

Suurpetojen aiheuttama vaihtelu metsäpeuravaadinten (*Rangifer tarandus fennicus*) säilyvyydessä

Antti Pöllänen



Pro Gradu -tutkielma

Oulun yliopisto

Biologian tutkinto-ohjelma

Huhtikuu 2020

Avainsanat: *Rangifer*-suku, suurpedot, aikuissäilyvyys, *known-fate* -mallit, predaatio

Sisällysluettelo

1. Johdanto.....	3
1.1. Metsäpeura Suomessa.....	5
1.2. Suurpedot ja metsäpeura.....	6
1.3. Tutkimuskysymykset ja -hypoteesit.....	8
2. Materiaalit ja menetelmät.....	9
2.1. Tutkimusalue ja peurapopulaatiot.....	9
2.1. GPS -panta-aineisto.....	10
2.2. Panta-aineiston muokkaus.....	11
2.3. Analyysit.....	12
3. Tulokset.....	14
3.1. Kuolinsyyt.....	14
3.2. Säilyvyys.....	16
3.3. Säilyvyys saalistukselta.....	18
4. Pohdinta.....	20
4.1. Vuotuinen säilyvyys.....	20
4.2. Petojen vaikutus kuolleisuuteen.....	21
4.3. Säilyvyys elinkierron kausina.....	23
4.4. Säilyvyys populaatioiden välillä.....	25
4.5. Aineiston epävarmuustekijät.....	26
5. Yhteenveto.....	26
6. Kiitokset.....	27
7. Lähteet.....	28
8. Liitteet.....	33

1. Johdanto

Kuudes sukupuuttoaalto (Ceballos ym. 2017) vaikuttaa voimakkaasti maailman nisäkkäisiin, joista 173 vähenevää lajia on menettänyt yli 50 % alkuperäisestä levinneisyydestään ihmistoiminnan vaikutuksesta (Ceballos & Ehrlich 2002). Suuret, massaltaan yli 20 kg nisäkkäät ovat menettäneet yli 79 % levinneisyydestään noin 500 vuodessa (Morrison ym. 2007) ja 58 % suurimpien kasvinsyöjänisäkkäiden populaatioista on väheneviä (IUCN 2013). Kasvinsyöjäpopulaatioita uhkaa kasvava ihmispopulaatio, joka lisää villieläinten metsästystä, kilpailua resursseista tuotantoeläinten kanssa sekä elinkelpoisten habitaattien, kuten luonnonvaraisten ruohostojen ja metsien, häviämistä (Ripple ym. 2015). Suuret kasvinsyöjänisäkkäät ovat tärkeitä ylläpitäessään monia ekosysteemipalveluja bioottisista, kuten ravinteiden tehokkaammasta kierrosta (Ripple ym. 2015), aina abioottisiin, kuten ruohikkopalojen säätelyyn Afrikan savanneilla (Sinclair 2010). Luonnonvaraisten kasvinsyöjänisäkkäiden populaatioita säätelevät ravintoketjussa sekä pedot (ylhäältä-alas, engl. *top-down*) että ravinnon määrä (alhaalta-ylös, engl. *bottom-up*), mutta myös suoran ihmistoiminnan aiheuttamalla kuolemilla, kuten liikenteellä (Fahrig & Rytwinski 2009) sekä laillisella (Milner-Gulland & Bennett 2003) ja laittomalla (Brodie ym. 2011) metsästyksellä voi olla suuri merkitys populaatioille. Alueilla, joista pedot puuttuvat, hirvieläinten (Cervidae) populaatioiden kasvua rajoittavat tiheysriippuvaiset tekijät, kuten lajin sisäinen tai lajien välinen kilpailu kasviravinnosta: esimerkiksi Norjan tunturipeuroilla (*Rangifer tarandus tarandus*, L. 1758) se ilmenee heikompana vasasäilyvyytenä ja nuorten vaadinten heikompana lisääntymismenestyksenä (Skogland 1985); isokauriilla (*Cervus elaphus*, L. 1758) puolestaan aikuisten hirvaiden ja vasojen pienempänä kokona (Bonenfant ym. 2002). Kasvinsyöjän koko kuitenkin vaikuttaa sen saalistettavuuteen ja Afrikassa on havaittu kynnyksarvoksi 150 kg, jota massaltaan suurempien eläinten tiheyttä säätelee ravinnon määrä, pienempiä säätelevät petoeläimet (Sinclair ym. 2003).

Suurilla petoeläimillä (Carnivora) on ravintoketjussa ja ekosysteemissä merkittävä rooli, koska ne säätelevät suurten kasvinsyöjänisäkkäiden (Ripple & Beschta 2006) ja pienpetojen (engl. *mesopredators*) tiheyksiä (Prugh ym. 2009). Ensiksi mainittu voi esimerkiksi estää ylilaidunnuksen ja siitä aiheutuvat ekosysteemitason ongelmat (Côté, ym. 2004). Maailmanlaajuisesti myös suuret petoeläimet ovat vähentyneet viimeisen kahden sadan vuoden aikana (Ceballos & Ehrlich 2002, Morrison ym. 2007), mutta tällä vuosituhatluvalla suurpetojen määrä on kuitenkin kasvanut Euroopassa (Chapron ym. 2014). Tällä on ollut negatiivinen vaikutus Euroopan hirvieläintiheyksiin (Melis ym. 2009) - myös Suomessa.

Rangifer –suvun ainoa laji, *Rangifer tarandus* eli peura, on sirkumpolaarisesti pohjoisella pallonpuoliskolla elävä suuri kasvinsyöjänisäkäs, jonka eri alalajipopulaatiot elävät sekä borealisella havumetsävyöhykkeellä että tundralla. Maailmanlaajuinen peurapopulaatio on vähenevä ja luokiteltu IUCN:n punaisen kirjan mukaan vaarantuneeksi (Gunn 2016). Erityisesti havumetsävyöhykkeellä elävät alalajit, kuten Pohjois-Amerikassa elävä metsäkaribu (*Rangifer tarandus caribou*, Gmelin 1788, engl. *woodland caribou*) ja Euraasian länsiosassa, Suomessa ja Venäjän Karjalassa elävä metsäpeura (*Rangifer tarandus fennicus*, Lönn. 1909) ovat vähentyneet merkittävästi 2000-luvulla (Danilov ym. 2015, Kojola ym. 2009; Hervieux ym. 2013; Paasivaara ym. 2017).

