudattamatta Hardy-Weinberg-tasapainoa tai ilmeneekö niissä kytkentäepätasapainoa mikrosatelliittilokusten välillä. Kummassakin analyysissä käytettiin väärin positiivisten poissulkemiseksi Bonferroni-korjausta, jossa tavoiteltu merkitsevyytaso jaetaan testien lukumäärällä, ja näin laskettua arvoa käytetään jokaisessa yksittäisessä testissä.

3.1.2 Kokogenomiaineisto

Aluksi raaka-SNP:t (N=23 756 969) suodatettiin vcftools 0.1.16 -ohjelmalla (Danecek ym. 2011) noudattamalla tarkasti samoja vaiheita kuin alkuperäisessä julkaisussa. Otimme mukaan vain bialleliset autosomaaliset SNP:t (kromosomeissa 1-38) ja käytimme seuraavia suodatusvaiheita: min GQ 30, MAF 0,05, suurin puuttuva tietomäärä 5 %, $10x < \text{keskimääräinen DP} < 2x$ genomien keskiarvo, poistamalla vain heterotsygoottiset ja/tai homotsygoottiset kohdat ja kohdat He yllimäärä ($p < 0,001$, —hardy). Tämä suodatus antoi 9 556 026 SNP:iä, jota ohensimme edelleen PLINK v. 1.90 (Purcell ym. 2007) poistamalla lokukset, joiden välillä oli vahva kytkentä (—indep-pareittain 50 1 0,5, ts. jokaisesta SNP-parista, jotka sijaitsivat enintään 50 kbp etäisyydellä toisistaan ja joiden korrelaatiokerroin oli suurempi kuin 0,5, toinen SNP poistettiin), minkä jälkeen jäljelle jäi 1 470 952 SNP:iä. Lopuksi vähensimme markkereiden määrää sisällyttämällä vain SNP:t, joiden välillä oli vähintään 400 kbp etäisyys (tämä oli välttämätöntä, koska NeEstimator

ei pysty käsittelemään miljoonia markkereita). Ne-analyseissä käytettiin karsittua 5488 SNP:in aineistoa.

3.2 Fennoskandian susikantojen geneettinen rakenne ja muuttoliike

Suomen, Skandinavian ja Venäjän Karjalan susikantojen välisiä yhteyksiä sekä Suomen susipopulaation mahdollista jakautumista pienempiin osapopulaatioihin tutkittiin käyttämällä R-laskentaympäristössä analysointipakettia LEA (Frichot & Francois 2015), jonka avulla suoritettiin pääkomponenttianalyysi (PCA), sekä Admixture-analyysi (Alexander ym. 2009). Jälkimmäisessä aineisto ajettiin K:n (kuvaava erilaistuneiden osapopulaatioiden määrää) arvoilla 1-10 (parametrit: $\alpha = 100$, $\text{entropy} = T$) kymmenellä toistolla, jonka jälkeen todennäköisimmät populaatiot voitiin todeta cross-entropy-kuvaajan avulla. Admixture-analyysin jälkeen laskettiin parittaiset F_{ST} -arvot (Weir & Cockerham 1984 -estimaattori) viiden maantieteellisen alueen (taulukko C4) välillä. PCA-, Admixture- ja F_{ST} -analyysien tuloksia käytettiin alueiden jakamiseksi geneettisiin osapopulaatioihin. Uuden osapopulaatiojaon mukaisille osapopulaatioille laskettiin alleelirikkaus (R-paketti PopGenReport) ja F_{IS} (Genepop) geneettisen monimuotoisuuden ja sukusiitoksen vertailemiseksi alueiden välillä.

RUBIAS-ohjelmaa (Moran & Anderson 2018) käytettiin eri susipopulaatioille tyypillisten yksilöiden geneettiseen tunnistamiseen ja mahdollisten immigranttien tunnistamiseen Suomessa kerätyssä aineistossa. Vertailuaineistona käytettiin yksilöitä (N=93), jotka edustavat kutakin tunnistetuista geneettisistä osapopulaatioista (Skandinavia, Länsi-Suomi, Itä-Suomi/Venäjä) vähintään 85 % todennäköisyydellä Admixture-analyysin perusteella (katso yllä). Tämän vertailuaineiston avulla RUBIAS-ohjelmalla pystyttiin määrittämään kaikille kannanseuranta-aineiston (N=853) yksilöille niiden todennäköisin lähtöpopulaatio. Kannanseuranta-aineiston eri vuosien tuloksista piirrettiin karttakuvat, joihin merkittiin eri värein eri osapopulaatioille tyypilliset yksilöt. Yksilöt, joiden todennäköisyys kuulua mihinkään näistä oli alle 85 %, merkittiin genotyypiltään sekoittuneiksi (*admixed*). 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 sisällä, sekä osapopulaatioiden ja naapurimaiden susikantojen välillä (aineisto kuvattu luvussa 2.3.) arvioitiin BayesAss-ohjelmalla (Wilson & Rannala 2003). Aluksi ajettiin testiajo kummallekin aineistolle oletusparametreillä ja parametrejä korjattiin varsinaiseen ajoon taulukon C5 mukaisesti). Ajo tehtiin kummallekin aineistolle kolme kertaa ja koska tulokset olivat yhteneviä, ajot katsottiin konvergoituneiksi. Ohjelman tuottamia arvioita migraationopeudesta käytettiin efektiivisten migranttien määrän arvioimiseen yhden sukupolven aikana, niin että migraatiotahti kerrottiin efektiivisellä populaatiokoolla.

Taulukko C5. BayesAss-analyysin parametrit, joita muutettiin oletusarvoista testiajon perusteella. Lähde: Luonnonvarakeskus.

Aineisto	Muutetut parametrit
Itä-Suomi ja Länsi-Suomi	- a0.3 ja -m0.2
Itä-Suomi/Venäjän Karjala, Länsi-Suomi ja Skandinavia	- a0.3, - f0.2 ja - m0.2

3.3 Ajalliset ja maantieteelliset muutokset geneettisessä monimuotoisuudessa

Standardoitu yksilökohtainen heterotsygotia-aste (sMLH) määritellään yksilön heterotsygoottisten lokusten määränä jaettuna populaation keskimääräisten lokuspohjaisten heterotsygotia-asteiden summalla (Coltman ym. 1999, Slate ym. 2004). Korkea heterotsygotia-aste kertoo yksilön korkeasta geneettisestä monimuotoisuudesta, kun taas matala heterotsygotia-arvo viittaa sukusiitokseen, joka vähentää yksilöiden geneettistä monimuotoisuutta. Yksilökohtaiset heterotsygotia-asteet laskettiin sekä kuolleiden susien kudoksenäytteisiin pohjautuvasta aineistosta (v. 1995–2018, luku 2.1.) että kannanseuranta-aineistosta (v. 2014–2021, luku 2.2.), käyttämällä R-laskentaympäristön (versio 4.0.5) analysointipakettia inbreedR (Stoffel ym. 2016). Kolmen vuoden aikajaksoihin jaetun kudoksenäyteaineiston ryhmille (katso luku 2.1) laskettiin keskiarvot ja kullekin ryhmälle tehtiin oma viulukuvaaja R-laskentaympäristön paketilla ggplot2 (Wickham 2016) siten, 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-aineiston yksilöt jaettiin puolestaan alueellisiin ryhmiin (taulukko C4), joille laskettiin vuosittaiset keskiarvot.

Susien yksilökohtaisten heterotsygotia-asteiden maantieteellisen ja ajallisen vaihtelun visualisoimiseksi kukin kannanseuranta-aineiston näytevuoden yksilöt jaettiin näytteiden keräyspaikan mukaan Itä- tai Länsi-Suomeen (Lounais-Suomi ja Pohjamaa yhdistettynä) kuuluviksi ja tuloksista piirrettiin edellä kuvatulla tavalla viulukuvaajat. Tämän lisäksi kukin yksilö sijoitettiin kartalle ja niille annettiin värikoodit riippuen yksilön heterotsygotia-asteesta. Karttakuvat tehtiin käyttämällä R-laskentaympäristön paketteja ggplot2 (Wickham 2016), rgdal (Bivand & Keitt 2010) ja sf (Pebesma 2018). Näytteet, joille ei ollut sijaintitietoja, poistettiin (n=18 koko aineistossa).

Muiden geneettistä monimuotoisuutta mittaavien estimaattien laskemiseen käytettiin kannanseuranta-aineiston (2.2.) kaikkia yksilöitä kaikilta keräyskausilta (N=1283). Aineistoista laskettiin sekä havaittu (H_o) että odotettu heterotsygotia (H_e ; havaittujen alleelifrekvenssien perusteella laskettu heterotsygotia, olettaen että populaatio on Hardy-Weinbergin tasapainossa) ja alleelirikkaus (A_{R_i} ; näytekokoon suhteutettu alleelien keskimääräinen lukumäärä) käyttäen R-laskentaympäristön analysointipaketteja adegenet (Jombart 2008) ja PopGenReport (Gruber & Admack 2015). Sukusiitosarvot (F_{IS}) laskettiin Genepop-ohjelmalla. Kyseinen arvo mittaa, onko populaatiossa odotetun heterotsygotian vajeusta tai ylimäärää. Jos arvo on lähellä nollaa, heterotsygoottien (kaksi erilaista alleelia lokuksessa) ja homotsygoottien (kaksi samaa alleelia lokuksessa) lukumäärät ovat HW-tasapainossa. Jos arvo on positiivinen, esiintyy populaatiossa odotettua enemmän homotsygoottisia yksilöitä. Tilastollisen merkitsevyyden testaukseen käytettiin R-laskentaympäristön lineaariregressiota käyttämällä näytteidenkeräysvuotta ajallisena muuttujana. Kannanseuranta-aineiston kohdalla tulee huomioida, että se on erittäin kattava otos populaatiosta sisältäen niin lähisukulaisia kuin päällekkäisiä sukupolvia, sekä eri määrän yksilöitä vuosittain. Sen vuoksi havaitun (H_o) ja odotetun heterotsygotian (H_e) sekä sukusiitosarvon (F_{IS}) arvot ovat informatiivisia suhteessa toisiinsa, mutta näiden absoluuttiset arvot voivat olla epätarkkoja.

3.4 Tulevaisuuden efektiivisen populaatiokoon ja sukusiitosasteen mallinnus

GESP-ohjelmaa (Olsson ym. 2017) käytettiin lyhyen ja pitkän aikavälin efektiivisen populaatiokoon ja sukusiitaisuuden muutosten mallintamiseen Suomessa ja Fennoskandiassa. Ohjelmistoa voidaan käyttää jakautuneisiin populaatioihin ja sen avulla voidaan arvioida efektiivistä populaatiokokoa, joka heijastaa sukusiitoksen muutosta sekä geneettisen ajautumisen että migraation tuloksena. Mallit ajettiin käyttäen empiirisiä arvioita nykyisten populaatioiden

demografisista parametreista (migraatio, sukusiitos, efektiivinen populaatiokoko ja kannan koko). Ensimmäisessä skenaariossa mallinsimme Suomen suljettuna populaationa, ilman geenivirtaa mistään naapurimaasta, vetäen populaatorajan pitkin valtakunnallisia rajoja. Toisessa skenaariossa mallinsimme Suomen alapopulaatiot osana suurempaa susikantaa, joka käsittää Suomen, Skandinavian ja Venäjän Karjalan. Molemmat skenaariot ajettiin lisäksi asettamalla migraation määrä nolnaan (muut populaatioparametrit pidettiin entisellään), jotta voitiin tutkia geenivirran vaikutusta populaatioiden elinvoimaisuuteen (efektiivisen koon ja sukusiitosasteen muutokset).

3.5 Suomen susikannan efektiivinen populaatiokoko

Suomen susikannan nykyistä efektiivistä populaatiokokoa (N_e) arvioitiin NeEstimator v. 2.1 ohjelmalla (Do ym. 2014). NeEstimator käyttää harhakorjattua versiota kytkentäepätasapainoon perustuvasta menetelmästä (Hill 1981; Waples 2006; Waples & Do 2010) arvioitaessa tämänhetkistä efektiivistä populaatiokokoa. Mikrosatelliitteihin perustuvien populaatorakenteen tulosten perusteella efektiivinen populaatiokoko arvioitiin Itä- ja Länsi-Suomen osakannoille erikseen sekä kullekin kannanseurantavuodelle erikseen (2014–2021). Kytkentäepätasapainoa voidaan käyttää efektiivisen populaatiokoon estimointiin, koska sen voimakkuus riippuu populaatiokoosta: mitä pienempi populaatio, sitä enemmän kytkentäepätasapainoa esiintyy. Populaatioissa harvinaisena esiintyvät alleelit (ts. alhaisen alleelifrekvenssin alleelit) voivat vääristää efektiivisen populaatiokoon estimaatteja, joten analyysit tehtiin käyttäen minimialleelifrekvenssiä (MAF, minimum allele frequency) 0,05, jolloin tätä arvoa pienemmillä frekvensseillä esiintyvät alleelit tulivat poistetuiksi. Ne-arviot voivat olla alaspäin vinoutuneita populaatioaineistoa käytettäessä (kuten tässä), mutta osa tästä vinoumasta voidaan kompensoida ottamalla kuhunkin populaatio-otokseen sukupolven pituutta vastaavan kohorttien määrän. Suden sukupolven pituudeksi on arvioitu noin 3,4 vuotta (Aspi ym. 2006), ja nämä seurantavuoden näytteet sisältävät siis todennäköisesti 3 kohorttia (Waples, Antao & Luikart 2014). N_e/N_c -suhdelukujen laskemiseen käytettiin Itä-Suomen ja Länsi-Suomen kanta-arvioita, jotka löytyvät seurantavuosien 2014–2015 ja 2020–2021 välisenä aikana tuotetuista keväisistä kanta-arvioreporteista ja -lausunnoista, olettaen että 15 prosenttia susista oli vaeltajia. Kummankin alueen osuuksia sovellettiin sitten syksyn arvioihin, jotka otettiin populaatiomallinnuksen tuloksista (Liite A). N_e/N_c -suhde laskettiin käyttäen saman vuoden kanta-arviota, koska kanta sisältää päällekkäisiä sukupolvia. Venäjän osalta arvioitu susikanta samana vuodenaikana ja ajanjaksona oli 400–450 (K. Tirronen ym. julkaisematon) ja Skandinaviassa keskimäärin 420 yksilöä (332–546 95 % todennäköisyydellä; M. Åkesson, suullinen tiedonanto). Analyyseissä paritumisjärjestelmäksi valittiin yksiviivoisuus (monogamy).

Skandinavian osalta Ne-arvioinnissa käytettiin eri aineistoa kuin muissa analyyseissa; Skandinavian susikannan efektiivinen populaatiokoko arvioitiin vuosina 2015–2019 kerätyistä 110 aikuisen yksilön kudospäätteistä, jotka oli genotyyppitetty samojen mikrosatelliittien suhteen kuin Åkesson ym. (2022). Tämä lisäsi näytteiden määrää efektiivisen populaatiokoon arviointia varten ja teki skandinaavisesta aineistosta paremmin vertailukelpoisen suomalaisen aineiston kanssa.

Efektiivistä populaatiokokoa arvioitiin myös kokogenomiaineistosta (2000–2016). Samoin kuin kannanseuranta-aineisto, kokogenominäytteet jaettiin Länsi-Suomen ($N=10$) ja Itä-Suomen ($N=48$) osapopulaatioihin ja N_e arvioitiin erikseen kummallekin. Koska Itä-Suomen kanta on läheisessä yhteydessä Venäjänkarjalan susikantaan, eivätkä kannat eroa geneettisesti toisistaan mikrosatelliittianalyyseillä saatujen tuloksien perusteella, arvioimme efektiivisen populaatiokokoa myös Karjalan ($N=14$) ja Itä-Suomen näytteille yhdessä. Kokogenomiaineiston analyyseissä käytettiin samoja asetuksia kuin kannanseuranta-aineistolla.

Kokogenomiaineistolla pystyttiin arvioimaan lisäksi efektiivisen populaatiokoon historiallista trendiä (300 sukupolvea taaksepäin) nykypäivän genomiaineistossa havaitun muuntelun pohjalta käyttäen ohjelmaa SNeP v.1.1 (Barbato ym. 2015). Ohjelmassa käytettiin pienintä alleelifrekvenssin rajaa 0,05 ja trendi arvioitiin erikseen molemmille osapopulaatioille (Länsi- ja Itä-Suomi). Kokogenomiaineistoa käyttäen voidaan katsoa historiaan, kun geneettiset prosessit ja niiden nopeus tunnetaan. SNeP-ohjelma perustuu kytkentäepätasapainomenetelmään, jossa korrelaatiokerroin lasketaan koko aineiston kaikkien lokusparien välille. Sen jälkeen efektiivinen populaatiokoko arvioidaan tämän korrelaation (r^2), rekombinaationopeuden (c) ja N_e :n välisen suhteen $E(r^2) = (1+4N_e c)^{-1}$ perusteella.

N_e -arviot voivat olla vinoutuneita, jos aineisto sisältää päällekkäisiä sukupolvia, ja tämän vaikutuksen vähentämiseksi analysoimme kokogenomiaineiston myös kolmen vuoden kohortteina (1994–1997, 1998–2000, 2001–2003, 2004–2006, 2007–2009, 2010–2012 ja 2013–2016) kuten julkaisussa Jansson ym. (2012). Nämä kohortit vastaavat Suomen susikannalle arvioitua sukupolvenpituutta 3,4 vuotta (Aspi ym. 2006). Kun otos vastaa sukupolvenpituutta, LD-menetelmän antama estimaatti vastaa suunnilleen N_e -arvoa tälle sukupolvelle (Waples & Do 2010) ja sitä voidaan käyttää N_e/N_c -suhteen laskemiseen. Efektiivisen populaatiokoon ja kannankoon välinen suhde (N_e/N_c) laskettiin käyttäen Itä-Suomen kohorttia vuosilta 2013–2016, koska se oli ainoa, joka antoi luotettavan estimaatin (muissa kohorteissa pienet näytekoostivat luotettavien arvioiden saamisen). Kokogenomiaineistossa laskennassa käytettiin kannankoon harmonista keskiarvoa, joka oli laskettu edelliselle sukupolvelle (vuodet 2010–2012), koska käytetty N_e -estimaatti arvioi sukupolven vanhempien efektiivistä populaatiokokoa.

Testataksemme, ovatko kannanseuranta-aineiston ja kokogenominaineiston tuottamat N_e -estimaatit yhteneväiset, arvioimme N_e :n 41 itäsuomalaisesta yksilöstä, joista oli aineistoa molemmilla menetelmillä, käyttäen samoja ohjelmistoja ja asetuksia kuin yllä.

3.6 Pienimmän elinvoimaisen populaation arvioiminen epävarmuus huomioiden

Geneettisiltä ominaisuuksiltaan elinvoimaisessa populaatiossa efektiivisen populaatiokoon tulee lyhyellä aikavälillä (viisi sukupolvea) olla suurempi kuin 100 (Frankham ym. 2014). Kriteeriä vastaava todellinen yksilömäärä (GPEP) lasketaan arvioimalla ensin susikantaa kuvaava efektiivisen populaatiokoon ja kannankoon suhdeluku N_e/N_c . Tämä suhdeluvun avulla voidaan laskea kriteeriä $N_e > 100$ vastaava yksilömäärä.

Efektiiviseen populaatiokoon ja todelliseen yksilömäärään arvioihin sisältyy väistämättä tilastollista epävarmuutta, sillä kumpaakin voidaan arvioida vain otoksen perusteella ilman tarkkaa tietoa jokaisesta populaation yksilöstä ja niiden lukumäärästä. Tästä johtuen myös N_e/N_c -suhdelukuun liittyy todellisuudessa epävarmuutta. Tästä seuraa, että myös arvio GPEP:sta on epävarma. Epävarmuuden määrä voidaan laskea ja tulos esittää todennäköisyysjakauman avulla. Mikäli pienin elinvoimainen populaatio GPEP halutaan esittää yhtenä lukuna, epävarmuus voidaan huomioida valitsemalla, kuinka suuren riskin olemme valmiit hyväksymään sille, että todellinen GPEP on valittua GPEP-arvoa suurempi. Voimme siis valita esimerkiksi 10 prosentin riskin, että todellinen GPEP on valittua GPEP:a suurempi. On huomattava, että riskitason valinta ei ole tieteellinen kysymys, vaan kyse on päätöksentekijän asenteesta epävarmuuteen. Päätöksentekijän riskiasennetta voidaan pitää neutraalina, mikäli hän käyttää 50 % riskitasoa. Tätä pienempiä riskitasoja GPEP:n aliarvioimiselle voidaan pitää varovaisuusperiaatteen mukaisina. Pienempi riskitaso edustaa suurempaa varovaisuutta.

GPEP määritettiin rakentamalla hierarkkinen bayesialainen malli Suomen itäiselle ja läntiselle osapopulaatiolle. Mallin oletukset ovat:

- Kummankin populaation vuosittainen N_e/N_c -suhdeluku vaihtelee satunnaisesti vuosien välillä.
- Kummankin populaation keskiarvon ajatellaan olevan peräisin nisäkäslajien N_e/N_c -suhdelukujen superpopulaatiosta. Nisäkkäiden N_e/N_c -suhdelukuja ja niiden vaihtelua kuvaavaa ainestoa kerättiin kirjallisuudesta (Hoban ym. 2020).
- Jackknife-menetelmällä arvioitujen luottamusvälien oletetaan vastaavan likimäärin bayesilaisia todennäköisyysvälejä epäinformatiivisella priorilla laskettuna.
- Laskennassa käytetty N_c edustaa maaliskuun susikantaa.

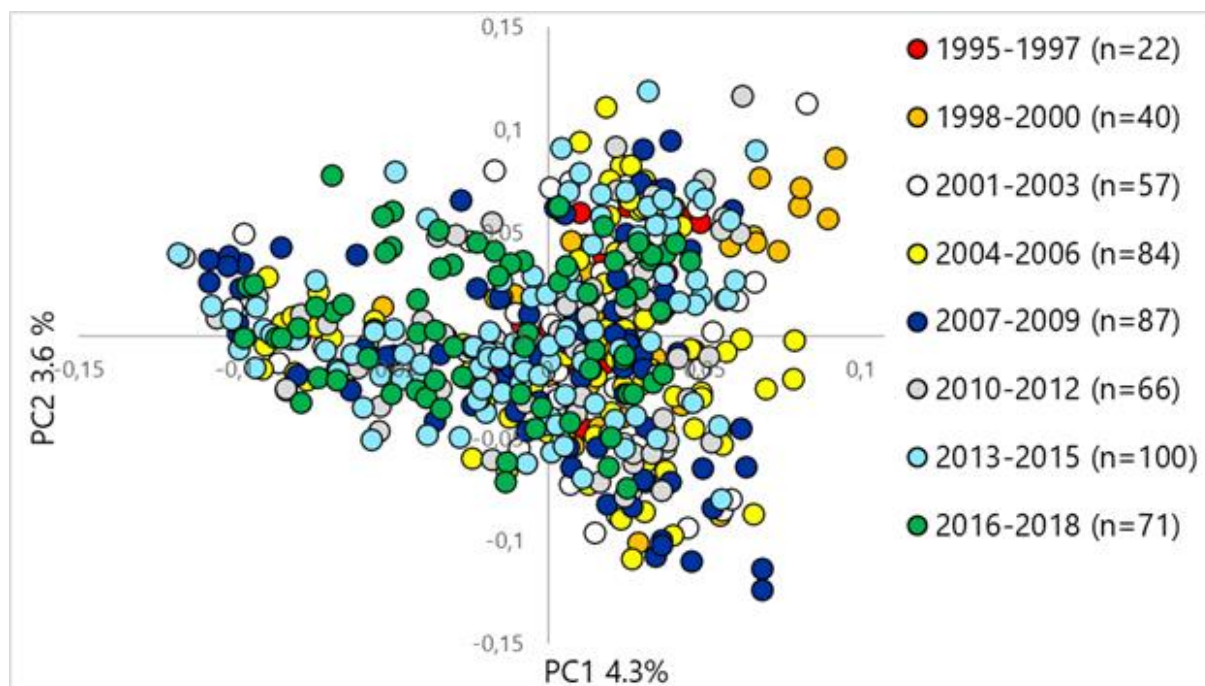
4. Tulokset

4.1. Fennoskandian susikannan rakenne ja muuttoliike

4.1.1 Pidempiaikainen kudoksenäyteaineisto 1995–2018

Havaitsimme merkittävän poikkeaman ($p < 0,001$) Hardy-Weinberg-tasapainosta kahdessa lokuksessa (C20.253 ja AHTH130), joten jatkoanalyysit tällä aineistolla tehtiin 15 mikrosatelliittilokuksella.

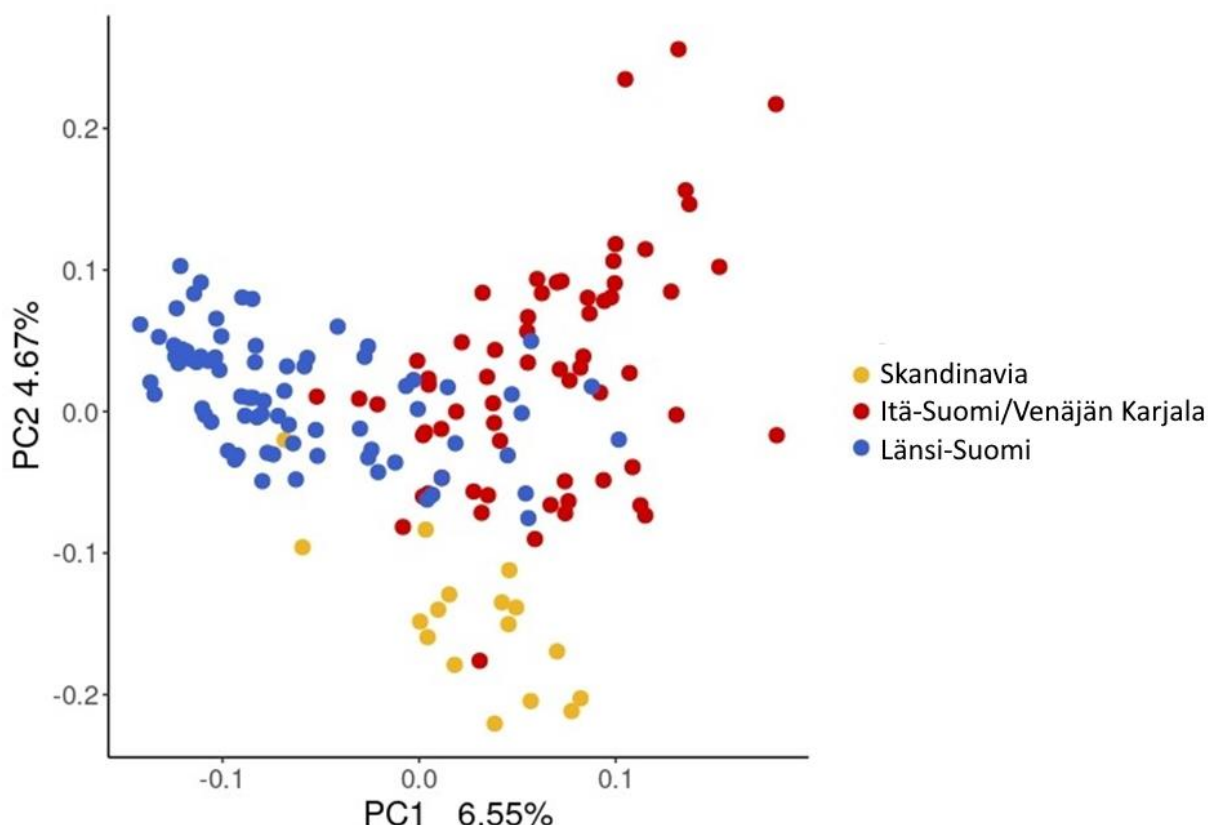
Pääkomponenttianalyysi (PCA) ei osoittanut viitteitä ajallisesta populaatorakenteesta suomalaisilla susilla vuosina 1995–2008. Kaksi ensimmäistä pääkomponenttia selitti yhdessä 7,9 % aineiston vaihtelusta (Kuva C2). Myöskään STRUCTURE-analyysissä ei havaittu alarakennetta tässä aineistossa, vaan todennäköisin populaatioiden lukumäärä (K) on yksi.



Kuva C2. Pääkomponenttianalyysi kudoksenäyteaineiston suomalaisille susille vuosilta 1995–2018. Yksilöt on jaettu kahdeksaan ryhmään syntymävuoden mukaan. Lähde: Luonnonvarakeskus ja Oulun yliopisto.

4.1.2. Kannanseuranta-aineisto vuosilta 2014–2021

Yksikään mikrosatelliittilokuksista ei poikennut HW-tasapainosta kaikilla viidellä alueella (Itä-Suomi, Lounais-Suomi, pohjalaismaakunnat, Skandinavia ja Venäjän Karjala), eikä lokusten välillä ollut kytkentää. Tämän tuoreemman kannanseuranta-aineiston perusteella tehdyn pääkomponenttianalyysin perusteella todennäköisin osapopulaatioiden määrä Fennoskandiassa oli kolme: 1) Skandinavian osapopulaatio, 2) Venäjän Karjalan ja Itä-Suomen osapopulaatio, sekä 3) Länsi-Suomen osapopulaatio (Lounais-Suomi ja pohjalaismaakunnat yhdessä) (Kuva C3). Myös Admixture-analyysin tulokset tukevat PCA-analyysin tulosta kolmesta osapopulaatiosta.



Kuva C3. Pääkomponenttianalyysi aikuisille susille, joiden näytteet on kerätty Skandinaviassa, Suomessa ja Venäjällä. Yksilöt ryhmittivät genotyyppejensä perusteella kolmeen maantieteelliseen klusteriin: Skandinavia, Itä-Suomi/Venäjän Karjala ja Länsi-Suomi. Analyysituloksissa havaitaan jonkin verran sekoittumista Itä-Suomen/Venäjän Karjalan ja Länsi-Suomen osapopulaatioiden välillä. Lähde: Luonnonvarakeskus.

Myös F_{ST} -tulosten perusteella osapopulaatioita on Fennoskandiassa kolme: Lounais-Suomen ja pohjalaismaakuntien välinen eriytyminen oli hyvin vähäistä verrattuna muihin alueisiin (Taulukko C6), joten yhdistimme ne Länsi-Suomen osapopulaatioksi. Itä-Suomen F_{ST} -arvot olivat verrattain alhaiset verrattuna kaikkiin muihin alueisiin, erityisesti Venäjän Karjalaan, mikä on sopusoinnussa PCA- ja Admixture-analyysien kanssa. Tämä viittaa siihen, että ko. valtakunnanrajan ylittävän alueen susikannoissa on paljon sekoittumista ja vahvaa samankaltaisuutta ja että ne ovat käytännössä samaa kantaa (Itä-Suomi/Venäjän Karjala). Skandinavian eriytyminen muista alueista oli suhteellisen suurta, mutta se muistutti eniten Itä-Suomen populaatiota.

Taulukko C6. Fennoskandian susikannan geneettinen eriytyminen viiden eri alueen välillä. FST-arvot alemmassa ja p-arvot ylempässä kolmiomatriisissa. Lähde: Luonnonvarakeskus.

	Itä-Suomi	Pohjalais- maakunnat	Venäjän Karjala	Lounais- Suomi	Skandinavia
Itä-Suomi	-	0,001	0,001	0,001	0,001
Pohjalais- maakunnat	0,050	-	0,001	0,001	0,001
Venäjän Karjala	0,040	0,063	-	0,001	0,001
Lounais- Suomi	0,081	0,014	0,103	-	0,001
Skandinavia	0,081	0,109	0,102	0,134	-

Laskimme geneettistä eriytymistä kuvaavat (F_{ST}) arvot vielä uuden osapopulaatiojaon pohjalta (Itä-Suomi ja Länsi-Suomi) ja sen perusteella eriytyminen oli suurinta Skandinavian ja Länsi-Suomen välillä (Taulukko C7). Eriytyminen Itä-Suomen/Venäjän Karjalan ja Länsi-Suomen osapopulaatioiden välillä oli hieman vähäisempää kuin Itä-Suomen/Venäjän Karjalan ja Skandinavian välillä. Länsi- ja Itä-Suomen välinen F_{ST} oli 0,063 ($P=0,001$).

Taulukko C7. Parittaiset FST-arvot Itä-Suomi/Venäjän Karjala, Länsi-Suomen ja Skandinavian välillä. FST-arvot alemmassa kolmiomatriisissa ja vastaavat p-arvot ylempässä kolmiomatriisissa. Lähde: Luonnonvarakeskus ja Oulun yliopisto.

	Länsi-Suomi	Itä-Suomi/ Venäjän Karjala	Skandinavia
Länsi-Suomi	-	0,001	0,001
Itä-Suomi/Venäjän Karjala	0,063	-	0,001
Skandinavia	0,122	0,083	-

BayesAss-analyysin perusteella yhden susisukupolven aikana liikkuu noin kolme lisääntyvää immigranttia kumpaankin suuntaan Itä-Suomen ja Länsi-Suomen välillä. Muuttoliike Skandinaviasta Länsi-Suomeen oli vähemmän kuin yksi lisääntyvä yksilö sukupolvessa, kun taas Itä-Suomen ja Venäjän Karjalan susikantaan liikkui noin kaksi lisääntyvää yksilöä sukupolvessa. Skandinavian suuntaan puolestaan muuttoliikettä oli enemmän Länsi-Suomesta (kaksi lisääntyvää yksilöä) kuin Itä-Suomesta/Venäjän Karjalasta (alle yksi lisääntyvä yksilö). Länsi-Suomesta Itä-Suomen/Venäjän Karjalan osapopulaatioon liikkui noin neljä lisääntyvää yksilöä, kun taas toiseen suuntaan muuttoliike oli noin kolme lisääntyvää yksilöä sukupolvessa.

Testataksemme RUBIAS-ohjelman kykyä tunnistaa susiyksilön lähtöpopulaatio mikrosatelliittigenotyypin perusteella, käytimme ensin Admixture-analyysien perusteella valikoitua verrokkiaineistoa suomalaisista, skandinaavisista ja venäläisistä susista (kuvattu luvussa 3.2.). Ohjelma tunnisti sataprosenttisesti oikean lähtöpopulaation kaikille vertailuaineiston yksilöille.

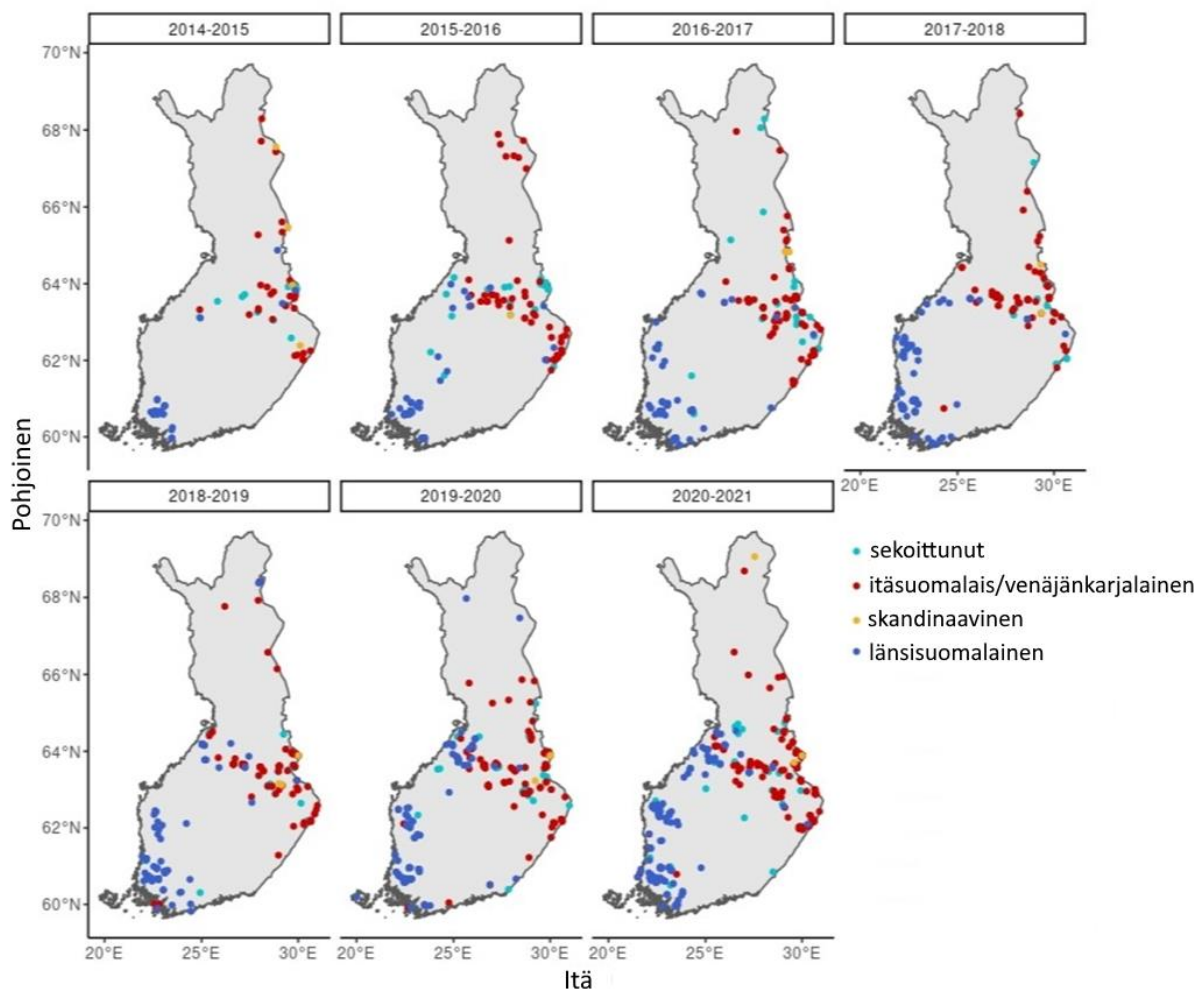
Varsinaisen kannanseuranta-aineiston tulokset viittasivat siihen, että 41,2 prosentilla kaikista Suomessa vuosina 2014—2021 genotyypitetystä susista oli länsisuomalainen genotyyppi, 39,5 prosentilla itäsuomalais/venäjänkarjalainen genotyyppi ja 1,6 prosentilla skandinaavinen genotyyppi. Loput 17,8 % oli genotyypiltään sekoittuneita (admixed). Vuosien mittaan nämä

osuudet ovat pysyneet varsin vakaina (Taulukko C8). Sekoittunut-luokka sisältää todennäköisesti todellisia sekoittuneita yksilöitä (eli niiden vanhemmat tai esivanhemmat ovat peräisin eri populaatioista), mutta myös yksilöitä, joiden syntyperää ei voitu ratkaista populaatioiden geneettisen samankaltaisuuden ja molekyyli-markkereiden rajallisen määrän vuoksi.

Taulukko C8. Todennäköisin alkuperäpopulaatio kaikille seurantavuosina 2014–2021 genotyyppitetyille susille. Sekoittunut genotyyppi -sarake käsittää kaikki yksilöt, joiden vastaavuus kaikkiin tutkimuksessa käytettyihin populaatioihin jäi alle käytettyjen raja-arvojen (ks. luku 3.2). Lähde: Luonnonvarakeskus ja Oulun yliopisto.

	Länsi-Suomi	Itä-Suomi/ Venäjän Karjala	Skandinavia	Sekoittunut genotyyppi
2014-2015	42,9 %	36,4 %	5,2 %	15,6 %
2015-2016	41,5 %	40,7 %	0,8 %	16,9 %
2016-2017	30,6 %	43,9 %	2,3 %	23,1 %
2017-2018	42,0 %	40,8 %	1,3 %	15,9 %
2018-2019	38,7 %	41,7 %	1,5 %	18,1 %
2019-2020	42,3 %	38,0 %	1,3 %	18,4 %
2020-2021	46,9 %	36,2 %	1,0 %	15,9 %

Länsisuomalainen genotyyppi on ajan mittaan levinnyt Lounais-Suomesta pohjalaismaakuntiin (Kuva C4). Yksilöitä, joilla on itäsuomalais/venäjänkarjalainen tai sekoittunut genotyyppi, on esiintynyt satunnaisesti aivan lounaisessa Suomessa, mutta sillä ei näytä olleen pysyvää geneettistä vaikutusta Länsi-Suomen osapopulaatioon. Itä-Suomen rajaseutua hallitsee itäsuomalais/venäjänkarjalainen genotyyppi, mutta kanta on täällä vähemmän yhtenäistä, sillä vaikutteita on sekä Skandinaviasta että Länsi-Suomesta. Myös poronhoitoalueen sudet ovat sekoitus eri geneettistä alkuperää olevia yksilöitä, varsinkin vuodesta 2018–2019, jolloin länsisuomalaisen genotyypin omaavia yksilöitä on havaittu skandinaavisten ja itäsuomalais/venäjänkarjalaisten genotyyppien lisäksi.