Susi (*Canis lupus*, L. 1758) on pohjoisen pallonpuoliskon hirvieläinten merkittävin säätelijä (Peterson ym. 2003). Mukaan lukien Kanadan metsäkaribun (Seip 1992, Bergerud & Elliott 1998), joka ekologiaaltaan vastaa parhaiten metsäpeuraa ja jonka populaatiodynamiikka on hyvin tutkittu. Metsäkaribupopulaation vähenemisen taustalla ovat ihmistoiminnan aiheuttamat ympäristömuutokset, kuten pohjoisten boreaalisten metsien voimakkaat metsänhoitotoimet puuteollisuutta varten (Gauthier ym. 2015). Vaikutukset ovat kohdistuneet erityisesti emosäilyvyyteen, joka on metsäkaribupopulaation kannanvaihtelun kannalta merkittävään yksittäinen parametri (Wittmer ym. 2005a, DeCesare ym. 2012). Aikuisten metsäkaribuvaadinten säilyvyys on alimmillaan ympäristöissä, joissa taimikot ja nuoret metsät vallitsevat. Niiden osuus kaikista metsistä on lisääntynyt karibujen elinalueella voimakkaan metsäteollisuuden myötä (Wittmer ym. 2007). Wittmer ryhmineen (2007) havaitsi myös, että nuorten metsien määrän kasvaessa mitä alempi karibujen tiheys oli, sitä jyrkemmin emosäilyvyys laski. Tämän tiheydestä riippumattoman vähenemisen arvellaan johtuvan siitä, että karibusta on tullut sivusaalislaji pedoille, joiden kannat ovat jatkaneet kasvuaan yhdessä muiden kasvinsyöjänisäkkäiden, kuten hirven kanssa (Seip 1992). Edellä kuvattua ilmiötä kutsutaan näennäiskilpailuksi (engl. *apparent competition*), joka käydään saalislajien välillä yhteisen pedon säädelleessä niitä määrältään epätasaisesti: tässä tapauksessa petojen säädelleessä Kanadan sorkkaeläinlajeja, joihin metsäkaribu kuuluu (Wittmer ym. 2005b). Suden saalislajien välistä näennäiskilpailua ja metsäkaribun vähenemistä on vauhdittanut ilmastonmuutoksen myötä yhä pohjoisemmas levinnyt valkohäntäkauris (*Odocoileus virginianus*, Zimm. 1780). Sen populaatio Kanadan Albertassa on 1990-luvulta alkaen 17-kertaistunut ja kauriin osuus suden ulostenäytteissä kasvanut 30 %-yksikköä samalla, kun susipopulaatio on kaksinkertaistunut (Latham ym. 2011). Kun samaan aikaan hirvitiheys on säilynyt ennallaan, on tulokaslajin vaikutus yhdessä metsäteollisuuden kanssa ollut merkittävä metsäkaribuihin, joiden populaation väheneminen on kiihtynyt (Latham ym. 2011, Hervieux

ym. 2013). Kun emosäilyvyyden odotettiin laskevan metsäkaributiheyden kanssa, kaikkien Wittmerin ym. (2010) tutkimuksessa olleiden populaatioiden arvioitiin kuolevan sukupuuttoon alle 200 vuodessa. Suomessakin metsäteollisuus lisää taimikoiden ja nuorten metsien osuutta metsämaasta, joka ylläpitää tiheää hirvikantaa (Heikkilä & Härkönen 1996, Rempel ym. 1997), mutta näennäiskilpailua hirven ja metsäpeuran välillä ei ole Suomessa tutkittu.

1.1. Metsäpeura Suomessa

Suomen alkuperäinen metsäpeurapopulaatio on lähtöisin Keski-Siperiasta, josta se levittäytyi jääkauden jälkeen Suomeen n. 7000 vuotta sitten (Rankama & Ukkonen 2001). Montosen (1974) teettämässä selvityksessä historiallisten lähteiden, paikannimistön ja arkeologisten löytöjen perusteella metsäpeuran levinneisyys käsitti koko nykyisen Suomen Suomenlahden rannikkoa lukuun ottamatta. Hänen mukaansa pysyvän ihmisasutuksen levitessä yhä pohjoisemmas 1600-luvulla, samoihin aikoihin metsäpeura alkoi vähentyä, kunnes 1700-luvun loppuun mennessä Oulun eteläpuolella ei ollut enää metsäpeuroja kuin kenties Suomenselällä muutamia laumoja. 1880-luvulle tultaessa metsästettiin tiettävästi viimeiset metsäpeurat Sompion Lapissa ja Kainuun itärajalalla, jolloin alalaji kuoli sukupuuttoon Suomesta (Montonen 1974). Neuvosto-Karjalan metsäpeurapopulaation kasvaessa, laji levisi uudelleen Suomen puolelle 1950-luvulla (Harinen 1967, Vanninen 1972) ja lajilla on ollut lisääntyvä populaatio Kainuussa vuodesta 1967 alkaen (Montonen 1972). Tässä tutkimuksessa puhutaan Kainuun populaatiosta, vaikka tosiasiasa sen levinneisyysalue ulottuu Suomen itärajan yli Karjalan tasavallan puolelle (Kuva 1, Heikura ym. 1985). Suomenselälle Salamajärven kansallispuistoon siirrettiin 1980-luvun alussa metsäpeuroja Kainuun populaatiosta (Heikura ym. 1985), ja vuodesta 1982 lähtien on siellä ollut oma lisääntyvä osakantansa (Nieminen & Laitinen 1983).

Suomenselän populaatio on kasvanut aina vuoteen 2019 asti, jolloin kanta ylitti 1400 talvehtivaa yksilöä (Luke 2020). Kainuun metsäpopulaation systemaattinen kannanarviointi aloitettiin vuonna 1966 (Sulkava 1979) ja tuolloisesta 60 yksilöstä kanta kasvoi aina vuoteen 2001 asti, jolloin Kainuussa talvehti noin 1700 metsäpeuraa (Kojola ym. 2009, Paasivaara ym. 2018). Kanta kuitenkin väheni 880 yksilöön seuraavina vuosina 2002-2008 (Kojola ym. 2009). Vuosina 2009-2019 Kainuun metsäpeurapopulaatio on ollut vakaa tai hitaasti pienevä (Paasivaara ym. 2018, Luke 2020). Kainuun ja Suomenselän populaatioiden välillä ei tiedetä liikkuvan peuroja, jolloin geenivirtaa ei esiinny populaatioiden välillä (Paasivaara, suull.). Metsäpeura luokitellaan silmälläpidettäväksi Suomessa (Liukko ym. 2019).

Metsäpeuravaatimen elintavoissa voidaan erottaa elinkierron vaiheet, jotka toistuvat vuosittain. Kalenterivuoden alussa, tammikuusta huhtikuuhun, vaadin viettää aikansa talvehtimisalueella kaivaen lumen alta ravintoa itselleen ja mahdolliselle vasalle (Sulkava ym. 1983). Ravinnon lisäksi talvilaidunten sijainti määräytyy normaalisti soiden, jäätyneiden järvien tai muiden riittävän avointen alueiden läheisyydellä, jonne eläimet pääsevät lepäämään suurissa ryhmissä turvaan petoeläimiltä (Pulliainen ym. 1983). Kevätvaellus ajoittuu huhtikuun puolivälistä toukokuun puoliväliin ja matkaan lähtevät ensiksi vaatimet (Heikura ym. 1983), jotka suuntaavat suorinta reittiä vasomisalueille. Vasominen tapahtuu 22.5.-20.6. välisenä aikana (Montonen 1974) ja vasoja vaadin tekee aina yhden (Kojola 1996). Tämän jälkeen vaatimet elävät vasoineen vasomisalueella, joka on erillään hirvaiden kesälaidunalueista, koska kasvava vasa tarvitsee monipuolisempaa ravintoa kuin kiimakautteen (ts. rykimäkautteen) valmistautuvat, runsasenergistä ravintoa käyttävät hirvaat (Helle 1980). Metsäpeuran kiimakausi alkaa elokuussa ja vaatimet siirtyvät vasoineen valtahirvaiden johtamiin rykimälaumoihin (Heikura ym. 1983, Kojola 1986). Parittelut tapahtuvat syys-lokakuun vaihteessa (Kojola 1986). Rykimääajan jälkeen metsäpeurat siirtyvät talvehtimisalueelle syysvaelluksessa, joka ajallisesti sijoittuu marras-joulukuulle (Pulliainen ym. 1983).

1.2. Suurpedot ja metsäpeura

Suomessa tavattavista neljästä suurpedosta, ympäri vuoden hirvieläimiä saalistavana petoeläimenä susi on ollut Suomen metsäpeurapopulaation merkittävä säätelijä jo sukupuuton jälkeisen kannan alkua ajoista, jolloin vuosina 1975-1978 kolme neljästä löydetystä metsäpeurasta oli jäänyt suden saaliiksi (Pulliainen 1979). Tuolloin Kainuun susipopulaatio oli pieni ja lähinnä itärajan yli Venäjältä liikkuneita uroksia (Pulliainen 1980). Tilanne muuttui 1998-2000, jolloin Kainuun metsäpeurapopulaation alueelle Kuhmoon asettui kolme lisääntyvää susilaumaa: susien määrä kasvoi ennen vuoden 1998 noin viidestä yksilöstä nopeasti 35 yksilöön vuonna 2000 ja suden saalistuksen osuus metsäpeuran kuolleisuuden syistä kasvoi 19 %:sta 50 %:iin; n=60. (Kojola ym. 2004). Samassa tutkimuksessa Kojola ym. (2004) saivat selville, että metsäpeuran osuus suden ulostenäytteistä (n=467) oli suurimmillaan heinäkuusta joulukuuhun kestäväällä jaksolla; tammi-maaliskuun sekä touko-kesäkuun jaksolla ulosteista ei löytynyt käytännöllisesti katsoen metsäpeuran jäänteitä. Kojola ym. myöhemmän tutkimuksen (2009) mukaan susitiheyden kasvu oli suurin yksittäinen syy Kainuun metsäpeurojen vähenemiseen 1700 yksilöstä 880 yksilöön vain kuudessa vuodessa 2002-2008. Tutkimuksessaan Kojola ryhmineen selvitti vasakuolleisuuden merkitystä Kainuun metsä-

peurojen vähenemiselle. Kainuun susipopulaation tiheys selitti tuolloin 69 % vasallisten vaadintien määrän vaihtelusta: vuosina, jolloin susikanta oli harvempi, vasallisia emoja oli kaksi kertaa niin paljon kuin vuosina, jolloin susitiheys oli korkea. Susien määrä Kainuun metsäpeurojen elinalueella vaihteli 18-40 yksilön välillä vuosina 2010-2019 (Luke, julkaisematon). Susi elää myös Suomenselän metsäpeurojen levinneisyysalueella, mutta sen vaikutuksesta peurojen kuolleisuuteen ei ole tutkittua tietoa.

Ahman (*Gulo gulo*, L. 1758) tiedetään säätelevän porojen (*Rangifer tarandus tarandus*) määrää Ruotsissa (Hobbs ym. 2012) ja metsäkaribupopulaatioita Kanadassa (Wittmer ym. 2005a), mutta Suomessa ahman saaliiksi ei ollut vuoteen 2008 mennessä havaittu jääneen yhtään metsäpeuraa (Kojola ym. 2009). Koskela ym. (2013) tutkivat ahman ruokavaliota ja saivat selville, että poronhoitoalueella tärkein ravinnonlähde on poro, mutta itäisen Suomen ulostenäytteistä ei löytynyt yhtään metsäpeuran jäänteitä. Ahman merkitys metsäpeuran saalistajana Kainuussa on voinut kuitenkin kasvaa, koska ahmapopulaatio on yli kaksinkertaistunut noin 50 yksilöstä yli 100 yksilöön itäisessä Suomessa 2010-luvun aikana (Kojola 2016). Karhut (*Ursus arctos*, L. 1758) ovat pääasiassa kaikkiruokaisia ja sorkkaeläinten osuus niiden ravinnosta Euraasiassa on 8,7 % (Niedziałkowska ym. 2019), mutta karhut eivät säätele merkittävästi suurimpien hirvieläinten tiheyksiä esiintyessään ainoana huippupetona (Ripple & Beschta 2012). Kanadassa harmaakarhut käyttävät ravintonaan metsäkaribuja (Seip 1992, Wittmer ym. 2005a), mutta sekä Pohjois-Amerikan että Euraasian karhujen pääasiallinen saalislaji on hirvi (*Alces alces*, L. 1758; Niedziałkowska ym. 2019) ja saalistus kohdistuu pääasiassa vastasyntyneisiin vasoihin (Zager & Beecham 2006). Näin ollen karhun merkitys aikuisten metsäpeurojen saalistajana on pieni, vaikka kanta onkin kasvanut poronhoitoalueen eteläpuolella (Heikkinen ym. 2019b). Ilves (*Lynx lynx*, L. 1758) voi saalistaa aikuisia metsäpeuroja, kuten ne saalistavat poroja Ruotsin poronhoitoalueella (Hobbs ym. 2012), mutta metsäpeuran esiintymisalueella ilveskannat ovat taantuneet puoleen 2010-luvun aikana: Kainuussa noin 140 yksilöstä 70:een ja Suomenselällä (Rannikko-Pohjanmaa ja Pohjanmaa) 110 yksilöstä 60:een (Holmala ym. 2019). Vaikka Kainuussa ilvekset ovat tappaneet metsäpeuroja ennen vuotta 2008 (Kojola ym. 2009), lienee kannan väheneminen ja pentueiden keskittyminen läntiseen Kainuuseen vähentänyt ilveksen merkitystä metsäpeuran kannan säätelijänä.