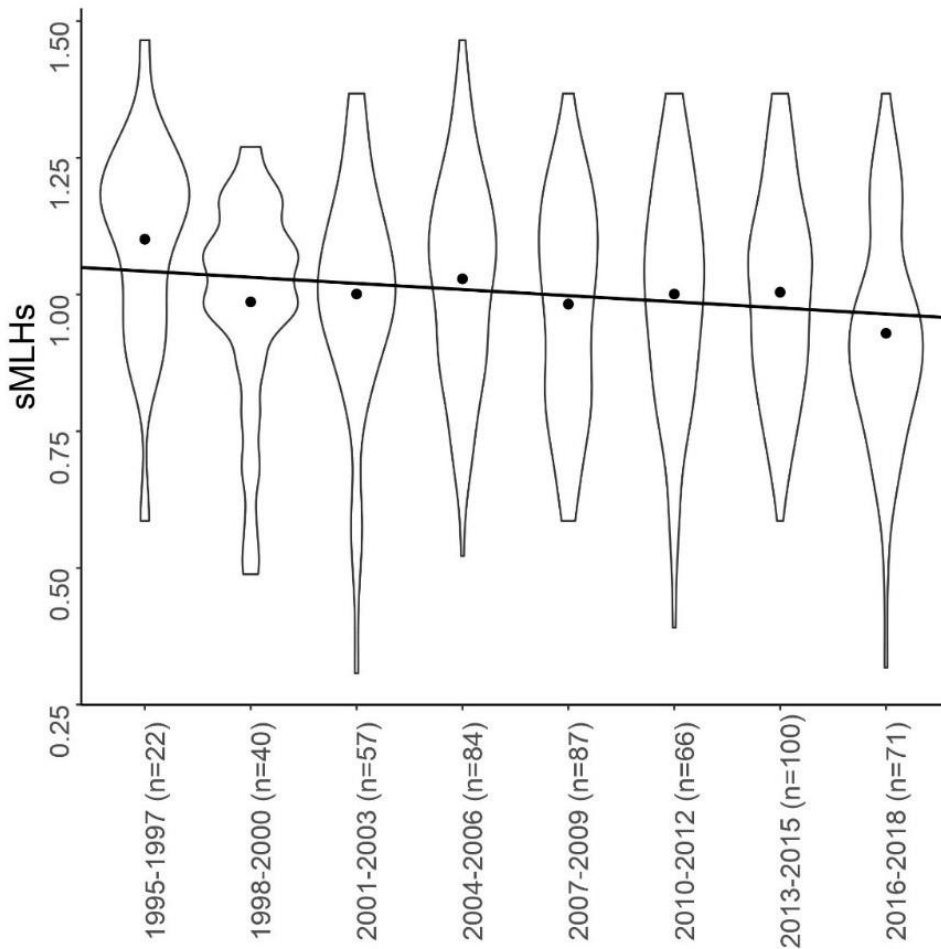
Kuva C4. Eri osapopulaatioista peräisin oleviksi susiksi tunnistettujen yksilöiden sijainnit Suomessa seurantavuosilta 2014–2021. Yksilöt on tunnistettu kuuluviksi yhteen neljästä luokasta: länsisuomalainen, itäsuomalais/venäjänkarjalainen, skandinaavinen tai sekoittunut genotyyppi. Jos vastaavuus kaikkiin tutkimuksessa käytettyihin populaatioihin jäi alle käytettyjen raja-arvojen (ks. Luku 3.2), yksilö katsotaan genotyypiltään sekoittuneeksi. Lähde: Luonnonvarakeskus ja Oulun yliopisto.

Kannanseuranta-aineistossa havaittiin yhdeksän todennäköisesti Skandinaviasta peräisin olevaa yksilöä. N_e erottuivat alleelisen koostumuksensa lisäksi myös suhteellisen alhaisen keskimääräisen standardoidun heterotsygotia-asteen (sMLH) perusteella (keskiarvo 0,67 vs. ~ 1 koko populaatiossa). Näistä susista kahdeksan ammuttiin poronhoitoalueella vuosina 2014–2019. Yksi näistä todennäköisistä skandinaavisista immigranteista tavattiin viimeksi seurantavuonna 2020–2021, ja alustavat sukulaisuusanalyysit viittaavat siihen, että se on mahdollisesti lisääntynyt. Efektiivinen maahanmuutto Skandinaviasta on siis vähemmän kuin yksi immigrantti sukupolven näiden alustavien tulosten perusteella.

4.2 Suomen susikannan geneettinen monimuotoisuus

4.2.1. Pidempiaikainen kudoksenäyteaineisto 1995–2018

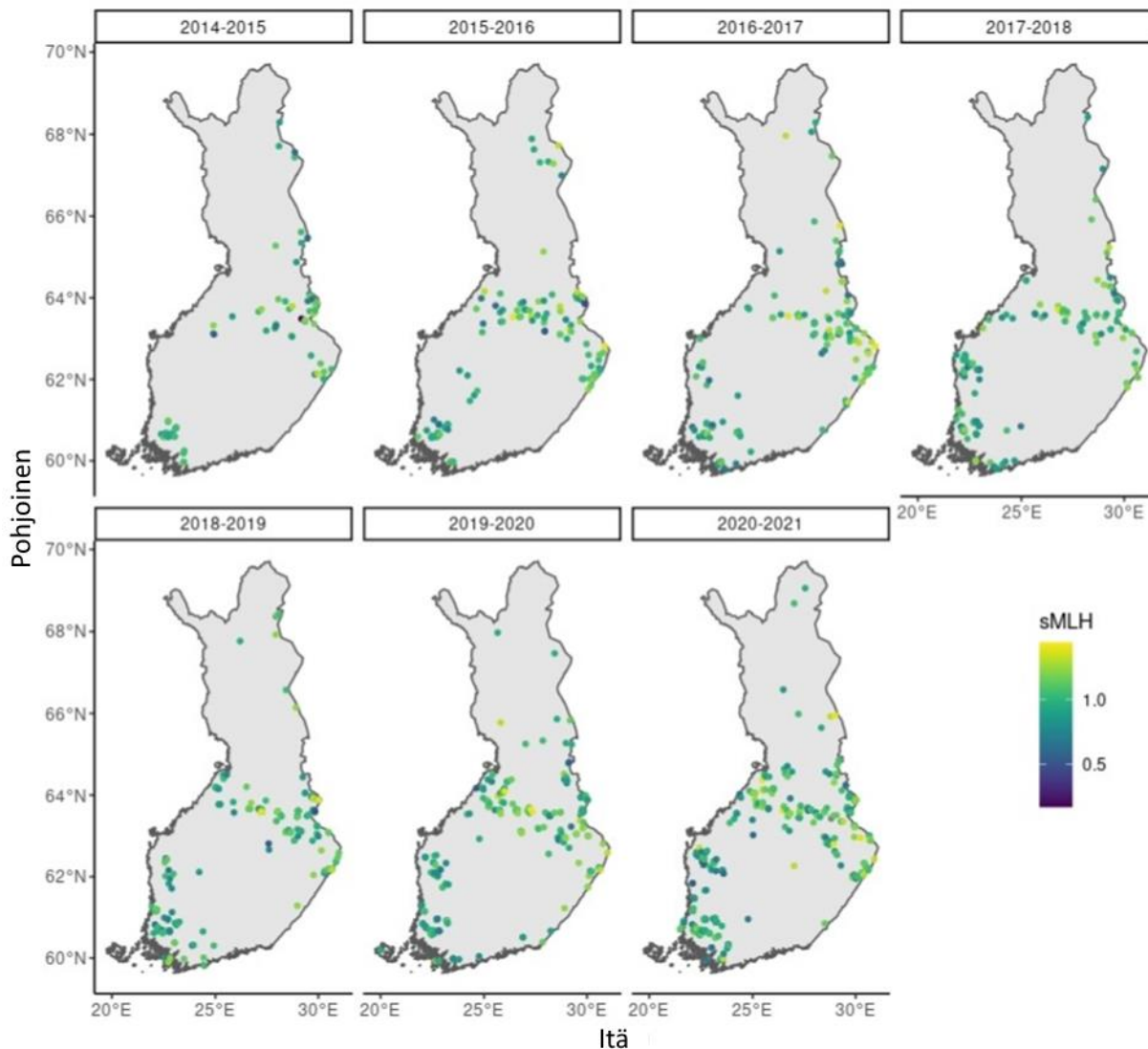
Regressioanalyysit osoittivat suomalaisten susien keskimääräisen yksilökohtaisen heterotsygotia-asteen (SMLH) lievää, mutta tilastollisesti merkitsevää laskua vuosina 1995–2018, kun käytettiin susien syntymävuosia (adjusted R² 0.01, F 6.87, p=0.009, kuva C5), mikä viittaa siihen, että yksilöt muuttuivat ajan myötä hieman sukusiittoisemmiksi. Merkitsevä lasku tapahtui kahden ensimmäisen sukupolven (1995–2000) välillä sekä myöhemmin viimeisten kahden sukupolven (2013–2018) välillä.



Kuva C5. Suomalaisten susien geneettinen monimuotoisuus on vähentynyt 1995–2018 välillä. Kuvassa kudoksenäyteaineiston yksilöiden heterotsygotia-aste (sMLH, engl. standardised multi-locus heterozygosity) sukupolvittain (N=527). Sukupolvet muodostettu syntymävuosien perusteella. Trendiviiva on sovitettu kauden keskiarvopisteiden perusteella. Lähde: Luonnonvarakeskus ja Oulun yliopisto.

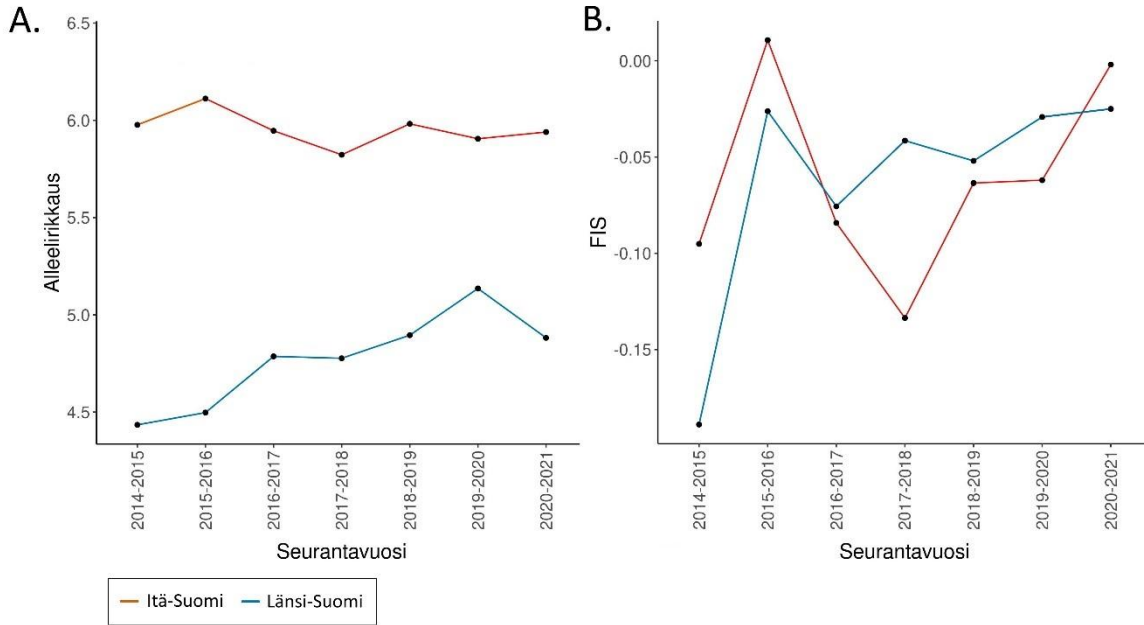
4.2.2. Kannanseuranta-aineisto vuosilta 2014–2021

Länsi-Suomen susien yksilökohtaiset standardoidut heterotsygotia-asteet (sMLH) olivat kokonaisuudessaan pienemmät kuin Itä-Suomessa vuosina 2014–2021 (Kuva C6) ja vaikuttaa siltä, että sukusiittoisuus on saattanut lisääntyä joissakin osissa Länsi-Suomea. Molemmissa osapopulaatioissa on yksilöitä, joilla on alhainen heterotsygotia-aste, erityisesti kolmen viimeisimmän seurantavuoden aikana, mutta Länsi-Suomessa myös korkean heterotsygotia-asteen omaavien yksilöiden määrä on lisääntynyt ko. vuosien aikana.



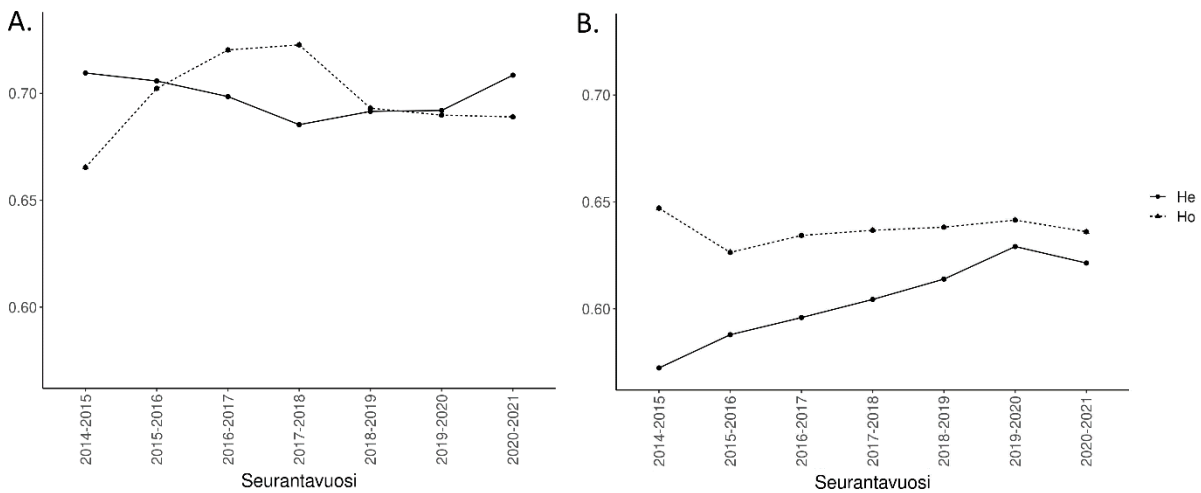
Kuva C6. Suomen susien yksilökohtaiset standardoidut heterotsygotia-asteet eri seuranta-
vuosina 2014–2021. Lähde: Luonnonvarakeskus.

Keskimääräinen alleelirikkaus (joka ottaa huomioon otoskoot) on korkeampi Itä-Suomessa verrattuna Länsi-Suomeen. Itä-Suomen alleelirikkaus kuitenkin väheni seurantavuodesta 2015–2016 vuoteen 2017–2018 (Kuva C7A). Alleelirikkaus näyttää vakiintuneen tämän jälkeen, mutta alemmalle tasolle vuoteen 2015–2016 verrattuna. Alleelirikkaus oli alhaisempaa Länsi-Suomessa kuin Itä-Suomessa, mutta se kasvoi tarkasteluaikana. Sukusiitoskerroin F_{IS} pieneni Länsi-Suomessa vuosien 2015–2017 ja Itä-Suomessa 2015–2018 välillä (Kuva C7B). Molempien osapopulaatioiden F_{IS} -arvot ovat kasvaneet siitä lähtien. Molempien osapopulaatioiden sukusiitosaste on kuitenkin nollan alapuolella viitaten siihen, ettei kummassakaan ole kyseisen geenettisen mittarin mukaan sukusiitosta.



Kuva C7. A) Alleelirikkaus (A_R) ja B) ja sukusiitoskerroin (F_{IS}) Länsi- ja Itä-Suomen osapopulaatioissa seurantavuosina 2014–2021. Lähde: Luonnonvarakeskus.

Itä-Suomen osapopulaation havaittu heterotsygotia (H_O) on ollut vaihteleva. Seurantavuosina 2018–2019 ja 2019–2020 H_O oli hyvin samanlainen kuin odotettu heterotsygotia (H_E) (Kuva C8A), mutta 2019–2020 ja erityisesti 2020–2021 H_O oli alhaisempi kuin H_E , mikä viittaa Wahlundin efektiin (kyseinen populaatio sisältää yksilöitä useammasta kuin yhdestä geenipoolista). Länsi-Suomessa H_O on kasvanut vuodesta 2014–2015, lukuun ottamatta seurantavuotta 2020–2021 (kuva C8B). Läntisessä Suomessa H_O on ollut pienempi kuin H_E koko ajanjakson ajan.



Kuva C8. Havaittu (H_O) ja odotettu (H_E) heterotsygotia a) Itä-Suomessa ja b) Länsi-Suomessa seurantavuosina 2014–2021. Lähde: Luonnonvarakeskus.

Käytettäessä vertailukelpoista vain aikuisista yksilöistä koostuvaa aineistoa Suomen osapopulaatioista ja verrattaessa geneettistä monimuotoisuutta naapurimaiden susikantojen monimuotoisuuteen, alleelirikkaus oli alhaisin Länsi-Suomessa ja toiseksi alhaisin Skandinaviassa

(Taulukko C9). Itä-Suomi sekä Itä-Suomi/Venäjän Karjala yhdistettynä olivat verrattain monimuotoisia. Kaikkien osapopulaatioiden sukusiitoskerroin F_{IS} oli hyvin lähellä nollaa.

Taulukko C9. Näytemäärä (N), alleelirikkaus (A_R) ja sukusiitoskerroin (F_{IS}) Suomessa ja naapuripopulaatioissa. Lähde: Luonnonvarakeskus, Oulun yliopisto ja SLU.

	N	A_R	F_{IS}
Suomen osapopulaatiot			
Länsi-Suomi	75	4,36	-0,05
Itä-Suomi	34	5,15	-0,02
Naapuripopulaatiot			
Itä-Suomi/Venäjän Karjala	64	5,86	-0,01
Venäjän Karjala	30	5,99	-0,08
Skandinavia	19*	4,51	0,03

* Perustuu 110 yksilön otokseen.

4.2. Efektiivinen populaatiokoko

4.2.1 Mikrosatelliittiaineisto

Susien keskimääräinen syyskannan koko (N_c) Länsi-Suomessa oli 123 yksilöä (vaihteluväli 79–216) ja Itä-Suomessa 116 yksilöä (71–147) vuosille 2014–2021 (Taulukko C10).

Taulukko C10. Susikannan koko (N_c) syksyllä Länsi- ja Itä-Suomessa vuosina 2014–2021. Lähde: Luonnonvarakeskus.

Syksyn kanta-arvio	N_c	Keskiahajonta	Länsi-Suomi	Itä-Suomi
2014	204	18,48	93	111
2015	235	19,35	88	147
2016	226	17,34	79	146
2017	209	15,06	96	113
2018	212	16,23	141	71
2019	258	8,90	162	96
2020	294	9,40	171	123
2021	331	11,53	216	115

N_e -estimaatit ja N_e/N_c -suhteet laskettiin erikseen kummallekin osapopulaatiolle (taulukko C11). Itä-Suomessa N_e on vaihdellut 30,5–52,4 välillä (keskiarvo 41,9) ja N_e/N_c -suhdeluvut välillä 0,279–0,430 (keskiarvo 0,369). Idässä sekä N_e että N_e/N_c -suhde kasvaa vuosien mittaan. Länsi-Suomessa N_e on ollut koko ajanjakson ajan pienempi, välillä 25,4–40 (keskiarvo 30), ja N_e/N_c -suhde puolestaan on vaihdellut välillä 0,153–0,320. Länsi-Suomessa N_e näyttäisi kasvavan, mutta N_e/N_c -suhde pienenevän ajan mittaan.

Taulukko C11. Itä- ja Länsi-Suomen efektiiviset populaatiokoot (N_e) ja niiden luottamusvälit, sekä N_e/N_c -suhdeluvut vuosille 2014–2021. Lähde: Luonnonvarakeskus.

Itä-Suomi	N_e	Luottamusvälit	N_e/N_c
2014-2015	41	26,3-68,5	0,279
2015-2016	52,4	34,8-83,1	0,357
2016-2017	36	28,7-45	0,318
2017-2018	30,5	23,2-39,9	0,427
2018-2019	37,7	30,9- 45,8	0,391
2019-2020	46,5	37-58,7	0,378
2020-2021	49,4	49,8-59,8	0,430
Länsi-Suomi	N_e	Luottamusvälit	N_e/N_c
2014-2015	27,8	17,7-45,9	0,316
2015-2016	25,4	18,1-35,9	0,320
2016-2017	26,6	20,5-34,5	0,277
2017-2018	30,9	21,5-44,4	0,220
2018-2019	26,2	20,9-32,6	0,162
2019-2020	40	32,9-49,2	0,234
2020-2021	33	28,1-38,4	0,153

Keskimääräinen efektiivinen populaatiokoko (N_e) oli Itä-Suomen osalta korkeampi kuin Länsi-Suomen (Taulukko C12). Nämä tulokset tuottivat N_e/N_c -suhteet 0,251 Länsi-Suomelle ja 0,434 Itä-Suomelle. Skandinavian susikannan efektiivinen populaatiokoko (N_e) oli 42,2. Kun kannankoko (N_c) oli 400 eläintä, Skandinavian N_e/N_c -suhteeksi laskettiin 0,100. Itä-Suomen/Venäjän-Karjalan osapopulaation N_e oli 68,5 ja N_c oli 500 sutta, jolloin N_e/N_c -suhde oli 0,137.