1.3. Tutkimuskysymykset ja -hypoteesit

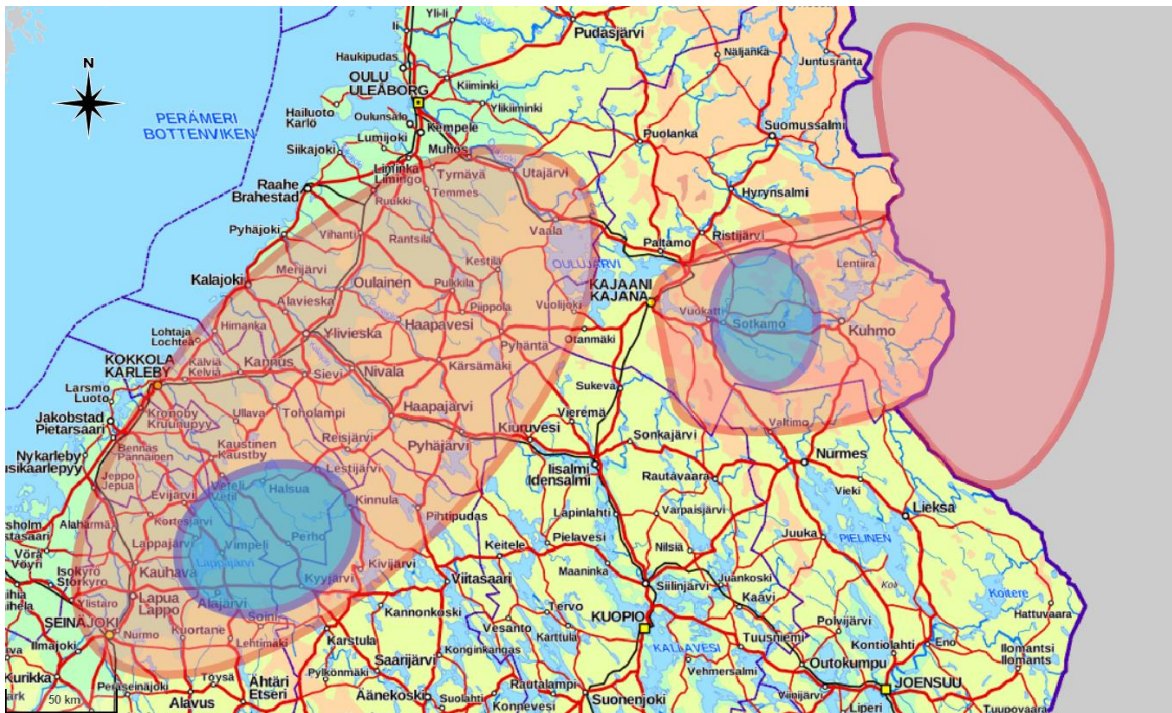
Tiedetään, että naaraiden aikuissäilyvyys (ts. emosäilyvyys) ja vasakuolleisuus ovat hirvieläinpopulaation kannanvaihtelun kaksi merkittävintä tekijää (Gaillard ym. 2000, Eberhardt 2002, Chitwood ym. 2015) ja esimerkiksi metsäkaribupopulaatiossa ne yhdessä selittävät 97,3 % kasvukertoimen vaihtelusta (DeCesare ym. 2012). Suden tiedetään vaikuttavan vasakuolleisuuteen Suomen metsäpeurapopulaatiossa (Kojola ym. 2009), mutta korkea vasakuolleisuus ei välttämättä yksin selitä Kainuun populaation kannan voimakasta vähene mistä tällä vuosituhannella. Muilla hirvieläimillä, kuten metsäkaribulla (Wittmer ym. 2005a, DeCesare ym. 2012) ja metsäpeuraa nopeammin lisääntyvällä valkohäntäkauriilla (Chitwood ym. 2015) emosäilyvyys on vasakuolleisuutta merkittävämpi populaation kasvua selittävä parametri. Hervieux ym. (2013) mukaan vakaaseen tai kasvavaan peurakantaan päästään toimilla, jotka parantavat sekä emojen että niiden vasojen säilyvyyttä. Metsäpeuran jäänteitä esiintyi suden ravinnossa eniten syksyllä ja alkutalvesta, vähiten tammi-maaliskuussa (Kojola ym. 2004) ja metsäkaribuilla kuolleena löytyneiden vaadinten määrä oli alimmillaan tammi-huhtikuussa (Seip 1992). Lisäksi, kun metsäkaribuvaadinten matalimman säilyvyyden on havaittu esiintyvän kesän vasomiskaudella (Wittmer ym. 2005a), odotetaan metsäpeuravaadinten korkeimman säilyvyyden esiintyvän aiempien tutkimusten perusteella tammi-huhtikuussa ja matalimman elo-joulukuussa.

Koska metsäpeuran aikuissäilyvyydestä ei ole entuudestaan aiempaa tietoa, tavoitteenani on selvittää metsäpeuravaadinten vuotuinen säilyvyys Kainuun ja Suomenselän populaatioissa käyttämällä 230 GPS-pannoitetun metsäpeuravaatimen elinhistorioita vuosina 2010-2019. Kainuussa populaation laskeva kannankehitys on todennäköisesti osoitus alhaisemmasta emosäilyvyydestä verrattuna Suomenselkään. Vuoden sisällä tapahtuvaa, kausittaista säilyvyyttä ei ole myöskään aiemmin tutkittu metsäpeuroilla. Tutkin, onko i) tutkimusjakson aikana tapahtunut ajallista muutosta populaatioiden emosäilyvyydessä, onko ii) emosäilyvyydellä vuosien välistä vaihtelua sekä iii) esiintyykö säilyvyydessä ajallista vaihtelua vaadinten vuodenkierron eri kausien välillä. Lisäksi aineiston avulla on mahdollisuus selvittää eri kuolin syiden vaikutusta säilyvyyteen. Tutkin, mikä on suurpetojen vaikutus metsäpeuravaadinten säilyvyyden ajalliseen ja populaatioiden väliseen vaihteluun.

2. Materiaalit ja menetelmät

2.1. Tutkimusalue ja peurapopulaatiot

Kainuun ja Suomenselän metsäpeurapopulaatiot sijoittuvat keskiboreaaliseen kasvillisuusvyöhykkeelle, jota on luonnehdittu eräänlaiseksi vaihtumisalueeksi pohjoisen ja eteläisen boreaalisen vyöhykkeen välillä (Ahti ym. 1968). Pääpuulajeina ovat mänty (*Pinus sylvestris*) ja kuusi (*Picea abies*). Kainuussa metsän määrä kaikesta maa-alasta on n. 80 %, josta 3 % on suojeltua metsää (Kojola ym. 2009), jonka puusto on iältään vanhaa eli yli 120-vuotiaista (Korhonen ym. 2017) ja monimuotoisuudeltaan runsaampaa kuin talousmetsä (Lilja & Kuvluvainen 2005). 1970- ja 1980-luvun tehometsätalouden jäljiltä molempien populaatioiden alueella on runsaasti nuoria metsiä sekä kuivatusojitettuja soita. Korkeusvaihtelut merenpinnasta eivät ole suuria: Kainuussa 160-307 m (Kojola ym. 2004). Kainuussa lammet ja järvet ovat hyvin yleisiä, mutta Suomenselän alueella niitä on vain populaation levinneisyyden itäosassa; muuten aluetta luonnehtivat laajat aapasuot ja suurempi peltojen määrä kuin Kainuussa. Molemmat populaatiot sijoittuvat pääsuotyypiltään eteläiselle aapasuovyöhykkeelle (Euroola ym. 1984). Suomenselällä talven pysyvä lumipeite sataa keskimäärin 26. marraskuuta ja sulaa 22. huhtikuuta (Ilmatieteenlaitos 2020) talven pituuden ollessa Kainuussa noin kaksi viikkoa pidempi (Kojola ym. 2009). Suomenselällä lumen keskimääräinen syvyys maaliskuun 15. päivänä on 40-60 cm ja talven keskimääräinen sademäärä 110-120 mm; Kainuussa vastaavat luvut ovat 60-80 cm ja 120-140 mm (Ilmatieteen laitos 2020). Hirvi on ainoa toinen sorkkaeläin, joka elää merkittävässä määrin metsäpeuran levinneisyysalueella. Suomenselän populaation vaadinten vasomisuusalueet ulottuvat etelässä Etelä-Pohjanmaan koillisosiin, idässä Keski-Suomen ja Pohjois-Savon järviolueille, pohjoisessa Vaalaan pohjoisosiin ja lännessä paikoin Pohjanlahden rantaan asti. Peurat kerääntyvät talvehtimaan Alajärven ja Lappajärven itäpuolisille pelto- ja suoalueille marraskuussa (kuva 1). Kainuun vaatimet vasovat pääasiassa Kuhmon kunnan alueella sekä Venäjällä rajan tuntumassa: jopa sata kilometriä pohjoisempana kuin se Suomen puolella on mahdollista Suomussalmen ja Hyrynsalmen kuntien etelärajalla olevan peura-aidan vuoksi (Luke, julkaisematon). Kainuun talvehtimisalueet ovat sijainneet 2010-luvulla Sotkamon ja Kuhmon välisen maantien eteläpuolella (kuva 1).



Kuva 1. Kainuun (oikealla) ja Suomenselän (vasemmalla) populaatioiden levinneisyys 2010-luvulla. Punaiset alueet kuvaavat vasomisalueita, siniset talvehtimisalueita. Kartta: Paikkatietoikkuna 2020. Lähde: Luonnonvarakeskus 2020.

2.1. GPS -panta-aineisto

Suomen Luonnonvarakeskus (myöh. Luke) aloitti GPS-satelliittipannoin varustettujen metsäpeurojen seuraamisen vuonna 2008. Joulukuussa 2008 ja alkuvuodesta 2009 asennettiin 14 kpl *Vectronic* -pantoja ensimmäisille metsäpeuravaatimille. Pannoitustilanteessa eläin tavoitettiin moottorikelkkaa tai helikopteria käyttäen ja nukutettiin nukutusaseella ennen pannaan asettamista voimassa olevaa eläinten käsittelylupaa hyödyntäen. Eläimen ikä pannoitushetkellä arvioitiin sen hampaiden kuluneisuuden ja kiilteen perusteella (Norberg ym. 2010). Nukuttamisen ja pannoituksen suoritti Luken kenttähenkilökunta. Uusien pantojen asentamista jatkettiin vuosittain pääasiallisesti joko syksyllä loka-marraskuussa tai keväällä maaliskuussa. Tutkimuksen aikana pannoitettiin yhteensä 230 metsäpeuravaadinta, joista 153 Kainuussa ja 77 Suomenselällä.

GPS-panta lähettää sijaintitietoa, jonka perusteella metsäpeuravaatimen liikkeet maastossa saadaan selville. Yksilökoodia, esimerkiksi 17050, kantavan pantapeuran sijainnit kertyvät tietokantaan neljän tunnin välein (Paasivaara, suull.). Sijainnin muuttuessa säännöllisesti,

pantaa kantavan peuran voi olettaa olevan hengissä. Jos panta on ollut kolmesta neljään paikannusta paikallaan, tutkija käy viikon sisällä sijaintitiedon perusteella tarkistamassa, onko panta pudonnut tai metsäpeura kuollut. Kuolleena löytyneen metsäpeuran kuolinsyy määritetään suurpetojen tapauksessa lajilleen jälkien, kuten purentatavan, syömisjälkien tai ulosteiden, perusteella (Bang & Dahlström 1972, Norberg ym. 2010, Paasivaara, suull.). Mikäli panta ei lähetä enää sijaintitietoa eikä sen viimeisestä sijainnista löydy kuollutta peuraa, panta todetaan hävinneeksi. Pannoissa on myös nk. *drop-off*-toiminto, joka pudottaa pannan peuran kaulasta, kun virtalähde on loppumassa noin 3-5 vuoden syklillä. Joidenkin peurayksilöiden havaintohistoriat ovat päättyneet tällaisen toiminnon kautta aineistossa.

Metsäpeurapopulaatioiden kannan seurantaan kuuluu myös talvinen lentolaskenta, jossa jokainen talvehtimislauma pyritään valokuvaamaan. Valokuvien perusteella voidaan arvioida jokaisen lauman rakenne ja yksilöiden määrä, jonka perusteella arvioidaan koko populaation koko. Tätä helpottamaan pantoihin on kirjattu helposti erottuva numerokoodi, joka helpottaa yksilön tai lauman tunnistamista laskentatilanteessa. Lisäksi pantaa kantavasta metsäpeura-vaatimesta saadaan tutkijoilta ja yleisöltä koodin avulla maastosta havaintoja, joiden avulla voidaan määrittää esimerkiksi yksilön elossa säilyminen, jos panta on sammunut tai mennyt muutoin epäkuntoon. Pannan koodista on hyötyä myös yksilön tunnistamisessa, jos sammunut panta löydetään kuolleelta metsäpeuralta.

2.2. Panta-aineiston muokkaus

Tutkimuksen aineiston analysoimisessa käytettiin nk. *known-fate* -malleja. Silloin tiedetään yksilön elossa säilyminen yhden *havaintojakson* ajan. Kun pannoitettujen eläinyksilöiden kohtalot, eli säilyvätkö ne havaintojakson päättymiseen saakka hengissä, tiedetään, voidaan tutkimuspopulaation säilyvyys estimoida tuon havaintojakson osalta. *Known-fate* -mallien perustana on ”Kaplan-Meier” -metodi (Kaplan & Meier 1958), joka on luotu havaintoaineistolle, joka on kerätty sarjana havaintoja merkitsemisen jälkeen (Pollock ym. 1989, Cooch & White 2020). *Known-fate* -mallit ovat alun perinkin kehitetty radiopanta-aineistoille, koska pannat tuottavat jatkuvaa, luotettavaa tietoa pannoitetun eläimen sijainnista ja elossa säilymisestä. Datan säännöllisyyden vuoksi kiinnijäämis- ja havainnointitodennäköisyyden voidaan olettaa olevan 100 % (White & Burnham 1999).

Known-fate -malleissa tunnetaan kolme mahdollista skenaariota merkityn yksilön kohtalolle tutkimuksen aikana. Eläin joko i) säilyy hengissä tutkimusjakson loppuun saakka, jolloin jokaisen havaintojakson kohtalo tunnetaan; ii) eläin kuolee tutkimusjakson aikana, jolloin

haaska löydetään ja kuolema onnistutaan ajoittamaan tietyn havaintojakson aikana tapahtuneeksi; tai iii) eläin säilyy hengissä, kunnes häviää jostain syystä, mutta sen edellisen havaintojakson kohtalo tiedetään, ts. eläin eli havaintojakson, joka edeltää katoamishetkeä, loppuun saakka (Cooch & White 2020).

Pannoitettujen eläinten havaintohistorian koostamisessa käytetään binäärikoodia, joilla kuvataan eläimen kohtaloa havaintojakson aikana. Binäärikoodit ovat muotoa ”LD”. ”L” on joko 1, jolloin eläin on elossa havaintojakson alussa tai eläin on merkattu havaintojakson aikana; tai ”L” on 0, jolloin eläintä ei ole vielä merkitty. Binäärikoodin toinen osa, ”D”, voi olla joko 1, jolloin eläimen tiedetään kuolleen havaintojakson aikana; tai 0, jolloin eläin selviytyi havaintojakson loppuun asti elävänä. Aineiston, joka sisältää jokaisen pantapeuran havaintohistorian, avulla voidaan laskea havaintojaksolle säilyvysestimaatti sekä sovittaa malleja, jotka selittävät säilyvyydessä esiintyvää vaihtelua.