Taulukko C12. Efektiivinen populaatiokoko (N_e), 95 % luottamusväli (CI), keskimääräinen kannankoko (N_c) sekä efektiivisen koon ja kannankoon (N_e/N_c) suhde Suomessa ja naapuripopulaatioissa. Lähde: Luonnonvarakeskus, Oulun yliopisto ja SLU.

	N_e	95% CI	N_c	N_e/N_c
Suomen osapopulaatiot				
Länsi-Suomi	30,9	24,5-38,9	123	0,251
Itä-Suomi	50,4	33,1-85,7	116	0,434
Naapuripopulaatiot				
Itä-Suomi/ Venäjän Karjala	68,5	45,4-111,9	516**	0,133
Skandinavia	42,4*	30,6-58,7	420	

* Perustuu 110 yksilön otokseen.

** Susien kannankoko Venäjällä on arviolta 400–450 yksilöä. Taulukossa esitetyn N_e/N_c -suhdeluvun laskemiseen on käytetty alhaisempaa arviota Venäjän Karjalan susikannan koosta (400 yksilöä) ja lisätty siihen Itä-Suomen susikannan koko (116 yksilöä). Korkeampaa Venäjän Karjalan kannankokoa käytettäessä suhdeluku on 0,121.

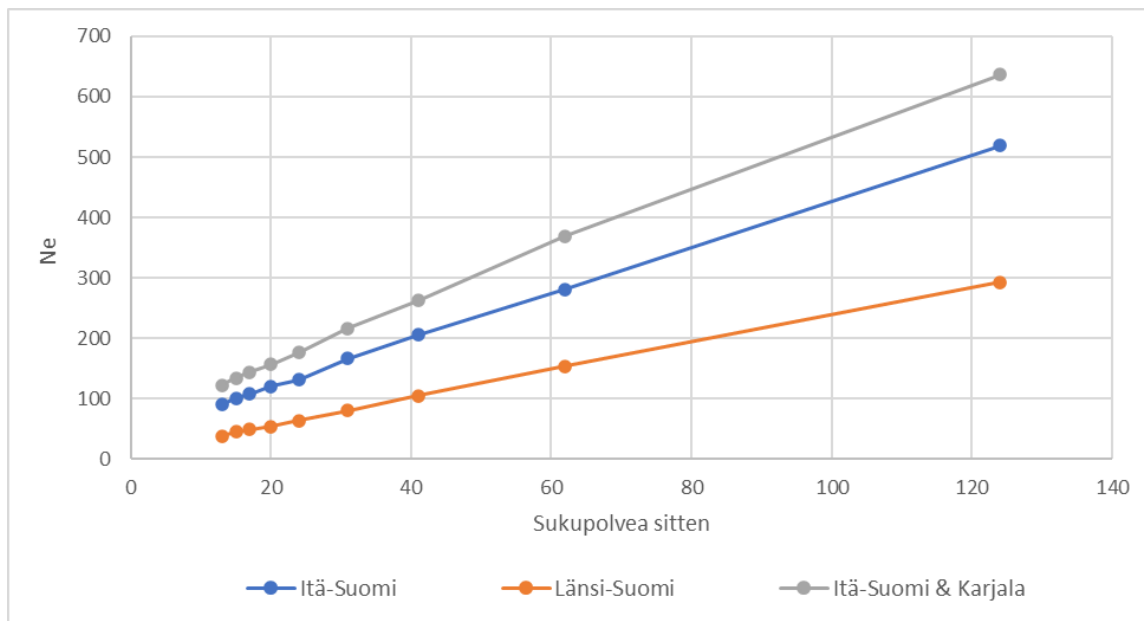
4.2.2. Kokogenomiaineisto

Kokogenomiaineiston perusteella arvioitu efektiivinen populaatiokoko Itä-Suomen susikannalle oli samaa suuruusluokkaa (41,3) kuin mikrosatelliitteihin perustuva arvio (Taulukko C13). Kun Itä-Suomen susia analysoitiin yhdessä Venäjän Karjalan näytteiden kanssa, N_e oli 76,0, mikä kuvastaa venäläisen susikannan suurempaa efektiivistä kokoa (ja siitä johtuvaa alempaa kytkentäepätasapainoa). Tämä korostaa geenivirran merkitystä Venäjältä, koska sieltä saapuvien yksilöiden sekoittuessa paranee geneettinen elinvoimaisuus, kun N_e kasvaa. Länsi-Suomen osapopulaation pieni otoskoko ($N=10$) johti epäluotettavaan N_e -arvioon äärettömällä luottamuvälillä (CI). Pystyimme laskemaan N_e :n vain yhdelle 3-vuotiselle kohortille (2013–2016 Itä-Suomen osapopulaatiossa), sillä otoskoot olivat muissa tapauksissa liian pienet. Tämä arvio (23,0), jaettuna edellisen 3-vuotisen kohortin (2010–2012: 87,98) Itä-Suomen kannankoolla (N_c), antoi N_e/N_c -suhteen 0,261.

Taulukko C13. Nykyiset efektiivisen populaatiokoon (N_e) estimaatit Itä-Suomen ja Länsi-Suomen osapopulaatioille sekä Itä-Suomen/Venäjän Karjalan susille yhdessä kokogenomiaineiston perusteella. Genomisiin tietoihin perustuvilla N_e -arvioilla annamme jackknife-arvioita luottamuväleistä (CI), koska niitä suositellaan suurelle määrälle lokuksia (Do ym. 2014). Efektiivisen populaatiokoon ja kannankoon suhde (N_e/N_c) laskettiin Itä-Suomen osapopulaatiossa vain yhdelle 3-vuotiselle kohortille, koska otoskoot olivat liian pienet luotettavien arvioiden saamiseksi muille kohorteille (sekä Itä- että Länsi-Suomessa). Lähde: Oulun yliopisto.

	Keräys-vuosi	Syntymävuosi	N_e	CI	N_c	N_e/N_c
Länsi-Suomi ($N=10$)	2007-2016	2003-2015	48,6	123,4- ∞	-	-
Itä-Suomi ($N=48$)	2001-2016	1994-2016	41,3	40,4-87,1	-	-
Sukupolvi 2013-2016 ($N=9$)			23,0	7,9-31,8	87,98	0,261
Itä-Suomi & Venäjän Karjala ($N=62$)	-	-	76,0	65,8-132,8	-	-

SNeP-ohjelmalla selvitettiin Suomen susikannan populaatiokoon kehittyminen lähimenneisyydessä ja todettiin, että kummankin osapopulaation (Itä- ja Länsi-Suomi) N_e on pienentynyt viimeisten ~120 sukupolven aikana (noin 420 vuotta, Kuva C9). Menetelmä on vähemmän tarkka viimeisimpien ja vanhimpien N_e -arvioiden kanssa, ja siksi nykyinen N_e arvioidaan luotettavimmin NeEstimator-ohjelmassa toteutetulla LD-menetelmällä. Tuloksissa näkyy kuitenkin selvästi efektiivisten populaatiokokojen pieneneminen ja geneettisen elinvoimaisuuden aleneminen pitkällä aikavälillä ja tämän kehityksen suuntaa tulee pyrkiä muuttamaan, jotta susikannan elinvoimaisuus tulee turvatuksi.



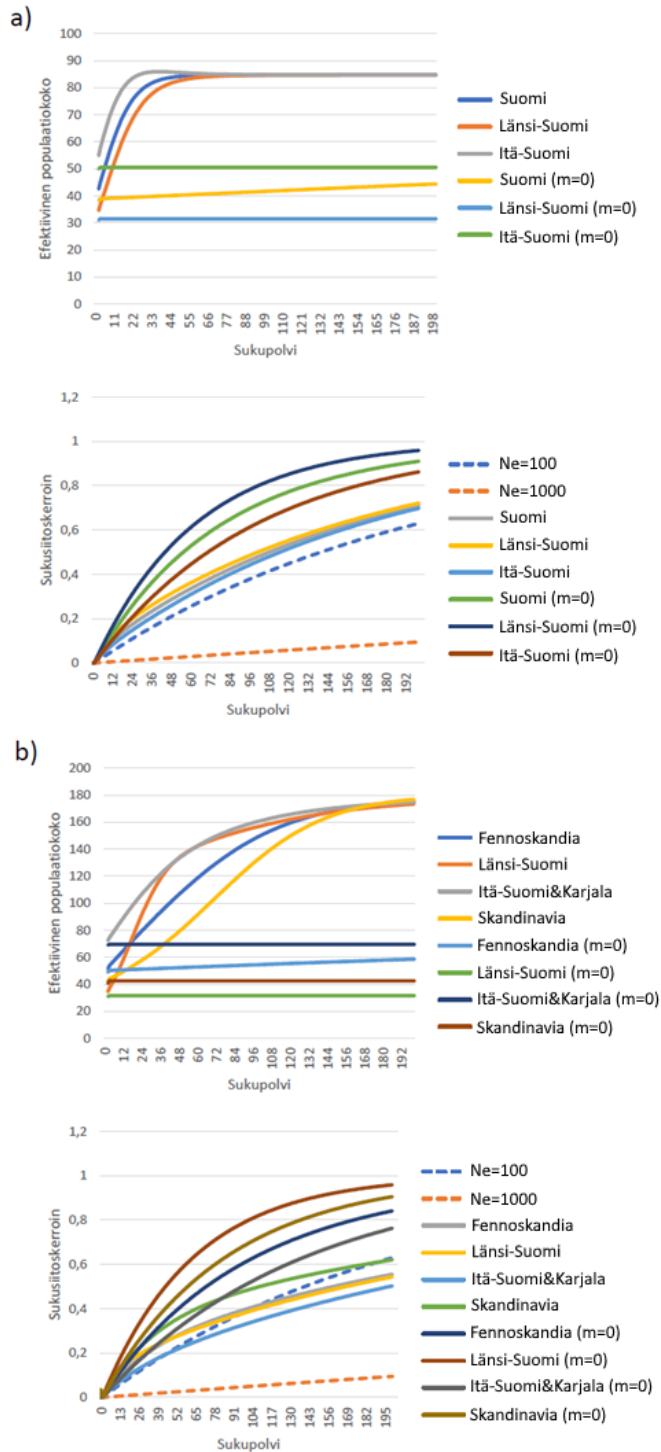
Kuva C9. Efektiivisen populaatiokoon pitkän aikavälin historiallinen trendi arvioituna SneP v.1.1.-ohjelmalla. Tulokset esitetään Itä- ja Länsi-Suomen osapopulaatioille sekä Itä-Suomen/Venäjän Karjalan susille yhdessä. N_e = efektiivinen populaatiokoko. Lähde: Oulun yliopisto.

Kun N_e arvioitiin samoista yksilöistä ($N=41$) sekä kokogenomi- että mikrosatelliittiaineiston perusteella, tulokseksi saatiin hyvin samanlaiset N_e -estimaatit: kokogenomiaineiston $N_e=46$ (33,9–61,3) ja mikrosatelliittiaineiston $N_e=48$ (27,7–87,2). Tämä osoittaa, että käyttämämme mikrosatelliittimenetelmä on luotettava nykyisen efektiivisen populaatiokoon arviointiin.

4.3. Tulevaisuuden efektiivisen populaatiokoon ja sukusiitosasteen mallinnus

Simuloimme susikannan efektiivistä populaatiokokoa (N_e) ja sukusiitosnopeutta 200 sukupolven ajan. Suomen susikanta voi saavuttaa efektiivisen populaatiokoon $N_e=84,72$ nykyisillä demografisilla parametreillä (N_c , N_e ja muuttoliikkeen määrä). Tämä koskee Länsi- ja Itä-Suomen yhdistettyä efektiivistä kokoa sekä kumpaakin osapopulaatioita erikseen (Kuva C10a), mutta kyseisen efektiivisen koon saavuttaminen tapahtuu hitaasti, satojen vuosien aikana. Prosessin aikana sukusiitoskertoimet ylittävät geneettisesti elinvoimaisina pidetyt tasot (Kuva C10a). Kun testasimme puuttuvan geenivirran vaikutusta ($m=0$) populaatioiden elinkykyyn, molempien alapopulaatioiden efektiiviset koot eivät juuri muuttuneet nykyisistä arvoista (31 ja 50) tulevien 200 sukupolven aikana. Ilman migraatiota sukusiitoskerroin kasvoi Länsi-Suomessa keskimäärin 0,23 ja Itä-Suomessa 0,14 suuremmaksi verrattuna sukusiitosasteeseen nykyisen migraation määrällä (Kuva C10).

Sekä Länsi-Suomen että Itä-Suomen/Venäjän Karjalan osapopulaatiot voisivat saavuttaa tulevaisuudessa efektiivisen koon $N_e=100$ osana Fennoskandian metapopulaatiota (paikallisten populaatioiden muodostama kokonaisuutta), mutta tämä tapahtuu liian hitaasti: Länsi-Suomi saavuttaa sen 28 sukupolvessa (vastaa noin 95 vuotta) ja Itä-Suomen/Venäjän Karjalan osapopulaatio noin 20 sukupolvessa (vastaa 68 vuotta). Näiden vuosikymmenten aikana efektiiviset populaatiokoot ovat liian pieniä, jotta Suomen susikanta voisi välttyä sukusiitoksen haitallisilta vaikutuksilta. Ilman muuttoliikettä ($m=0$) molempien suomalaisten osapopulaatioiden efektiiviset koot eivät juuri muutu tämän hetken tilanteesta (eli 31 Länsi-Suomi ja 69 Itä-Suomi/Venäjän Karjala). Fennoskandian metapopulaatiomallissa sukusiitosasteet nousevat keskimäärin 0,34 Länsi-Suomessa ja 0,16 Itä-Suomen/Venäjän Karjalan osapopulaatioissa verrattuna sukusiitoksen määrään, jos muuttoliike säilyy nykyisellä tasolla (Kuva C10b).

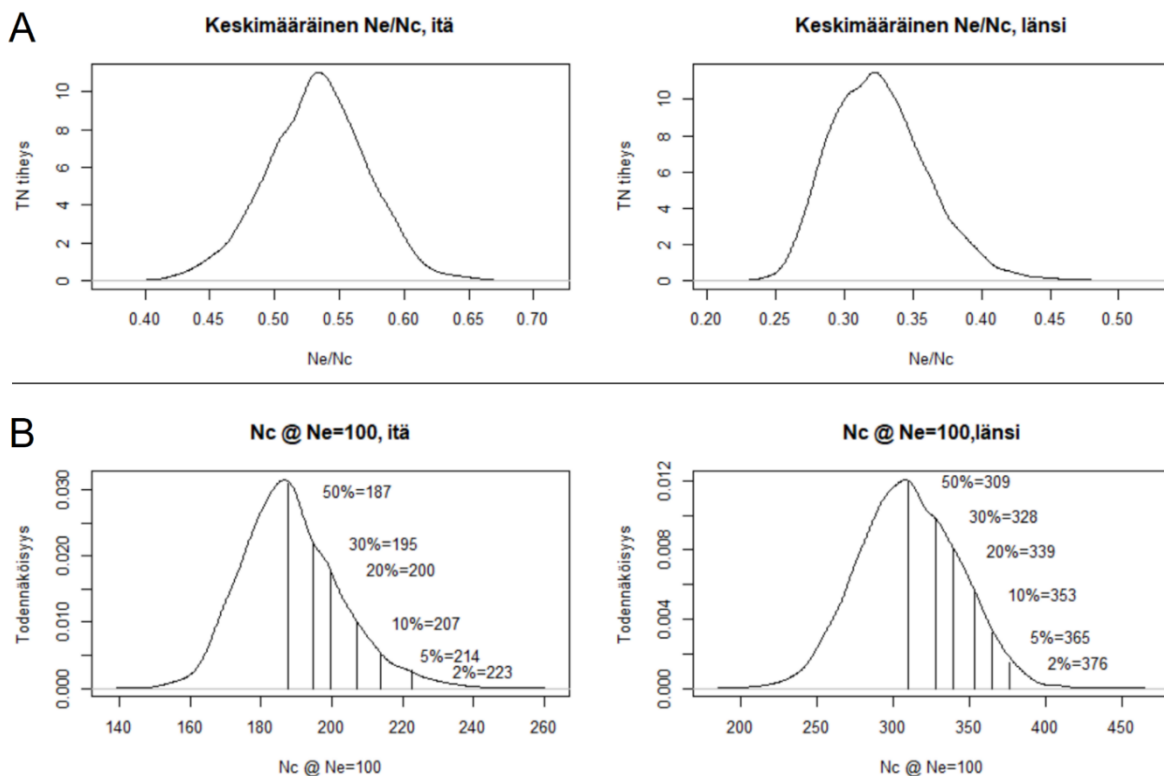


Kuva C10. GESP-mallin tulokset a) Suomen susikannalle ja b) Fennoskandian metapopulaatiolle. Seuraavan 200 sukupolven ajalle ennustetut efektiiviset populaatiokoot on esitetty ylemmässä paneelissa ja sukusiitoskerroimien trendit alemmassa paneelissa. Sukusiitoskuvaajat sisältävät myös kynnyksarvot geneettisesti elinvoimaisille populaatioko'oilte, joiden efektiiviset populaatiokoot ovat $N_e=100$ ja $N_e=1000$, jotta tuloksiamme voidaan verrata geneettisesti elinkelpoisiin sukusiitosmääriin (merkitty katkoviivoilla): geneettisesti elinvoimaisessa populaatiossa sukusiitosarvojen tulisi jäädä näiden katkoviivojen alapuolella. Sekä Suomen että Fennoskandian populaatiot mallinnettiin nykyisillä demografisilla parametreilla (muuttoliikkeen määrä, kannan koko N_c ja efektiivinen populaatiokoko N_e) ja ilman muuttoliikettä ($m=0$). Lähde: Luonnonvarakeskus ja Oulun yliopisto.

4.4. Pienimmän elinvoimaisen populaation määrittäminen, kun epävarmuus huomioidaan

Kuvassa C11 esitetään keskimääräisen N_e/N_c -suhdeluvun ja lyhyen aikavälin GPEP:n todennäköisyysjakaumat Suomen itäiselle ja läntiselle osapopulaatiolle, kun huomioidaan efektiiviseen populaatiokokoon, kannankokoon ja näin ollen myös N_e/N_c -suhdelukuun liittyvä epävarmuus.

Kun lähtökohtana on, että efektiivisen populaatiokoon tulee olla 100 (Frankham ym. 2014) ja jos hyväksytään esimerkiksi 10 prosentin riski, että todellinen GPEP onkin määritettyä GPEP-arvoa suurempi, on lyhyen aikavälin geneettinen PEP Itä-Suomessa 207 yksilöä ja Länsi-Suomessa 354 yksilöä (Kuva C11). Riskitason kasvattaminen (esimerkiksi 20 prosenttiin) pienentää GPEP-tasoa, ja vastaavasti riskitason pienentäminen (esimerkiksi 5 prosenttiin) suurentaa GPEP-tasoa.



Kuva C11. A) Efektiivisen populaatiokoon (N_e) ja kannankoon (N_c) välinen suhde Itä-Suomessa ja Länsi-Suomessa. Todennäköisyysjakauma kuvaa vallitsevaa epävarmuutta. B) Todennäköisyysjakaumat geneettisesti pienimmälle elinvoimaiselle populaatiolle (GPEP) Itä- ja Länsi-Suomessa, jos efektiivisen populaatiokoon tavoitteeksi on määritetty $N_e=100$. Jakauksissa esitetään myös erilaisista aliarviointiriskeistä seuraavia GPEP-arvoja. Lähde: Luonnonvarakeskus.

5. Pohdinta

5.1. Yksilökohtaisen heterotsygotia-asteen lasku pitkällä aikavälillä – 1995–2018

Analyysimme osoittivat Suomen susikannan yksilökohtaisen standardoidun heterotsygotia-asteen laskeneen lievästi vuosina 1995–2018. Yksilökohtaisen heterotsygotian väheneminen osoitettiin jo julkaisussa Jansson ym. (2012), ja lasku on jatkunut ainakin vuoteen 2018 asti. Tämä geneettisen muuntelun menetyks on hidasta, mutta tasaista, ja sen vuoksi huolestuttavaa Suomen susikannan geneettisen monimuotoisuuden säilymisen kannalta pitkällä aikavälillä. Fennoskandian ja Venäjän susipopulaatioiden historiallisen (Jansson ym. 2012, Aspi ym. 2009, Kojola ym. 2006) ja nykyisen (katso alla) yhteyden vuoksi tämä suuntaus heijastaa geneettisen monimuotoisuuden yleisempää vähenemistä koko tällä alueella, mikä käy yksiin Euroopan susien geneettisen monimuotoisuuden vielä pidemmän aikavälin laskusuuntauksen kanssa (Dufresnes ym. 2018). Aineistomme kattaa 23 vuotta (lähes täyttää EU:n suuntaviivat pitkän aikavälin suuntausten ilmoittamiseksi, joka on 24 vuotta), ja tämä on pisin genetiikan aikaväli tässä raportissa. EU:n suuntaviivoissa pidetään populaation evoluutiopotentiaalia tärkeänä, ja evoluutiopotentiaali riippuu geneettisen monimuotoisuuden säilymisestä (Barrett & Schluter 2007). Sen vuoksi populaation geneettisen monimuotoisuuden menetyksen estäminen on avainasemassa sen pitkän aikavälin elinkelpoisuuden varmistamiseksi.

5.2. Fennoskandian susikantojen populaatiorakenne, geneettinen monimuotoisuus, efektiiviset populaatiokoot ja geneettinen mallinnus

Nykyinen susikanta Fennoskandiassa ja sen lähialueilla Venäjällä on jakautunut kolmeen osapopulaatioon: Skandinavia, Itä-Suomi/Venäjän Karjala ja Länsi-Suomi. Tulokset ovat yhdenmukaisia muiden mikrosatelliittipohjaisten tutkimusten tulosten kanssa samoilla maantieteellisillä alueilla (Åkesson ym. 2022), ja myös kokogenomitutkimusten tulosten kanssa, jotka viittasivat suureen geneettiseen samankaltaisuuteen suomalaisten ja venäjänkarjalaisten susien välillä (Stronen 2013, Smeds ym. 2021). Nämä kolme osapopulaatiota ovat geneettisesti melko samanlaisia ja muuttoliikettä tapahtuu jonkin verran näiden osapopulaatioiden välillä. Sudet voivat tunnetusti liikkua kauas etsimään potentiaalisia reviirialueita ja lisääntymiskumppaneita (Wabakken ym. 2007). Suomalaisten susien vaelluksia Skandinaviaan on dokumentoitu useaan otteeseen (Wabakken ym. 2001, Vilà ym. 2003, Åkesson ym. 2016; Åkesson & Svensson 2016). Suomessakin on havaittu skandinaavisia susia (Wabakken ym. 2007, Smeds ym. 2021). Muuttoliikettä tapahtuu siitä huolimatta, että poronhoitoalueella, niin Suomessa kuin Skandinaviassa, pyritään aktiivisesti estämään susien asettuminen alueelle. Poronhoitoalueen ja Itä-Suomen raja-alueen merkitys koko Fennoskandian susikannalle on keskeinen, sillä juuri tämän alueen kautta kolmella osapopulaatiolla on suurimmat mahdollisuudet yksilöiden vaihtoon. Susikannan hoidon vaikutus ko. alueeseen on nähtävissä kudoksenäytteiden jakaumasta näytteenotokartassa (Kuva C1), erityisesti kun ottaa huomioon, ettei poronhoitoalueella ole pysyvää susikantaa.

Sitä, kuinka moni immigrantti pääsee lisääntymään ja siirtämään geenejään kohdepopulaatioon, on kuitenkin vaikea määrittää. Alustavien tulostemme mukaan Skandinaviasta Suomeen saapuvien lisääntyvien immigranttien määrä on vähäinen. Samoin tarkat yksilöiden seuranta-tiedot Skandinaviasta viittaavat siihen, että Suomesta ja/tai Venäjältä saapuu vähemmän kuin yksi lisääntymään pääsevä immigrantti sukupolvea kohti Skandinaviaan. Tämä viittaa siihen, että tämän tutkimuksen BayesAss-analyysien arviot muuttoliikkeen määrästä Skandinavian suuntaan ovat liian korkeat. Venäjän ja Suomen välisen muuttoliikkeen määrittäminen ei ole mahdollista näillä geneettisillä menetelmillä, koska populaatiot ovat geneettisesti niin samanlaisia. Kun kaikkia geneettisiä tuloksia tarkastellaan yhdessä, on selvää, että muuttoliike Venäjältä Suomeen on hyvin tärkeä geneettisen monimuotoisuuden ylläpitämiseksi. Lisäksi

muuttoliike Itä-Suomesta Länsi-Suomeen on liian vähäistä, koska Suomeen on päässyt muodostumaan kaksi erillistä osapopulaatiota.

Tässä tutkimuksessa muodostettiin eri maiden välillä vertailukelpoinen, aikuisista susista koostuva aineisto vuosilta 2015–2019. Tämän aineiston perusteella lasketuista alleelirikkauksista (taulukko C9) havaittiin, että susien alleelirikkaus Itä-Suomessa on verrattain hyvällä tasolla $A_R=5,15$ verrattuna Skandinaviaan $A_R=4,5$, jossa susikanta romahti täysin ja lähti liikkeellä yhdestä ainoasta susiparista vuonna 1983 (Wabakken ym. 2001, Vilá ym. 2003). Itä-Suomen alleelirikkaus on kuitenkin hieman pienempi kuin Venäjän Karjalassa $A_R=5,99$, johon tulee luultavasti geenivirtaa kauempaa Venäjältä. Länsi-Suomessa sen sijaan alleelirikkaus $A_R=4,36$ on jopa pienempi kuin Skandinaviassa.

Kun kannanseuranta-aineiston kaikki sudet otettiin mukaan kaikilta vuosilta, Itä-Suomen alleelirikkaus on ollut vuosien 2014–2021 välillä koko ajan noin 6 (kuva C7). Jos alleelirikkaus lasketaan koko Suomelle, eikä osapopulaatiojakoa huomioida, niin alleelirikkaus on ollut kyseisenä ajanjaksona hieman yli 6 (Valtonen ym. 2021). Tulokset ovat yhteneväisiä Åkesson ym. (2022) tutkimuksen kanssa, jossa havaitaan alleelirikkauden Ruotsin susikannassa kasvaneen immigraanttien myötä (viimeisin 3,46), mutta olevan alhaisemmalla tasolla kuin Suomessa (6,81) ja Venäjällä (7,46). Ero itse luvuissa verrattuna tämän tutkimuksen tuloksiin selittyy sillä, että tutkimuksissa on käytetty eri mikrosatellittimarkkereita, eli ne eivät ole suoraan vertailukelpoisia. Myös muissa susikannoissa, joiden koko on käynyt hyvin pienenä ja jotka ovat olleet eristyksissä muista susipopulaatioista kuten Apenniinien ja Pyreneiden niemimaiden populaatioissa alleelirikkaus (5,0–5,5: Fabbri ym. 2014, Sastre ym. 2011) on alhaisempi kuin Suomessa. Myös uusille alueille levittäytyvässä susikannassa geneettinen monimuotoisuus voi olla pienempää kuin lähtöpopulaatioissa, jos geenivirtaa alueiden välillä ei ole tarpeeksi. Szewczyk ym. (2019) tutkimuksessa osoitettiin, että alleelirikkaus Liettuassa ($A_R=6,112$) on korkeampi kuin Puolan keskiosissa ja Länsi-Puolassa ($A_R=4,1-5,3$), jonne sudet ovat levittäytyneet viimeisten 20 vuoden aikana.

Fennoskandian osapopulaatioista suurin efektiivinen populaatiokoko (N_e) oli Itä-Suomen ja Venäjän Karjalan yhdistetyssä osapopulaatioissa ja pienin Skandinaviassa (taulukko C12). Skandinaviassa, jonka susikanta on suurempi, mutta sukusiittoisempi kuin Suomen, myös N_e/N_c -suhdeluku oli matala (0,1: Taulukko C12). Sitä vastoin Venäjän/Itä-Suomen osapopulaatio on geneettisesti monimuotoisempi, mutta kannankokoarvio on epävarma (katso alla). Pelkästään itäsuomalaisille susille laskettu N_e/N_c -suhde oli 0,434, kun taas Itä-Suomen ja Venäjän Karjalan susien yhdistäminen tuotti suhdeluvun 0,133. Kuinka hyvin käytetyt venäläiset DNA-näytteet edustavat Venäjän Karjalan susikantaa, on epävarmaa, sillä vastaavanlaista otosta (ajallisesti, spatiaalisesti ja määrällisesti) kuin Suomesta ja Skandinaviasta ei Venäjältä ollut saatavilla. Lisäksi Suomen ja Skandinavian susikanta-arviot julkaistaan vuosittain, kun taas Venäjän Karjalan susikanta-arvio perustuu asiantuntijalausuntoon eikä yksityiskohtaisiin seurantatietoihin. Siksi näissä Itä-Suomea/Venäjän Karjalaa koskevissa arvioissa on epävarmuutta. Susien N_e/N_c -suhteiden on todettu olevan vaihtelevia (tämä tutkimus, Jansson ym. 2012, Bruford 2015, Forslund 2019) ja siihen vaikuttaa efektiivisen populaatiokoon (N_e) laskemiseen käytetty menetelmä. Aiemmin arvioidut N_e/N_c -suhdeluvut Skandinavian susikannalle olivat välillä 0,224–0,246 Vortex-mallinnusta ja sukutaulutietoja käyttäen (Bruford 2015, Forslund 2019) ja itäsuomalaisten susien (Venäjä ei mukana) kytkentäepätasapaino-menetelmällä arvioidut välillä 0,272–0,285 (Jansson ym. 2012).

GESP-analyysin mukaan ilman yhteyttä naapurimaiden susipopulaatioihin Suomen osapopulaatioiden N_e tulee olemaan noin 84,73 seuraavien 200 sukupolven kuluessa nykyisillä demografisilla parametreillä (kannan koko, efektiivinen populaatiokoko ja muuttoliikkeen määrä),

mikä on liian pieni verrattuna suosituksiin efektiivisestä populaatiokoosta sekä lyhyellä ($N_e=100$) että pitkällä aikavälillä ($N_e=1000$). Myös sukusiitosaste nousee korkeammaksi kuin mikä on määritetty lyhyelle aikavälille hyväksytyksi tasoksi. Kun Suomen osapopulaatiot mallinnettiin osaksi Fennoskandian susipopulaatiota, efektiivinen populaatiokoko oli silti riittämätön ja sukusiitoksen taso liian suuri, jotta välttyttäisiin sukusiitosheikkouden vaikutuksilta lyhyellä aikavälillä. Lyhyen aikavälin geneettisesti elinvoimainen populaatiokoko ($N_e=100$) olisi potentiaalisesti saavutettavissa, mutta nykyisillä populaatiokoilla ja muuttoliikkeen määrällä siihen kestää liian kauan aikaa. On siis selvää, että kantojen kokoja tulisi kasvattaa ja muuttoliikettä populaatioiden välillä tulisi lisätä, jotta saavutettaisiin elinvoimainen populaatio sekä Suomessa että koko Fennoskandian metapopulaatiossa lyhyellä ja pitkällä aikavälillä tarkasteltuna. Tuloksemme korostavat muuttoliikkeen ja geenivirran tärkeyttä geneettisen elinvoimaisuuden taakamiseksi, sillä mallit, joissa populaatioiden välillä ei ollut migraatiota pienensivät populaatioiden efektiivisiä kokoja ja lisäsivät merkittävästi niiden sukusiitosastetta.

5.3. Suomen nykyisen susikannan geneettinen rakenne (2014–2021), geneettisen monimuotoisuuden muutos, efektiiviset populaatiokoot sekä tulevaisuuden efektiivisen populaatiokoon ja sukusiitosasteen mallinnus

Suomen nykyinen susikanta on jakautunut kahteen osapopulaatioon. Itä- ja Länsi-Suomen osapopulaatiot ovat geneettisesti eriytyneet toisistaan ja ne poikkeavat toisistaan geneettiseltä monimuotoisuudeltaan sekä efektiiviseltä populaatiokooltaan.

Länsi-Suomen susikanta on nuorta: sudet asuttivat aivan lounaisen Suomen uudelleen vuosina 2003–2004 (Kojola ym. 2014). Läntinen kanta pysyi paljon itäistä kantaa pienempänä vuoteen 2017 asti, jolloin kanta kasvoi ja alkoi laajentua kohti Pohjanmaata. Tämän osapopulaation allelirikkaus on pysynyt suhteellisen alhaisena koko ajan, samoin sen yksilökohtaiset heterotyyppisyysasteet ovat jonkin verran alhaisempia kuin itäisessä kannassa. Joillakin yksilöillä on erittäin alhaiset heterotyyppisyysasteet, mikä viittaa siihen, että sukusiittoa voi esiintyä jossain määrin. Kenttähavainnot ja aiemmat geneettiset tutkimukset vahvistavat, että Lounais-Suomessa on ollut läheisiä sukulaispareja (Granroth-Wilding ym. 2017). Sukulaisten pariutuminen on usein yleisempää vastikään asutetuilla alueilla, joilla on vain vähän sopivia pariutumiskumppaneita (Liberg ym. 2005; Räikkönen ym. 2009), kun taas vakaissa populaatioissa susien on todettu välttävän pariutumista sukulaisten kanssa (vonHoldt ym. 2008, Geffen ym. 2011). Vaikka efektiivinen populaatiokoko (N_e) kasvaa, kannankoko (N_c) kasvaa nopeammin, joten N_e/N_c -suhde pienenee. Tämä osapopulaatio hyötyisi geenivirrasta, sillä lounaisimmassa osassa maata kanta näyttää koostuvan geneettisesti hyvin samankaltaisista yksilöistä. Geenivirran puuttuessa sukusiitoksen riski kasvaa, mikä johtaa pienempiin efektiivisiin populaatiokokoihin.

Sen sijaan itäinen osapopulaatio on rajat ylittävä kanta, geneettisesti samankaltainen kuin venäjänkarjalainen susikanta. Vuoteen 2017 asti Itä-Suomen kanta oli suurempi kuin Länsi-Suomen kanta, mutta nyt se on vähenemässä. Itäisessä osapopulaatiossa on koko seurantajakson ajan ollut enemmän geneettistä muuntelua kuin Länsi-Suomen osakannassa. Osa susireviireistä ulottuu Venäjän ja Suomen välisen rajan molemmin puolin. Tämä raja-alue vaikuttaa hyvin geneettisesti sekoittuneelta, eli siellä tavataan länsisuomalaisia, venäläisiä ja skandinaavista alkuperää olevia susia. Yksilökohtaiset standardoidut heterotyyppisyysasteet ovat tällä alueella jonkin verran korkeammat kuin Länsi-Suomessa. Tosin joillakin yksilöillä tavataan melko alhaisia arvoja: monet näistä ovat todennäköisesti kotoisin Skandinaviasta (katso edellä). Sekoittunut populaatio ei ole ihanteellinen efektiivisen populaatiokoon (N_e) laskemiseen, sillä suuri vaeltajien määrä kasvattaa N_e :ta, ja itäisessä Suomessa vaeltajien suhteellinen osuus verrattuna vakiintuneeseen kantaan kasvaa, kun vakiintuneita revierejä katoaa (Heikkinen ym. 2022a). Tämän lisäksi Itä-Suomen susikanta on todennäköisesti osa populaatiota, johon kuuluu paitsi Venäjän

Karjalan, mahdollisesti myös Luoteis-Venäjän sudet, ja jonka kokoa ei tunneta. Näin ollen pelkästään Itä-Suomen osapopulaatiolle arvioimamme N_e/N_c -suhde (0,343) on todennäköisesti yliarvio. Suomen susikannan elinvoimaisuuden kannalta olisi hyödyllistä sallia susien asettuminen tälle seudulle; silloin muuttoliike läntiseen Suomeen todennäköisesti kasvaisi, samalla tavalla kuin läntisen osapopulaation kannan koon kasvettua sieltä tulevia yksilöitä tavataan nyt useammin poronhoitoalueella.

RUBIAS-analyysi perustuu pääkomponentti- ja Admixture-analyysien tuloksiin. Nämä ja F_{ST} -analyysit osoittivat, että Fennoskandian kolme osapopulaatiota (Skandinavia, Länsi-Suomi ja Itä-Suomi/Venäjän Karjala) ovat geneettisesti eriytyneitä. Yksilön tuli vastata genotyypiltään 85 % yhtä populaatioista, jotta se merkittiin kuuluvaksi siihen. Jos vastaavuus yhteenkään populaatioon jäi alle 85 %, yksilö katsottiin genotyypiltään sekoittuneeksi (eli sen vanhemmat tai esivanhemmat ovat peräisin eri populaatioista). Valittu raja-arvo on aina kompromissi, mutta varmistaa kuitenkin, että vain yksilöt, joiden genotyypistä suurin osa vastaa yhtä populaatiota, luokitellaan siihen kuuluviksi. Tällä analyttisellä valinnalla on kaksi merkittävää vaikutusta: Suomen susikanta on geneettisesti samankaltaisempi kuin RUBIAS-tulosten perusteella voisi olettaa, ja on vaikea saada selville todellista sekoittumista ja muuttoliikettä sukutaulun puuttessa.

Alleelirikkaus väheni vuosien 2015–2016 jälkeen Itä-Suomessa, minkä jälkeen se tasaantui 2018–2019 tienoilla. Vastaavasti F_{IS} ja N_e laskivat noina vuosina, ja nämä arviot lähtivät sitten taas nousuun 2018–2019 jälkeen. Samaan aikaan F_{IS} pieneni myös Länsi-Suomessa. Alleelirikkauden ja N_e :n lasku idässä vuosien 2015–2016 jälkeen ja F_{IS} :n lasku molemmilla alueilla vastaavat ajallisesti Suomen viimeisimmän kannanhoidollisen metsästyksen jälkeisiä vuosia. Alleelirikkaus ja N_e pienenivät geneettisesti muuntelevassa itäsuomalaisessa populaatiossa, jota metsästettiin suhteellisen voimakkaasti, kun taas geneettisesti homogeenisemmässä läntisessä osapopulaatiossa, jossa metsästyspaine oli pienempi, ei nähty vastaavaa vaikutusta. F_{IS} :n lasku kummallakin alueella osoittaa kuitenkin, mikä vaikutus on metsästettäessä lähisukuisista yksilöistä koostuvia laumoja. Uusien reviirin perustaneiden parien lisääntyessä 2018–2019 myös F_{IS} nousi molemmissa populaatioissa. Lisäksi on tärkeää huomioida, että alleelirikkaus ei ole kasvanut Itä-Suomessa viime vuosina, vaikka N_e on toipunut; tämä voi heijastaa sitä, että uutta geneettistä variaatiota ei ole siirtynyt itäisen osakannan venäläisestä osasta tai sen ulkopuolelta. Näin ollen korkeilla metsästyskiintiöillä voi olla voimakkaita ja pysyviä vaikutuksia geneettiseen monimuotoisuuteen, vaikka populaatio voi elpyä lukumäärällisesti nopeasti.

Itä- ja Länsi-Suomen osapopulaatiot kohtaavat ja näyttävät sekoittuvan pohjalaismaakunnissa. Läntisessä kannassa ajan mittaan havaittu alleelirikkauden nousu johtuu todennäköisimmin susien muuttoliikkeestä idästä tälle alueelle. Pohjalaismaakunnat ovat siis tärkeä alue Suomen sisäisen muuttoliikkeen kannalta ja muuttoliikettä tulisikin saada tehostettua, erityisesti sen vuoksi, että Järvi-Suomi on ollut lähes vailla susia koko seurantajakson ajan (raportin kuva 3). Elinympäristö-työpakettin (Liite B, kuva B5) tulosten perusteella Järvi-Suomesta löytyy sudelle sopivaa elinympäristöä, minkä lisäksi alueen karhu- ja ilveskannat ovat runsaat (Heikkinen ym. 2022b, Valtonen ym. 2022). Järvien runsaus itsessään ei siis selitä sitä, miksi tällä alueella ei ole susia, ja olisikin tärkeää, ettei kyseinen alue muodostaisi estettä susien siirtymiselle idästä länteen.

6. Yhteenveto eri aineistojen N_e -arvioista

Itä- ja Länsi-Suomen osakannoille arvioitiin efektiiviset populaatiokoot (N_e) ja efektiivisen populaatiokoon ja kannankoon suhdeluvut (N_e/N_c) kahden eri aineiston perusteella (aikuisten susien aineisto 2015–2019 ja kannanseuranta-aineisto 2014–2021). Molempien osapopulaatioiden osalta eri aineistot tuottivat samanlaiset arviot. Itä-Suomen kannan luottamusvälit olivat

yleensä leveämpiä; se, että alueella tavataan migrantteja eri osapopulaatioista, vaikuttaa todennäköisesti N_e -arvioiden tarkkuuteen. Sekä efektiivinen populaatiokoko että N_e/N_c -suhde olivat Itä-Suomessa korkeammat kuin Länsi-Suomessa.