Luken panta-aineisto mahdollisti kunkin yksilön havaintohistorian koostuvan *kuukauden* mittaisista havaintojaksoista. Käytännössä peurayksilön havaintohistoria koostui havaintojaksoista, joissa i) pannoituskuukausi ja kuukaudet, joiden loppuun asti peura säilyi hengissä, koodattiin ”10”, ii) kuukausi, jolloin peura kuoli, koodattiin ”11” ja iii) kuukausi, jolloin peura katosi ja havainnot loppuivat, koodattiin ”00”. Viimeisessä tapauksessa peuran havaintohistoria päättyi siis häviämistä edeltäneeseen kuukauteen. Peuran häviäminen johtui usein pannan toiminnan katkeamisesta virtalähteen sammuttua tai pannan rikkoonnuttua. Havaintohistoriaa koostaessa oletettiin, että eläin on elossa siihen asti, kunnes se on löytynyt kuolleen, koska luovutetusta panta-aineistosta selvisivät vain peurojen pannoitushetket päivän, sekä häviämis- tai kuolinhetket kuukauden tarkkuudella.

2.3. Analyysit

Aineisto analysoitiin kahdessa osassa. Kun ensimmäinen analyysi käsitti kaikki kuolinsyyt, toisessa analyysissä otettiin huomioon vain suurpetojen aiheuttama kuolleisuus. Kun vain petojen aiheuttama kuolleisuus otettiin huomioon, koodattiin muiden kuolinsyiden kuolin-kuukauden havaintojaksoksi ”00”, eli yksilö poistettiin kuolleisuusaineistosta, ja ainoastaan suurpetojen saaliiksi joutuneiden peurojen kuolinkuukausi koodattiin ”11”. Molempiin aineistoihin sovitettiin samat mallit.

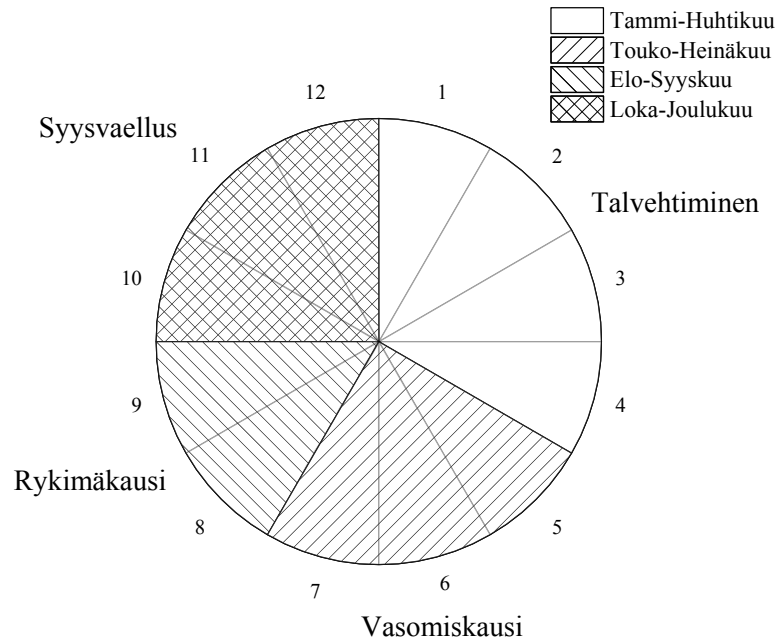
Aineisto, joka käsitti peurayksilöiden havaintohistoriat, analysoitiin MARK-ohjelman *known-fate* -malleilla (White & Burnham 1999). Koska MARK-ohjelma lukee vain rajallisen määrän sarakkeita, jouduttiin havaintohistoria-aineistoa redusoimaan analyysiä varten.

Vuoden 2009 havaintojaksot poistettiin, koska pannoitettuja peurayksilöitä oli tuolloin vähän, 14. Lisäksi vuoden 2019 havaintojaksoista mahtuivat analyysiin tammi-, helmi-, maaliskuu- ja huhtikuu. Tutkimusjaksoksi muodostui siis aikajakso tammikuusta 2010 huhtikuuhun 2019. Aineistossa oli 230 peurayksilöä.

Aineistoon sovittiin joukko ennalta määritettyjä (*a priori*) malleja, joiden ajateltiin kuvaavan vaihtelua metsäpeurojen säilyvyydessä. ”Paikka” (Kainuu 1; Suomenselkä 0) oli ryhmätekijänä malleissa. Säilyvyyden ajallista vaihtelua tarkasteltiin vertailemalla seuraavia malleja: i) vakiomalli (ts. vakiotermi), jonka säilyvysestimaatti kuvasi koko tutkimuspopulaation keskimääräistä kuukausittaista säilyvyyttä; ii) vuosien välistä vaihtelua kuvattiin ”vuosi”-mallilla, jossa oli jokaiselle vuodelle oma parametrinsa; iii) ”trendi”-mallilla tutkittiin, että onko säilyvyydessä tapahtunut lineaarista muutosta tutkimuksen aikana. Kuukausittaiset säilyvysestimaatit muutettiin vuosittaisiksi korottamalla ne kahdenteentoista potenssiin. Kesquivirheet muutettiin myös vuositasolle (Powell 2007).

Vuoden sisällä tapahtuvaa ajallista vaihtelua tutkittiin ”kausi”-muuttujan avulla. Kausi kuvaa peuravaatimen vuodenkiertoa neljän kauden aikana, jotka heijastavat luonnossa havaittavia, vuosittaisia lisääntymis- tai yleisesti käyttäytymisbiologisia elinkierron vaiheita (ks. johdanto, s. 4). Havaintojaksot jaettiin siten, että *talvehtimista* kuvasi ensimmäinen kausi, joka sisälsi tammi-huhtikuun havaintojaksot; toinen kausi oli *vasomiskausi*, joka sisälsi touko-heinäkuun havaintojaksot; kolmas kausi oli *rykimäkaus*i, joka sisälsi elo-syyskuun havaintojaksot ja neljännen kauden eli *syysvaelluksen* käsitti loka-joulukuun havaintojaksot (kuva 2).

Vuosien ja kausien välistä vaihtelua kuvaavat muuttujat pidettiin eri malleissa. Molempien mallien suhteen sovittiin interaktiomalleja ”paikka”-muuttujan kanssa; pyrittiin siis selvittämään, onko säilyvyyden ajallinen vaihtelu erilaista Kainuun ja Suomenselän populaatioissa. Mallinvalinta suoritettiin Akaiken informaatiokriteerin (AICc) avulla (Burnham & Anderson 2002). Jos useampi malli oli kahden AICc-yksikön sisällä parhaasta mallista, niiden katsottiin saavan yhtä paljon tukea. Jos mielenkiinnon kohteena olevan muuttujan sisältämä malli on yhtä tuettu kuin redusoitu malli, jossa ei ole muuttujaa, tämä muuttujan vaikutus katsottiin heikoksi. Mallinvalinnan epävarmuus huomioitiin laskemalla painotetut estimaatit. Tällöin kahden AICc-yksikön sisällä olevien mallien säilyvysestimaatit painotettiin AICc:n painoarvolla ja laskettiin yhteen.