Perinteisesti luonnonsuojelugenetiikassa on ehdotettu efektiiviselle populaatiokoolle kahta vähimmäiskynnystä, riippuen näkökulmasta geneettisen elinkelpoisuuden säilyttämiseen: i) sukusiitosheikkouden välttämiseksi lyhyellä aikavälillä tarvitaan $N_e > 50$ ja ii) riittävän geneettisen monimuotoisuuden ja sitä kautta evoluutiopotentiaalın säilyttämiseksi tarvitaan $N_e = 500\text{--}5000$ (Franklin 1980). Sólule (1980) ja Franklin (1980) esittivät, että $N_e = 50$ riittäisi sukusiitosheikkouden välttämiseksi lyhyellä aikavälillä. Tämä arvo pohjautui tietoon kotieläinten ja laboratorioeläinkantojen kasvatuksesta. 1980-luvulla kävi ilmeiseksi, että monet laboratoriopopulaatiot, joiden efektiivinen populaatiokoko oli suurempi tai yhtä suuri kuin 50, kärsivät sukusiitosheikkoudesta (Frankham ym. 2014 ja siinä mainitut viitteet). Frankham ym. (2014) päättelivät, että keskimääräisen kokonaiskelpoisuuden ennustetaan heikkenevän 26 % viiden sukupolven aikana, jos letaalielkvivalenttien määrä populaatiossa on 12, ja 33 %, jos letaalielkvivalenttien määrä on 16. Nämä sukusiitostasot ovat Frankhamin ym. (2014) mielestä aivan liian korkeita luonnonpopulaatioille, jotka elävät karummissa olosuhteissa kuin ihmisen ylläpitämät eläinkannat. Sen vuoksi Frankham ym. (2014) ehdottivat lyhyen aikavälin kynnysarvoksi $N_e = 100$, jolloin kelpoisuuden lasku olisi 10 % tai vähemmän viiden sukupolven aikana, kun letaalielkvivalenttien määrä populaatiossa on 12 (tunnustaen samalla, että letaalielkvivalentit tunnetaan edelleen huonosti). Pitkän aikavälin evoluutiopotentiaalın säilyttämiseksi Franklin (1980) ehdotti efektiiviseksi populaatiokooksi vähintään 500. Frankham ym. (2014) arvioivat uudelleen myös tämän pitkän aikavälin kynnysarvon ja ehdottivat uudeksi arvoksi $N_e = 1000$. Tämä suositus perustuu empiiriseen aineistoon ja teoreettisiin malleihin, joissa on huomioitu mutaatio, luonnonvalinta ja geneettinen ajautuminen.

Osa tutkijoista, kuten Jamieson & Allendorf (2012), pitävät 50/500-sääntöä riittävänä. Artikkelissaan he mainitsevat lajisuojelun menestystarinoita, kuten Uuden Seelannin tiiki (*Philesturnus carunculatus*) ja kakapo (*Strigops habroptila*), jotka molemmat toipuivat sukupuuton partaalta, vaikka niiden efektiiviset populaatiokoot olivat alle 50. Tällaisissa tapauksissa populaatiot ovat saattaneet hyötyä geneettisestä puhdistumisesta (*purging*) eli haitallisten alleelien karsiutumisesta populaatiosta, mikä voi tapahtua luonnollisesti, mutta myös ihmisen avustamana (Hedrick & Garcia-Dorado 2016). Pienissä luonnonpopulaatioissa puhdistumiseen vaikuttaa voimakkaasti myös geneettinen ajautuminen (*genetic drift*); on sattumanvaraista, poistuuko ajautumisen kautta haitallisia vai hyödyllisiä alleleja. Rosefield (2014) totesi, että nämä menestystarinat olivat seurausta intensiivisistä suojelutoimista, kuten petojen poistamisesta, ja että alhaisemman kynnysarvon valitseminen tarkoittaa myös intensiivisempien aktiivisten toimien valitsemista: joko muuttoliikkeen ja yksilöiden selviytyvyyden parantamista tai ympäristön stokastisuuden vähentämistä. Jos valitaan pienempi kynnysarvo geneettiselle pienimmälle elinvoimaiselle populaatiolle ja muuttoliike on riittämätöntä, jokainen susiyksilö on suhteellisesti arvokkaampi koko populaation kannalta ja esimerkiksi vahinkoa aiheuttavien yksilöiden poistamisesta voi tulla geneettisesti suurempi huolenaihe kuin nykyään. Tämä on erityisen tärkeää Suomen susikannassa, koska geneettinen monimuotoisuus ei jakaudu tasaisesti eri puolille Suomea ja geenivirta on rajoittunutta. Tämän lisäksi aiempien vuosien voimakkaalla metsästyspainella näyttää jo olleen pysyvä vaikutus geneettiseen monimuotoisuuteen. Rosenfield (2014) toteaa lisäksi, että ”paras vaihtoehto on pyrkiä aina luonnollisten prosessien ylläpitämään pienimpään elinvoimaiseen populaatioon alueilla, joilla on riittävästi sopivaa elinympäristöä populaation säilymiseksi ilman intensiivisiä ihmistoimia”. Tämä näkemys on samanhenkinen EU:n luontodirektiivin suotuisan suojelutason määritelmän kanssa (”laji pystyy pitkällä aikavälillä selviytymään luonnollisten elinympäristöjensä elinkelpoisena osana”, 92/43/ETY), ja luo vahvan perusteen 100/1000-säännön soveltamiselle, kuten olemme tehneet tässä raportissa.

Koska Suomen susikanta on jakautunut kahteen osapopulaatioon, itäiseen ja läntiseen, tulee niille kummallekin arvioida oma geneettinen pienin elinvoimainen populaatio GPEP. Soveltaen em. 100/1000-sääntöä ja riippuen siitä, millainen riski (2–50 %) hyväksytään sille, että todellinen GPEP on määritettyä GPEP-tasoa suurempi, lyhyen aikavälin GPEP Länsi-Suomen osakannalle on 309–376 ja Itä-Suomen 187–223 (Kuva C11). Vastaavilla kriteereillä pitkän aikavälin GPEP:t olisivat Länsi-Suomelle 3090–3760 ja Itä-Suomelle 1870–2230. Useiden tuhansien susikanta ei sovi Suomen rajojen sisälle, joten on mietittävä, missä määrin viitearvoa asetettaessa voidaan huomioida naapurimaiden susikannat ja niistä saapuva tulomuutto. GESP-mallinnuksen mukaan Fennoskandian nykyiset susikantojen koot ja muuttoliike niiden välillä eivät ole riittäviä sukusiitoskertoimen nousun ja siten sukusiitoksen haitallisten vaikutusten ehkäisemiseksi. Muuttoliikkeen lisääminen olisi tärkeää niin maiden välillä kuin Suomen sisällä geneettisen elinvoimaisuuden turvaamiseksi. Tulomuuttajien määrän kasvu sinällään ei kuitenkaan riitä, vaan muuttajien tulisi päästä lisääntymään, jotta niillä olisi vaikutusta Suomen susikannan geneettiseen elinvoimaisuuteen. Erityisesti Itä-Suomen susikannan vahvistumiseen tulisi kiinnittää huomiota, jotta geenivirta Venäjän Karjalasta voisi ulottua Itä-Suomesta edelleen Länsi-Suomeen.

Viitteet

- Alexander, D., Novembre, J., Lange, K. 2009. Fast model-based estimation of ancestry in unrelated individuals. *Genome Research* 19: 1655–1664. Anderson, E.C. & Thompson, E.A. 2002. A model-based method for identifying species hybrids using multilocus genetic data. *Genetics* 160: 1217–1229.
- 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.
- Barrett, R.D.H. & Schluter, D. 2007. Adaptation from standing genetic variation. *Trends in Ecology and Evolution* 23: 38–44.
- Bruford, M.W. 2015. Additional Population Viability Analysis of the Scandinavian Wolf Population. Stockholm: Naturvårdsverket Report, ISSN 0282–7298; 6639.
- Butler, P. 2013. <https://github.com/paulgb/subsample>
- Coltman, D.W., Pilkington, J.G., Smith, J.A. & Pemberton, J.M. 1999. Parasite-mediated selection against inbred Soay sheep in a free-living, island population. *Evolution* 53: 1259–1267.
- Danecek, P., Auton, A., Abecasis, G., Albers, C. A., Banks, E., DePristo, M.A., Handsaker, R.E., Lunter, G., Marth, G.T., Sherry, S.T., McVean, G. & Durbin, R. 2011. 1000 Genomes Project Analysis Group. The variant call format and VCFtools. *Bioinformatics* 27: 2156–2158.

- 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.
- 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.
- Forslund, P. 2009. Modeling growth and inbreeding in the Scandinavian wolf population. Report by the Swedish Environmental Protection Agency to the Swedish Government Dnr 429-8585-08 Nv (In Swedish).
- 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: Soulé, M. E. & Wilcox, B. A. (toim.), *Conservation Biology: An Evolutionary-Ecological Perspective*. Sinauer, Sunderland, USA. p. 135–149.
- Frichot, E. & François, O. 2015. LEA: An R package for landscape and ecological association studies. *Methods in Ecology and Evolution* 6: 925–929.
- Geffen, E., Kam, M., Hefner, R., Hersteinsson, P., Angerbjörn, A., Dalèn, L., Fuglei, E., Norèn, 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: 384–387.
- Hedrick, P.W. & Garcia-Dorado, A. 2016. Understanding Inbreeding Depression, Purging, and Genetic Rescue. *Trends in Ecology & Evolution* 31: 940–952.
- Heikkinen, S., Valtonen, M., Härkölä, A., Helle, I., Mäntyniemi S. & Kojola, I. 2021. Susikanta Suomessa maaliskuussa 2021. Luonnonvara- ja biotalouden tutkimus 39/2021. Luonnonvarakeskus, Helsinki. 114 s.
- Heikkinen, S., Valtonen, M., Härkölä, A., Johansson, H., Harmoinen, J., Helle, I., Mäntyniemi, S., & Kojola, I. 2022a. Susikanta Suomessa maaliskuussa 2022. Luonnonvara- ja biotalouden tutkimus 59/2022. Luonnonvarakeskus, Helsinki. 139 s.
- Heikkinen, S., Kojola, I. & Mäntyniemi, S. 2022b. Karhukanta Suomessa 2021. Luonnonvara- ja biotalouden tutkimus 32/2022. Luonnonvarakeskus, Helsinki. 16 s.

- Hill, W. 1981. Estimation of effective population size from data on linkage disequilibrium. *Genetical Research*, 38: 209–216.
- Hoban, S., Bruford, M., D'Urban Jackson, J., Lopes-Fernandes, M., Heuertz, M., Hohenlohe, P.A., Paz-Vinas, I., Sjögren-Gulve, P., Segelbacher, G., Vernesi, C., Aitken, S., Bertola, L.D., Bloomer, P., Breed, M., Rodríguez-Correa, H., Funk, W.C., Grueber, C.E., Hunter, M.E., Jaffe, R., Liggins, L., Mergeay, J., Moharrek, F., O'Brien, D., Ogden, R., Palma-Silva, C., Pierson, J., Ramakrishnan, U., Simo-Droissart, M., Tani, N., Waits, L. & Laikre, L. 2020. Genetic diversity targets and indicators in the CBD post-2020 Global Biodiversity Framework must be improved. *Biological Conservation* 248.
- Jamieson I.G. & Allendorf, F.W. 2012. How does the 50/500 rule apply to MVPs? *Trends in Ecology & Evolution* 27: 578-584.
- 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.
- Keitt, T.H., Bivand, R., Pebesma, E. & Rowlingson, B. 2010. Rgdal: bindings for the Geospatial Data Abstraction Library. <https://cloud.r-project.org/web/packages/rgdal>
- 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
- 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.
- 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.
- 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.
- 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.
- Olsson, F., Laikre, L., Hössjer, O. & Ryman, N. 2017. GESP: A computer program for modelling genetic effective population size, inbreeding and divergence in substructured populations. *Molecular Ecology Resources* 17: 1378–1384.

- Pebesma, E. 2018. Sf: Simple Features for R. <https://CRAN.R-project.org/package=sf>
- Purcell, S., Neale, B., Todd-Brown, K., Thomas, L., Ferreira, M.A., Bender, D., Maller, J., Sklar, P., de Bakker, P.I., Daly, M.J. & Sham, P.C. 2007. PLINK: a tool set for whole-genome association and population-based linkage analyses. *The American Journal of Human Genetics* 81: 559–575.
- Raymond, M. & Rousset, F. 1995. GENEPOP (version 1.2): population genetics software for exact tests and ecumenicism. *Journal of Heredity* 86: 248–249.
- Rosenfield, J. 2014. 50/500 or 100/1000? Reconciling short- and long-term recovery targets and MVPs. *Biological Conservation* 176: 287–288.
- 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.
- Slate, J., David, P., Dodds, K G., Veenvliet, B.A., Glass, B.C., Broad, T.E. & McEwan J.C. 2004. Understanding the relationship between the inbreeding coefficient and multilocus heterozygosity: theoretical expectations and empirical data. *Heredity* 93: 255–265.
- 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. 2021. Whole-genome analyses provide no evidence for dog introgression in Fennoscandian wolf populations. *Evolutionary Applications* 14: 721–734.
- Soulé, M. E. 1980. Thresholds for survival: maintaining fitness and evolutionary potential. Teokessa: Soulé, M.E. & Wilcox, B.A. (toim.). *Conservation biology: an evolutionary-ecological perspective*. Sinauer, Sunderland, USA, p. 151–169.
- 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.
- Stronen, A.V., Jędrzejewska, B., Pertoldi, C., Demontis, D., Randi, E., Niedziałkowska, M., Pilot, M., Sidorovich, V.E., Dykyy, I., Kusak, J., Tsingarska, E., Kojola, I., Karamanlidis, A.A., Ornicans, A., Lobkov, V.A., Dumenko, V. & Czarnomska, S. 2013. North-South Differentiation and a Region of High Diversity in European Wolves (*Canis lupus*). *PLOS ONE* 8: e76454.
- Szewczyk, M., Nowak, S., Niedźwiecka, N., Hulva, P., Špinkytė-Bačkaitienė, R., Demjanovičová, K., Bolfíková, B. Č., Antal, V., Fenchuk, V., Figura, M., Tomczak, P., Stachyra, P., Stępnik, K., Zwijacz-Kozica, T. & Mysłajek, R. 2019. Dynamic range expansion leads to establishment of a new, genetically distinct wolf population in Central Europe. *Scientific Reports* 9: 19003.
- 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.
- Valtonen, M., Herrero, A., Heikkinen, S. & Holmala, K. 2022. Ilveskanta Suomessa 2022. Luonnonvara- ja biotalouden tutkimus 62/2022. Luonnonvara- ja biotalouden tutkimus 59/2022. Luonnonvarakeskus, Helsinki. 25 s.
- Vilà, C., Sundqvist, A.K., Flagstad, Ø., Seddon, J., Björnerfeldt, S., Kojola, I., Casulli, A., Sand, H., Wabakken, P. & Ellegren, H. 2003. Rescue of a severely bottlenecked wolf (*Canis lupus*) population by a single immigrant. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 270: 91–97.
- 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. Multistage, long-range dispersal by a GPS-collared Scandinavian wolf. *Journal of Wildlife Management* 71: 1631–1634.
- Wabakken, P., Sand, H., Liberg, O. & Bjärvall, A. 2001. The recovery, distribution, and population dynamics of wolves on the Scandinavian peninsula, 1978–1998. *Canadian Journal of Zoology* 79: 710–725.
- Waples, R.S. 2006. A bias correction for estimates of effective population size based on linkage disequilibrium at unlinked gene loci. *Conservation Genetics* 7: 167–184.
- Waples, R.S. & Do, C. 2010. Linkage disequilibrium estimates of contemporary N_e using highly variable genetic markers: a largely untapped resource for applied conservation and evolution. *Evolutionary Applications* 3: 244–262.
- Waples, R.S., Antao, T. & Luikart, G. 2014. Effects of Overlapping Generations on Linkage Disequilibrium Estimates of Effective Population Size. *Genetics* 197: 769–780.
- 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.
- Åkesson, M. & Svensson, L. 2016. Sammanställning av släktträdet över den skandinaviska vargstammen fram till 2015. Naturvårdsverket, Stockholm. Saatavissa Viltskadecenterin nettisivulta: <https://www.viltskadecenter.se/pdfs/slakttrad-skand-varg-2016.pdf>
- Åkesson, M., Flagstad, Ø., Aspi, J., Kojola, I., Liberg, O., Wabakken, P. & Sand, H. 2022. Genetic signature of immigrants and their effect on genetic diversity in the recently established Scandinavian wolf population. *Conservation Genetics* 23: 359–373.

Liite D. Sanakirja

50/500-sääntö ja 100/1000-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 sisäsiirtoisuuden 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 syntyyn, kuolemiin ja siirtymisiin liittyvä satunnaisuus, joka vaikuttaa populaation dynamiikkaan.

Efektiivinen populaatiokoko (N_e , effective population size): Efektiivisen populaatiokoon määritelmä auttaa tarkastelemaan populaation geneettistä elinvoimaisuutta. Efektiivinen populaatiokoko tarkoittaa sen kokoista nk. ideaalipopulaatiota, jossa geneettinen muuntelu vähenee yhtä nopeasti kuin tutkittavassa 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.

Euroopan Unionin luontodirektiivi: Suurpetojen asemaa sääntelee EU:n luontodirektiivi, jonka riistalajeja koskevat määräykset on sisällytetty Suomen metsästyslakiin ja -asetukseen. Susi on poronhoitoalueen ulkopuolisen Suomen alueella liitteessä IV, joka edellyttää tiukkaa suojelua. Suojelusta voidaan poiketa vain erityisin perustein. Poronhoitoalueen osalta susi on liitteessä V. Liitteen V lajien suhteen luontodirektiivi ei edellytä tiukkaa suojelua, mutta eläinten pyynti ja hyödyntäminen voi vaatia säätelyä. Direktiivi velvoittaa arvioimaan lajin suotuisaa suojelutasoa kuuden vuoden välein. Silloin tarkastellaan, onko tuona ajanjaksona kyseisen lajin kanta saavuttanut tai pysynyt suotuisalla suojelutasolla. Määritelmä on aina voimassa seuraavaan arviointiin asti eli kerrallaan kuusi vuotta, minkä jälkeen tilanteen kehitys taas arvioidaan uudestaan. Suomessa arviointia johtaa ympäristöministeriö.

Geneettinen ajautuminen (genetic drift): Alleelien yleistyminen tai harvinaistuminen sattuman vaikutuksesta. Geneettinen ajautuminen on erityisen merkittävää pienissä populaatioissa.

Geneettinen muuntelu: Populaation yksilöiden välinen eroavaisuus DNA-tasolla.

Geneettinen puhdistuminen (purging): Sukusiitos aiheuttaa tavallisesti piilossa pysyvien haitallisten geenimuotojen (alleelien) ilmenemisen yksilöissä (sukusiitosheikkous). Tällaiset yksilöt eivät jatka sukuaan, koska luonnonvalinta karsii ne. Tästä seuraa haitallisten geenimuotojen vähenemistä populaatioissa eli geneettistä puhdistumista.

Genomi: Eliön, esimerkiksi suden, koko perintöaines.

Genotyyppi: Yksilön vanhemmiltaan perimien kaikkien geenimuotojen (alleelien) kokonaisuus.

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

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

Kantokyky: Kantokyky tarkoittaa sellaista kannan kokoa eli yksilömäärää, jonka elinympäristö pystyy elättämään. Eläinkannat eivät kasva luonnossa rajattomasti. Yksilöiden määrää rajoittavat esimerkiksi ravinnon puute, elinympäristöjen vähentyminen, sairaudet ja loiset. Susikannan kantokykyyn vaikuttavat esimerkiksi hirvieläinten määrä ja vapaa tila perustaa oma reviiri.

Kelpoisuus (fitness): Kelpoisuus yksilön kykyä tuottaa lisääntymään pääseviä jälkeläisiä.

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

Letaaliekvivalentti (lethal equivalent): Geeni, joka homotsygoottisena aiheuttaa yksilön kuoleman, tai joukko geenejä, jotka homotsygoottisina ovat haitallisia ja niiden yhteisvaikutus aiheuttaa yksilön kuoleman.

Lokus: Geenin sijaintipaikka eliön genomissa.

Mallinnus: Mallintamisessa todellisuutta jäljitellään matemaattisten lausekkeiden ja tietokoneen avulla. Mallit auttavat monimutkaisten ilmiöiden toiminnan hahmottamisessa ja tietoon liittyvän epävarmuuden huomioimisessa. Ilmiöiden kuvaaminen mallien avulla tekee vaihtoehtoisten toimenpiteiden vertailemisen mahdolliseksi.