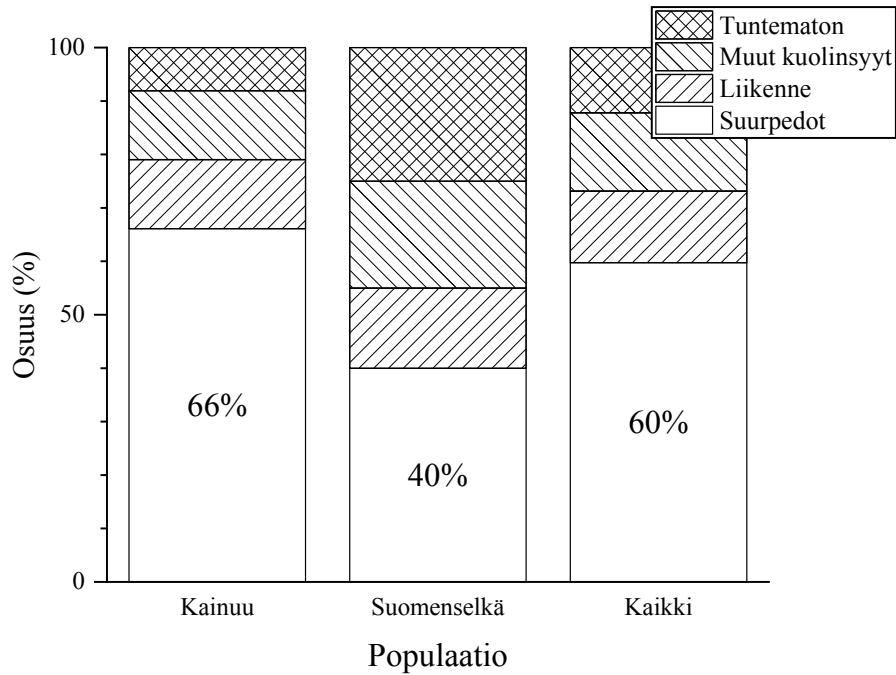
Kuva 2. Metsäpeuravaatimen vuodenkierron vaiheiden jakaminen havaintojaksoista koostuviin kausiin.

3. Tulokset

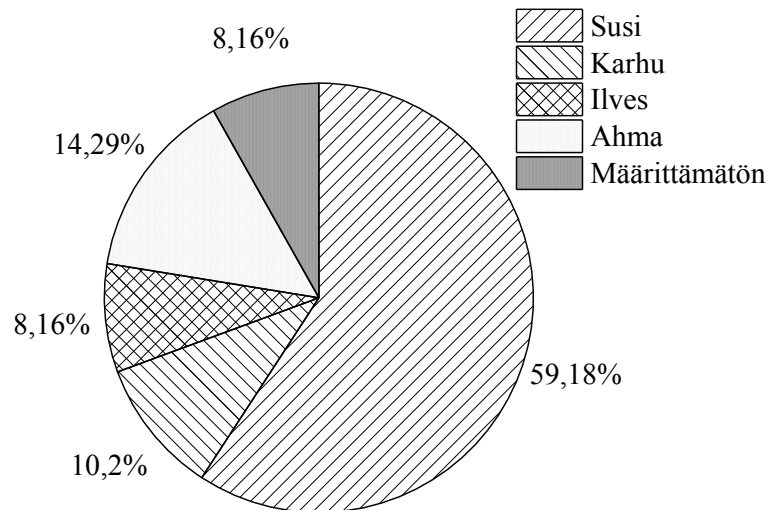
3.1. Kuolinsyyt

Kaikista pannoitetuista metsäpeuroista yhteensä 82 löydettiin maastosta kuolleena. Metsäpeuran yleisin kuoleman aiheuttaja oli molemmissa populaatioissa jokin suurpeto eli karhu, ilves, susi tai ahma; seuraavaksi eniten metsäpeurojen kuolemia aiheuttanut syy oli liikenne (kuva 3). Muita kuoleman aiheuttaneita syitä olivat yleisimmästä harvinaisimpaan: tapaturma (8), salametsästys (2), synnytys (2) ja metsästys (1). Tuntemattomasta syystä kuoli yhdeksän metsäpeuraa.

Suurpetojen tappamista metsäpeuroista (n=49) suurimman osan oli saalistanut susi, 59 % (n=29). Muista suurpedoista suhteellisilta osuuksiltaan ahma sai saaliiksi 14 %, karhu 10 % ja ilves 8 % kaikista petojen tappamista peuroista. Määrittämättä jäi 8 % (n=4) suurpedon tappamista metsäpeuroista (kuva 4).



Kuva 3. Kuolleen löytyneiden pantapeurojen (n=82) kuolinsyiden suhteellinen jakauma sekä Kainuussa (n=62) että Suomenselällä (n=20) vuosina 2009-2019. Suurpedot tarkoittavat karhua, ilvestä, sutta ja ahmaa. ”Muut kuolinsyyt” tarkoittavat seuraavia kuolinsyitä yhdessä: tapaturma, salametsästys, metsästys ja synnytys.



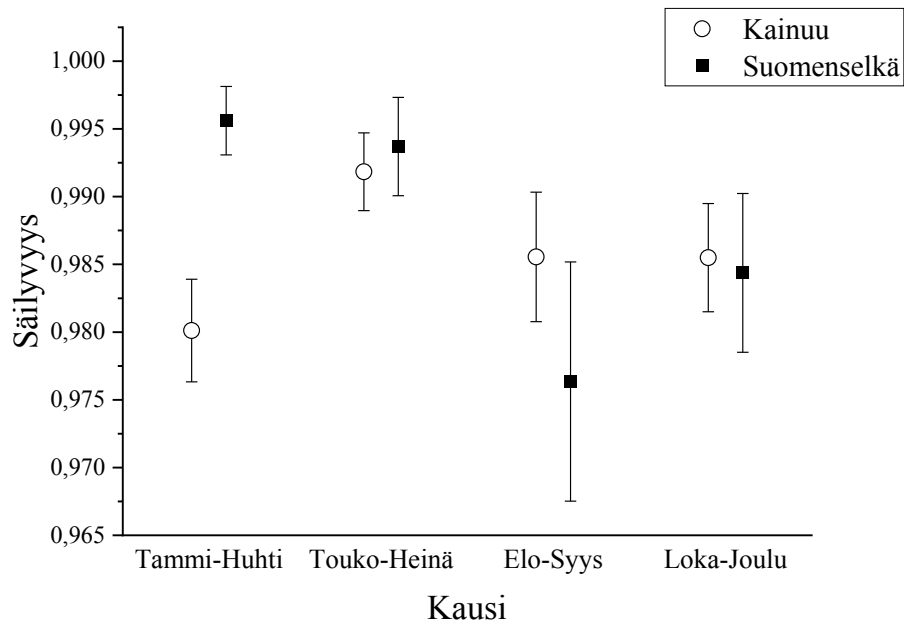
Kuva 4. Suurpetojen Kainuussa ja Suomenselällä aiheuttamien kuolemien (n=49) suhteellinen jakauma.