Metapopulaatio: Saman lajin paikallisten populaatioiden muodostama kokonaisuus.

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.

N_e/N_c -suhdeluku: Efektiivinen populaatiokoko (N_e) on teorettinen käsite, 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.

Noninvasiivinen näyte: Noninvasiivinen tarkoittaa ei-kajoavaa, eli noninvasiivinen näyte on kerätty pyydystämättä ja usein edes näkemättä eläinyksilöä. Tyypillisiä noninvasiivisia 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 evoluutioprosessit (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.

Simulaatio: Simulaatio tarkoittaa yleiskielessä todellisuuden jäljittelyä. Esimerkiksi populaatiomallinnuksen tapauksessa se tarkoittaa mallin matemaattisen rakenteen laskemista läpi tietokoneen avulla. Lähes aina tutkittavaan asiaan liittyy epävarmuutta. Epävarmuus voidaan ottaa huomioon kuvaamalla mallissa käytetyt parametrit, rajoitteet ja muuttujat, kuten pentuekoko ja kuolevuus, yksittäisten lukujen sijasta todennäköisyysjakaumalla tai vaihtoehtoisten lukujen joukosta. Tämä kuitenkin monimutkaistaa laskentaa, minkä takia simulaatioiden läpiviemiseksi on kehitetty tehokkaita tekniikoita ja laskenta-algoritmeja. Simulaatiossa tietokone poimii kaikkien mallin tietojen kohdalla satunnaisesti yhden luvun annetuista todennäköisyysjakaumista tai mahdollisten lukujen joukosta ja laskee näillä arvoilla koko mallin läpi, mikä tuottaa tietyn tuloksen. Seuraavassa simulaatioajossa tietokone poimii satunnaisesti uudet luvut, ja tätä toistetaan satoja, tuhansia tai jopa satojatuhansia kertoja. Simulaatioilla siis tuotetaan suuri määrä toisistaan hieman poikkeavia tuloksia kiinnostuksen kohteena olevalla muuttujalla, kuten populaatiokoolle.

Sukusiitosheikkous (inbreeding depression): Lähisukuisten yksilöiden paritumisesta aiheutuva yksilöiden tai populaatioiden lisääntymismenestyksen tai elinkyvyn heikkeneminen.

Viitteet

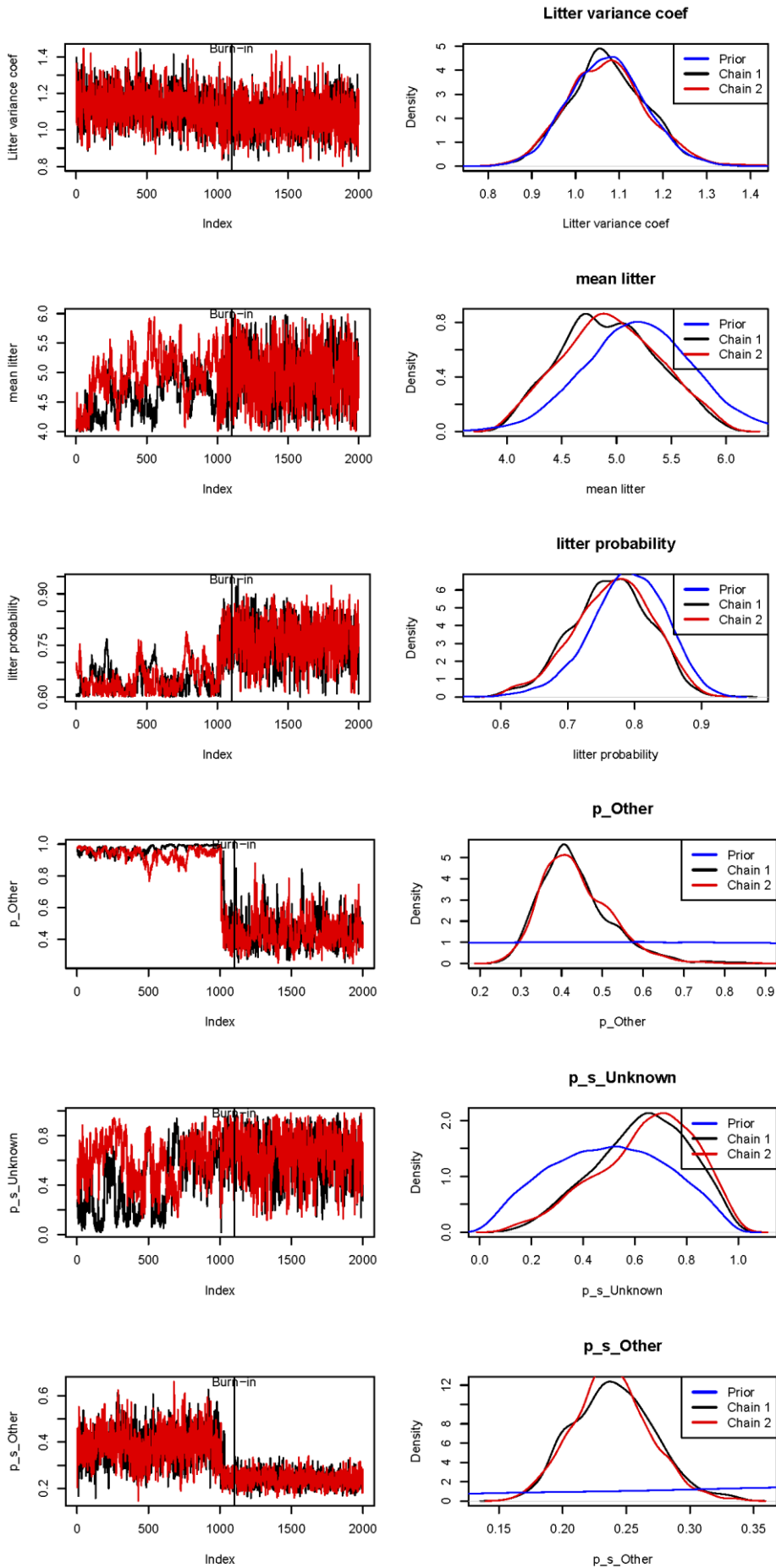
- Franklin, I.R. 1980. Evolutionary change in small populations. Teoksessa: Soulé, M.E. & Wilcox, B.A. (toim.). Conservation Biology: An Evolutionary-Ecological Perspective. Sinauer, Sunderland, USA. p. 135–149.
- Frankham, R., Bradshaw, C.J.A. & Brook, B.W. 2014. Genetics in conservation management: Revised recommendations for the 50/500 rules, Red List criteria and population viability analyses. *Biological Conservation* 170: 56–63.
- 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: 3428–3447.

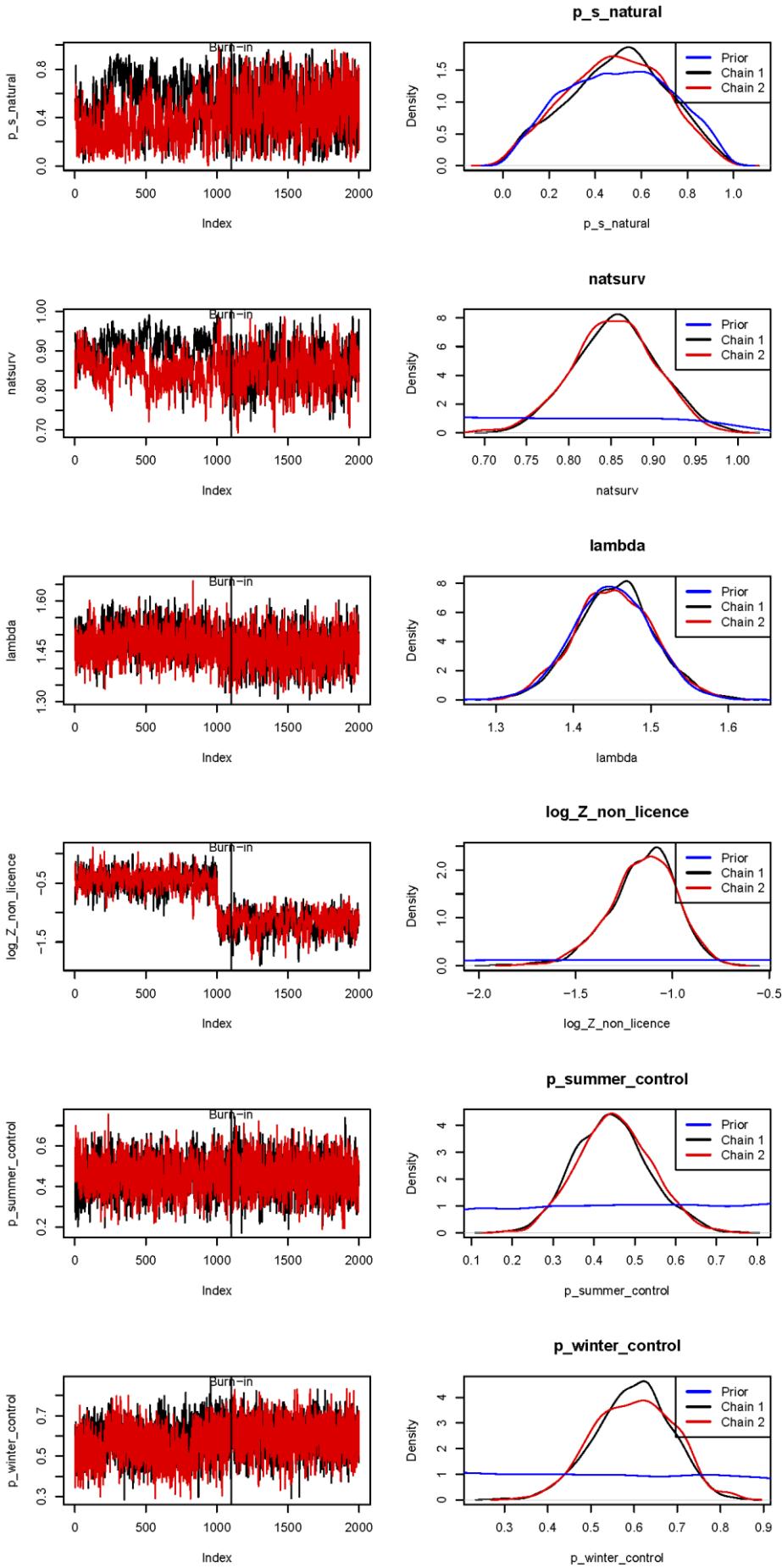
Liite E. Populaatiomalli: simulaatioketjut, priori- ja posteriorijakaumat ja bayesilaiset p-arvot

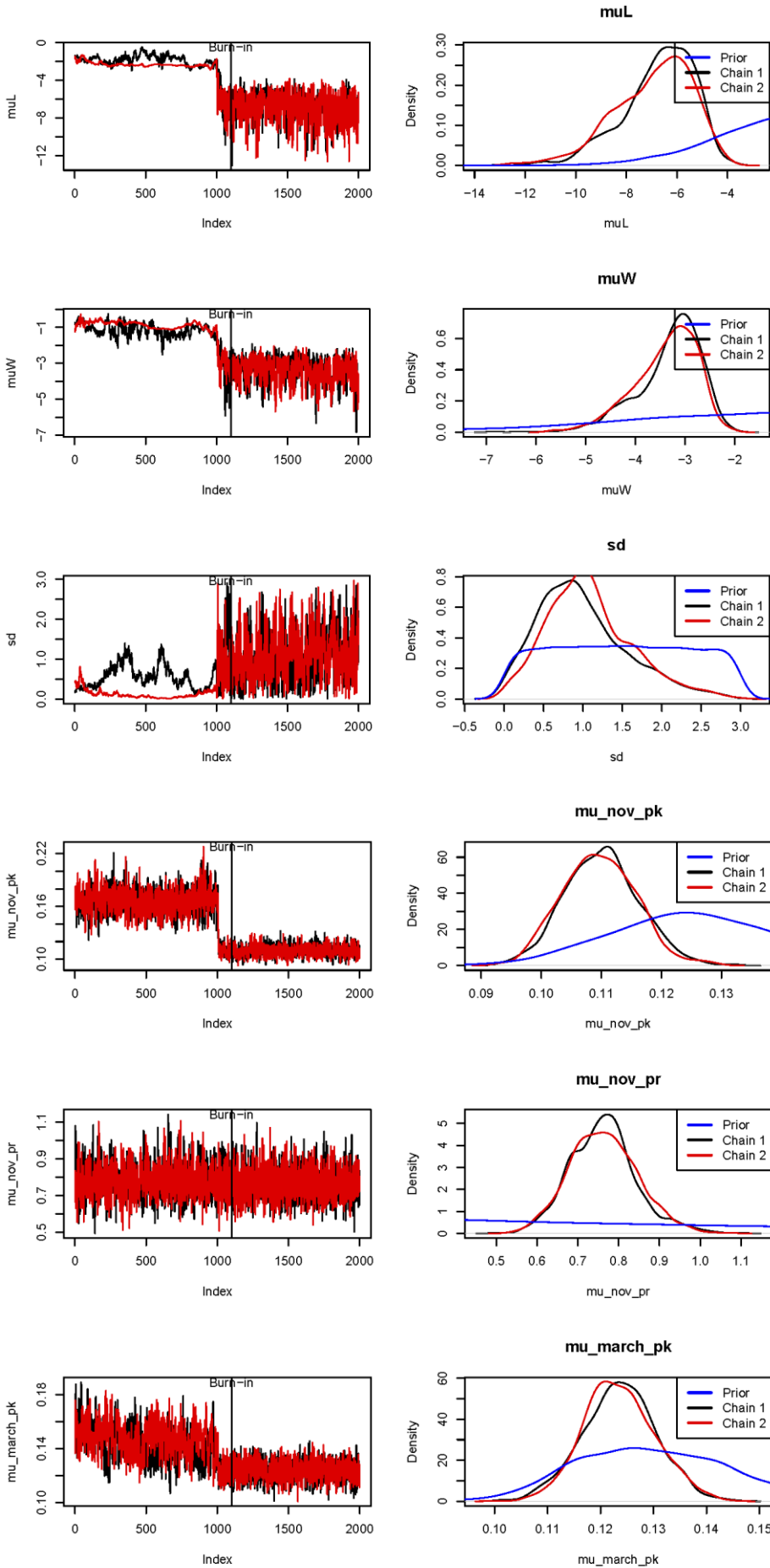
Tästä liitteestä löytyvät seuraavat kuvakokonaisuudet liittyen liitteessä A kuvattuun populaatiomalliin:

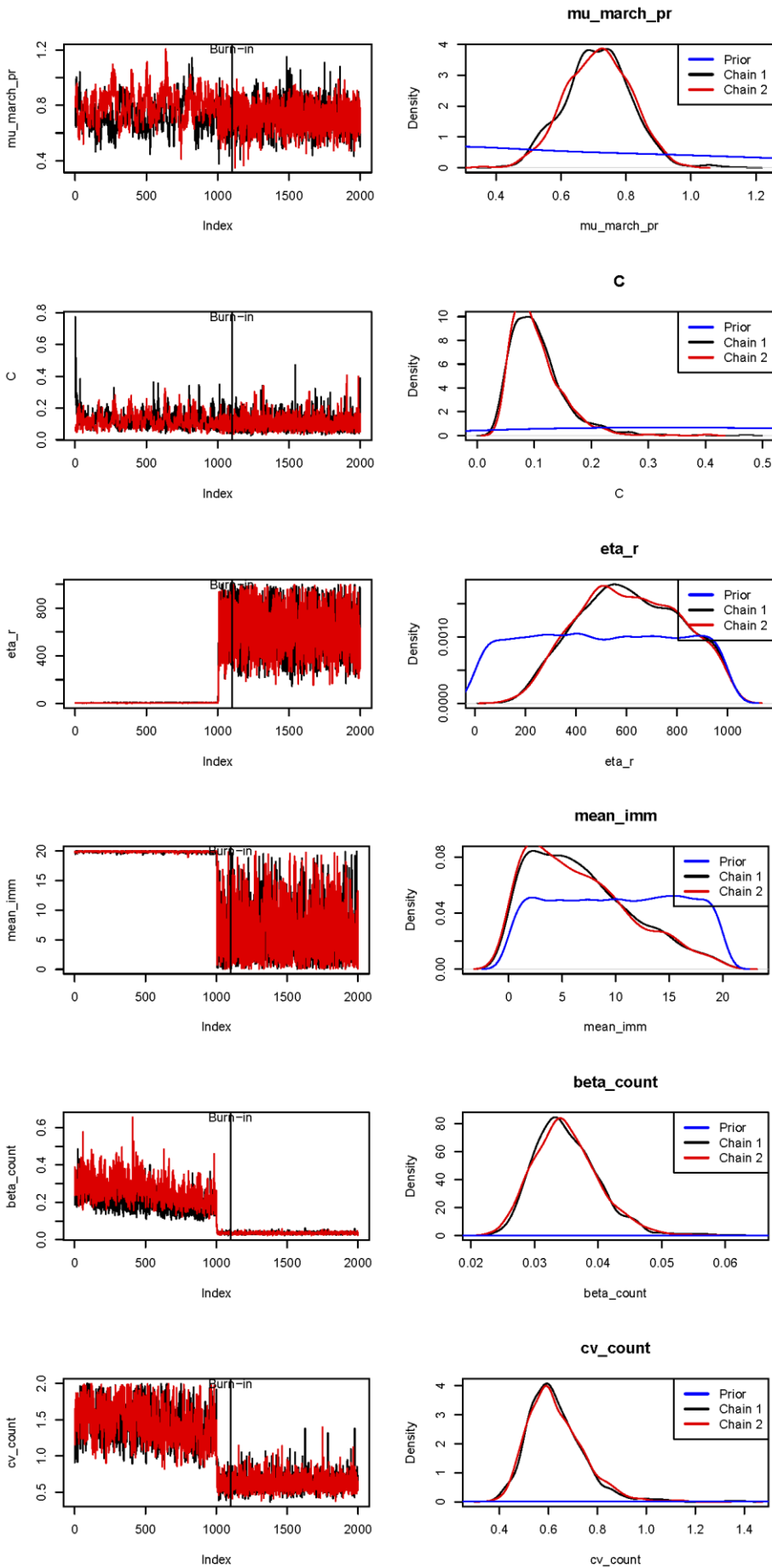
Ensimmäisessä kuvakokonaisuudessa esitetään mallin tärkeimpien parametrien simulaatioketjut (vasen sarake) ja parametrien jakaumat (oikea sarake). Laskennassa käytetään kahta eri alkuarvoista lähtevää simulaatiota. Kun erilliset simulaatioketjut asettuvat laskennan edetessä päällekkäin, ovat simulaatiot päätyneet samaan ratkaisuun eli laskenta on konvergoitunut. Kuvista nähdään myös, miten käytetty aineisto päivittää parametrien priorijakaumat (sininen viiva) posteriorijakaumiksi (musta viiva: ensimmäinen simulaatioketju, punainen viiva: toinen simulaatioketju).

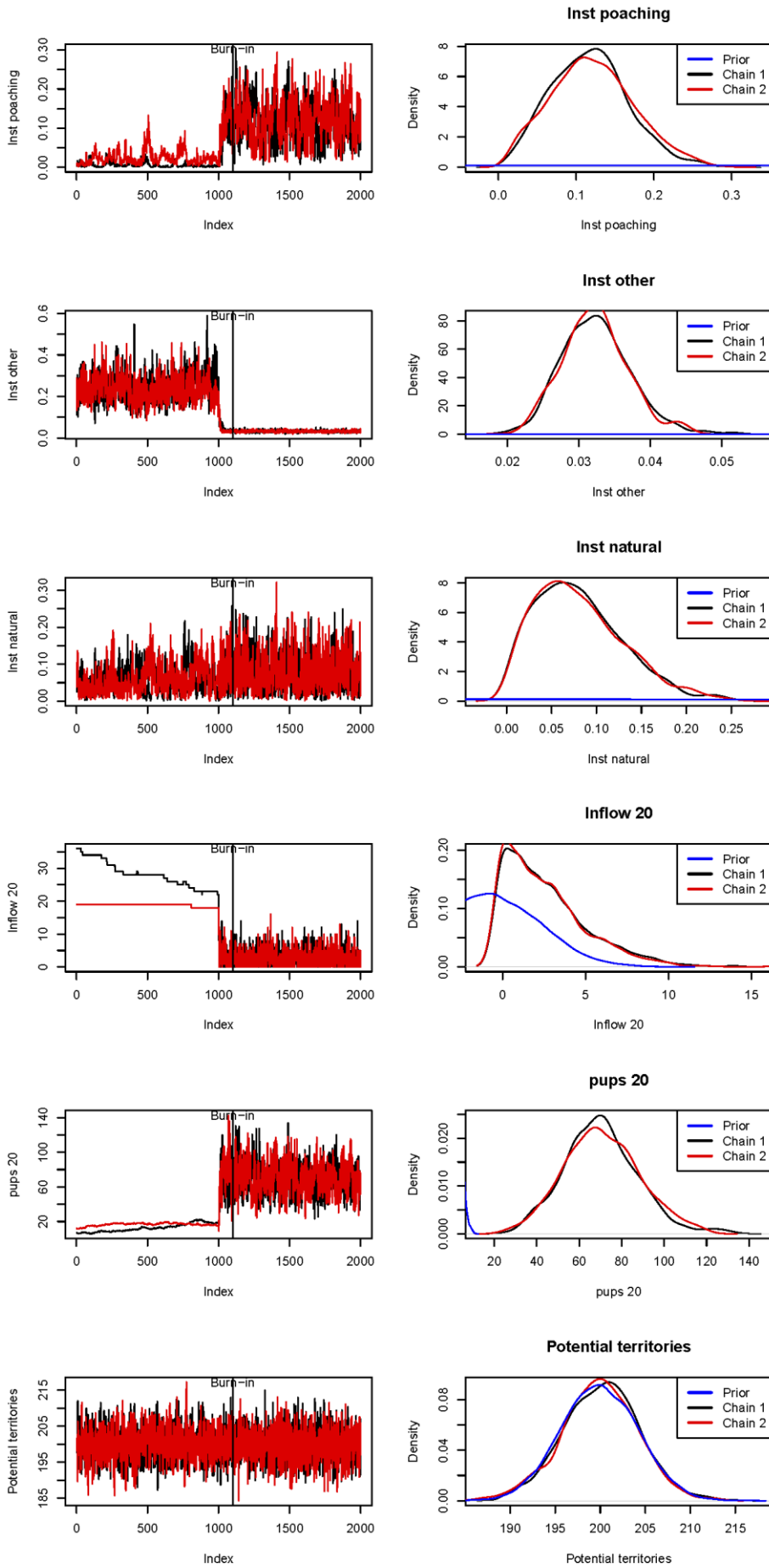
Toisessa kuvakokonaisuudessa esitetään tulokset bayesilaisille p-arvoille (ympyrät), joiden avulla voidaan tarkastella mallin tuottamien tulosten ja aineiston välistä eroa. Vasemmassa sarakkeessa p-arvot esitetään aikasarjana. P-arvojen keskiarvo kuvataan mustalla mustalla viivalla. Keskiarvon osuminen välille 0,4–0,6 (vihreä alue) kuvaa mallin hyvää sopivuutta aineistoon. Esimerkiksi maaliskuun yksilömäärille malli arvioi keskimäärin hieman havaintoja pienemmän arvon, mutta vaihtelu on suurta vuosien välillä, ja tarkastelujakson loppupuolella mallilla on taipumus arvioida kannankoko havaintoja suuremmaksi. Oikeassa sarakkeessa esitetään samat bayesilaiset p-arvot järjestettynä pienimmästä suurimpaan. Ideaalitapauksessa p-arvot muodostavat suurin piirtein suoran linjan vasemmasta alakulmasta oikeaan yläkulmaan (vihreä alue). Tällöin havaitut arvot sijoittuvat ennusteeseen verrattuna juuri mallin mukaisesti, eli eniten osumia tulee ennustejakauman keskivaiheille ja vähemmän ääripäihin. Jos p-arvojen muodostama käyrä osuu myös oranssille alueelle, ennustejakauma on ollut havaintoihin nähden liian leveä, eli havaintoja osuu lähinnä vain jakauman keskelle, mutta ei ääripäihin ennusteen mukaisella todennäköisyydellä. Tämä ei kuitenkaan automaattisesti kerro mallin huonosta sopivuudesta aineistoon. Tyypillisesti syynä on havaintojen vähäinen määrä, jolloin ennusteeseen on jäänyt paljon epävarmuutta. Mikäli p-arvoissa on mukana paljon nollan ja/tai ykkösen lähellä olevia lukuja, käyrät kääntyvät osumaan ainakin osittain punaiselle alueelle. Tämä tarkoittaa, että malli ei ole rakenteeltaan tarpeeksi joustava pystyäkseen ennustamaan havaintoja. Kaikkien tutkittavien muuttujien osalta p-arvot osuvat joko vihreälle tai vihreälle ja oranssille alueelle. Tästä voidaan päätellä mallin toimivan hyvin yhden vuoden mittaisia ennusteita laadittaessa.

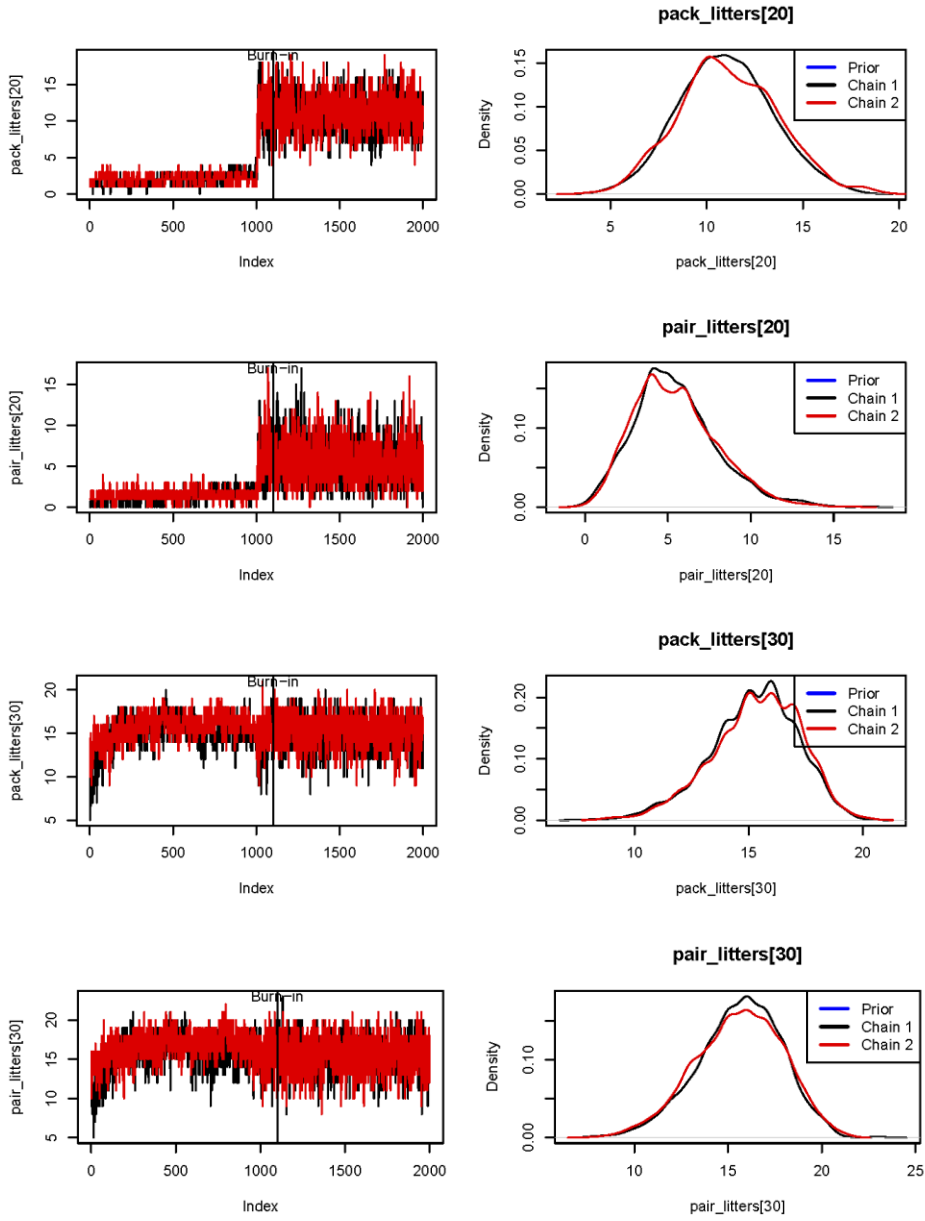


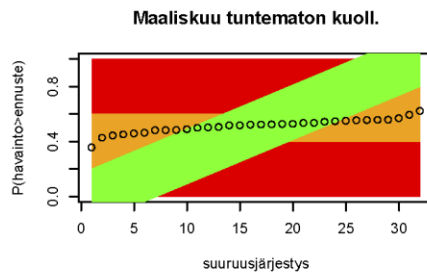
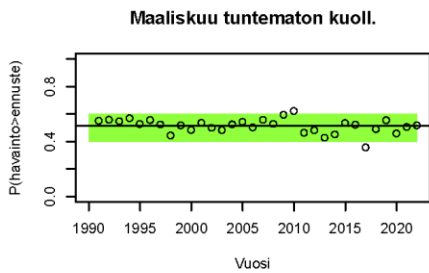
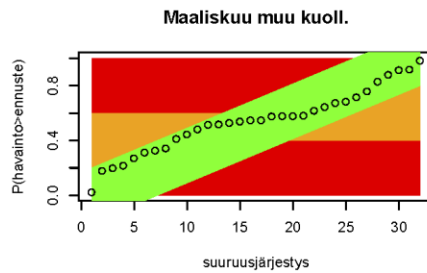
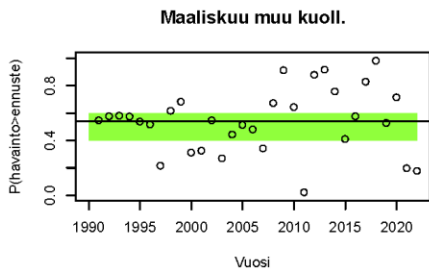
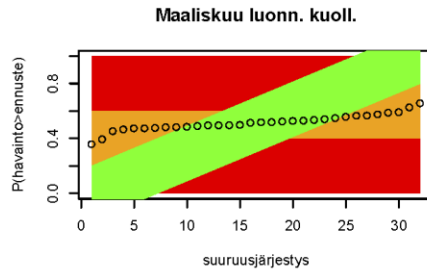
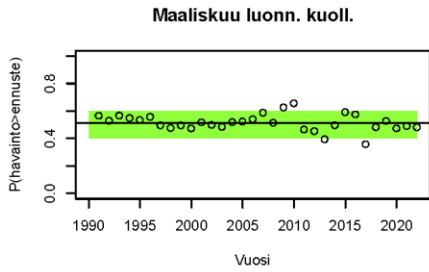
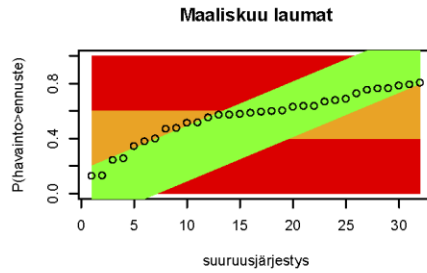
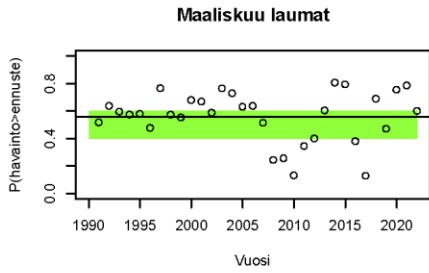
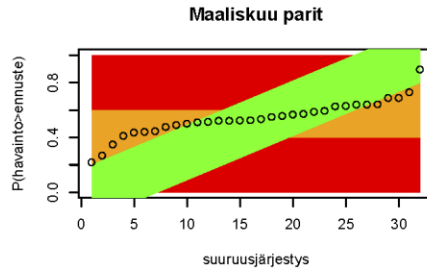
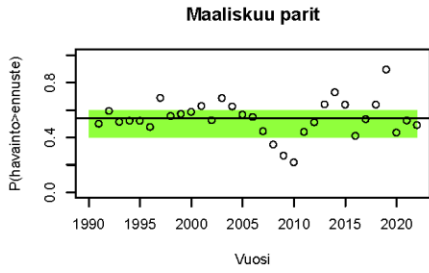
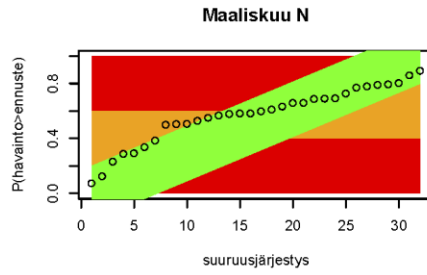
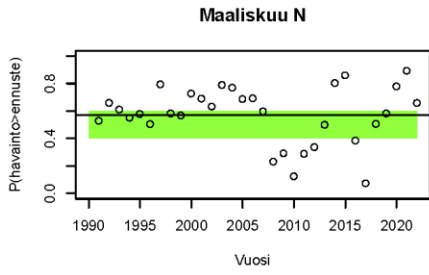


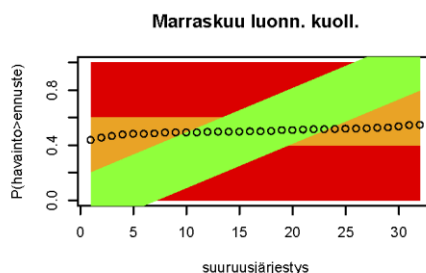
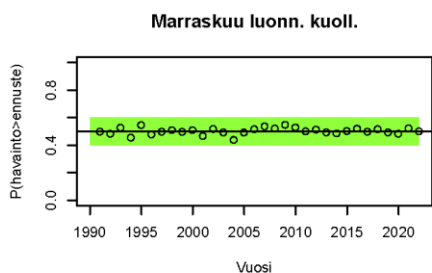
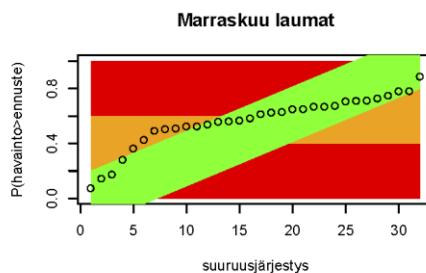
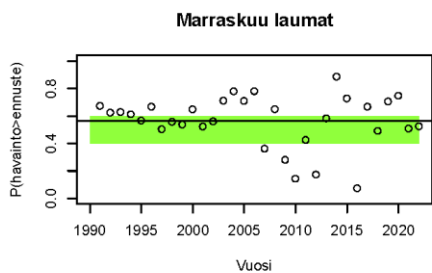
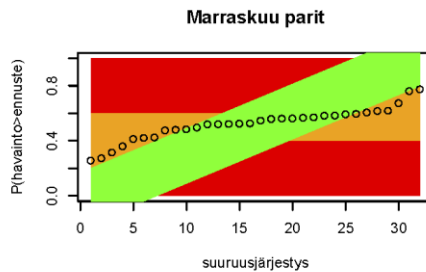
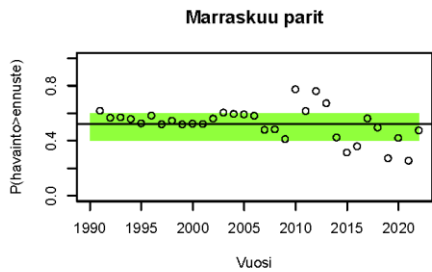
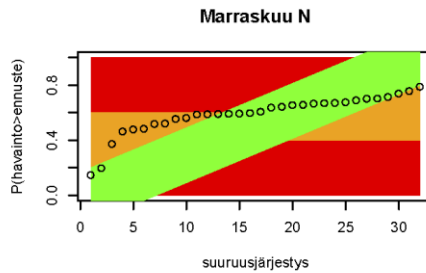
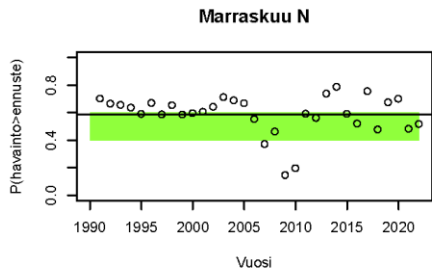
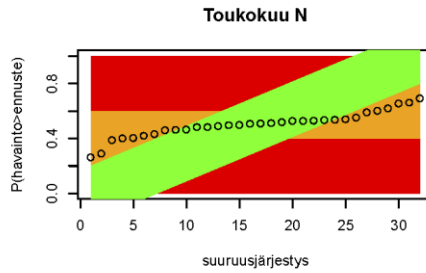
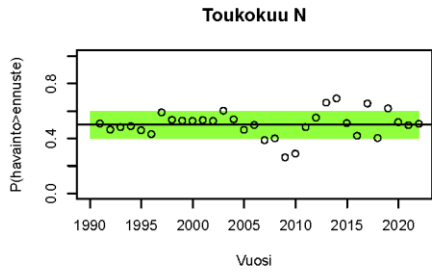
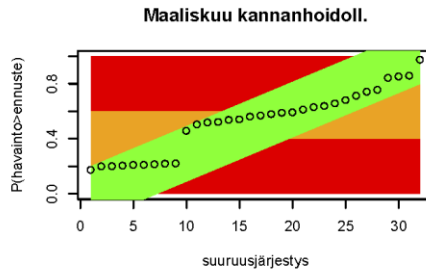
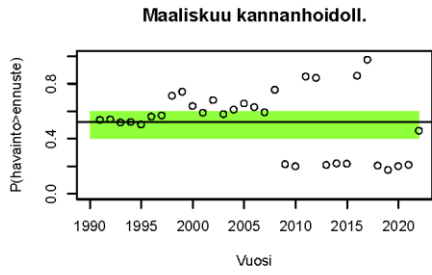


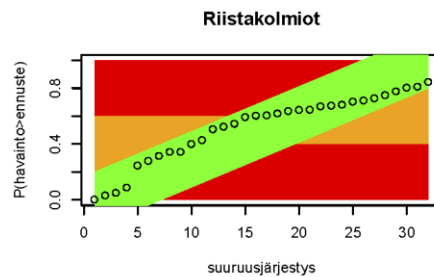
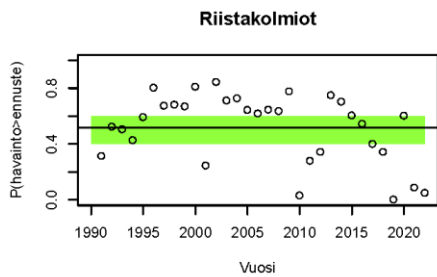
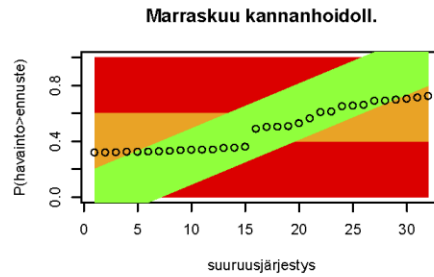
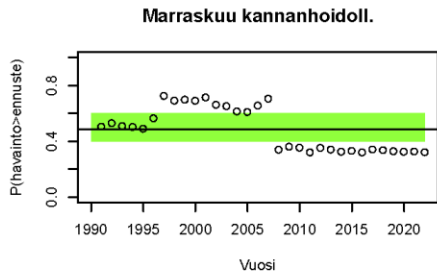
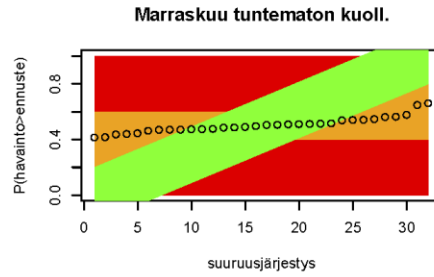
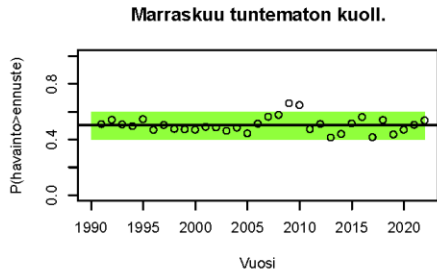
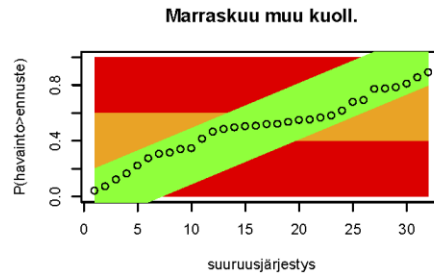
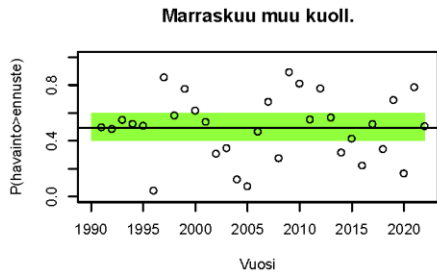














luke.fi

Luonnonvarakeskus
Latokartanonkaari 9
00790 Helsinki
puh. 029 532 6000