3.2. Säilyvyys

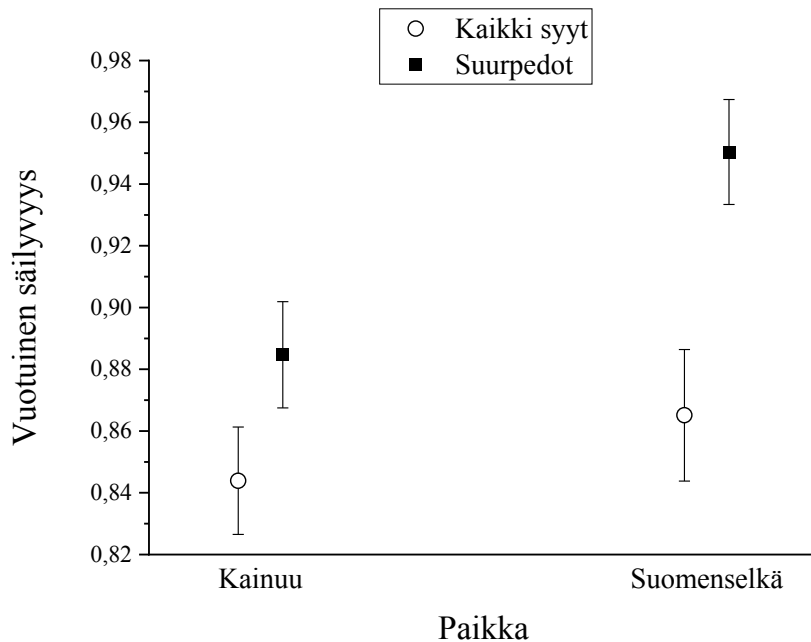
Säilyvydessä oli havaittavissa ajallista vaihtelua elinkierron vaiheiden välillä, kun kaikki kuolinsyyt otettiin huomioon. Parhaan mallin 1 (Taulukko 1, $\Delta AICc > 2$ vs. malli 2, liite 2) mukaan populaatioiden välisen ja elinkierron kausina tapahtuvan säilyvyyden vaihtelun välillä oli yhdysvaikutus. ”Paikka”- ja ”Kausi”-muuttujien välisen yhdysvaikutuksen selittää Kainuun ja Suomenselän populaatioiden säilyvyyden merkitsevä ero vuodenkierron kautena 1 eli tammi-huhtikuussa (kuva 5). Säilyvyys ei kuitenkaan keskimäärin eronnut paikkojen välillä (taulukko 1, malli 2 vs. malli 4, kuva 6). Kuukauden aikainen säilyvyys oli Kainuussa 0,986 (95 %:n luottamusväli 0,982-0,989) ja Suomenselällä 0,988 (95 %:n luottamusväli 0,982-0,992). Säilyvyys ei laskenut tutkimusjakson aikana (taulukko 1, malli 2 vs. malli 8) eikä siinä esiintynyt ajallista vaihtelua (taulukko 1, malli 2 vs. malli 10).

Taulukko 1. Metsäpeuravaadinten säilyvyyttä selittävät mallit, kun kaikki kuolinsyyt on otettu huomioon. Mallit on järjestetty Akaiken informaatiokriteerin, AICc:n, määrittelemään järjestykseen. Malleissa ”paikka” tarkoittaa Suomenselkää ja Kainuuta, ”kausi” elinkierron kausia 1-4 ja ”vuosi” tutkimusjakson vuosia 2010-2019. ”Trendi”-malli selittää tutkimusjakson aikana (2010-2019) tapahtunutta säilyvyyden lineaarista muutosta ($\Delta AICc$: AICc-arvon erotus parhaimpaan malliin; w: AICc painoarvo; ja k: parametrien lukumäärä).

#	Malli	AICc	$\Delta AICc$	w	k
1	Paikka*Kausi	817,23	0,00	0,354	8
2	Vakio	819,46	2,23	0,116	1
3	Kausi	819,51	2,28	0,113	4
4	Paikka	819,63	2,39	0,107	2
5	Paikka+Kausi	819,67	2,44	0,105	5
6	Paikka*Trendi	820,10	2,87	0,084	4
7	Paikka+Trendi	820,66	3,43	0,064	3
8	Trendi	820,93	3,69	0,056	2
9	Paikka+Vuosi	833,12	15,88	0,000	11
10	Vuosi	833,14	15,91	0,000	10



Kuva 5. Metsäpeuravaadinten kuukausittainen säilyvyys (\pm keskivirhe) Kainuun (○) ja Suomenselän (■) populaatioissa vuoden aikana tapahtuville elinkierron vaiheille (kausi), kun kaikki kuolinsyyt on otettu huomioon. Kaudet on määritelty metsäpeuravaadinten elinkierron vaiheiden, ja säilyvyys kunkin kauden keskimääräisen kuukausisäilyvyyden mukaan.



Kuva 6. Metsäpeuravaadinten vuotuinen säilyvyys (\pm keskivirhe) Kainuun ja Suomenselän populaatioissa. Ympyrät (○) esittävät populaatioiden säilyvyyttä, kun kaikki kuolinsyyt on otettu huomioon. Neliöt (■) esittävät säilyvyyttä, kun metsäpeurat ovat jääneet suurpedon saaliiksi.

3.3. Säilyvyys saalistukselta

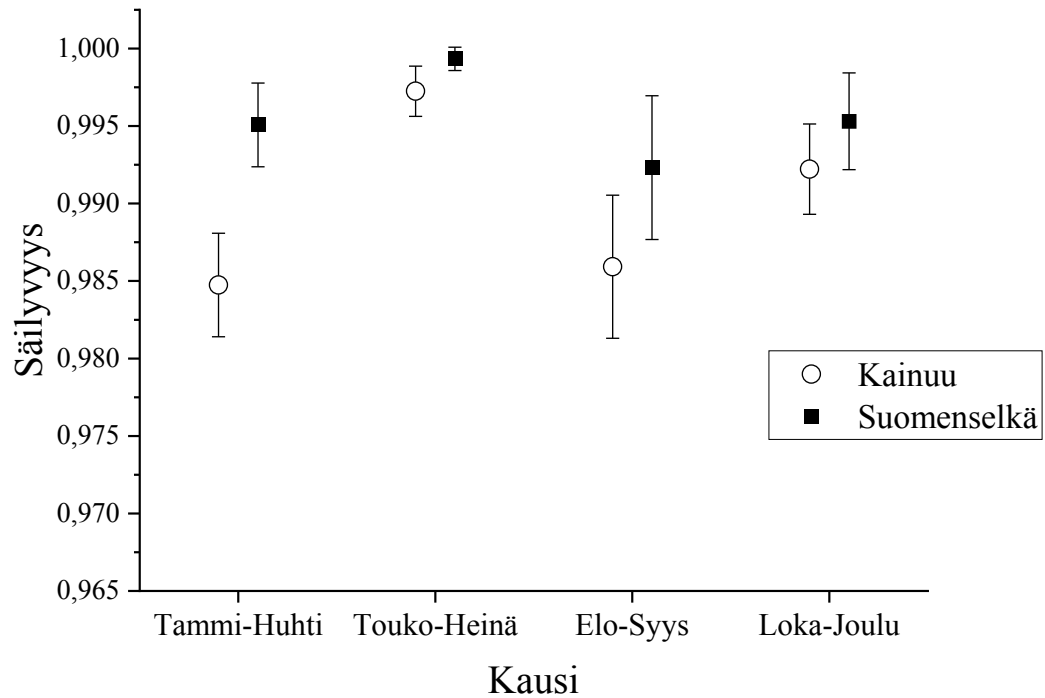
Kun kuolleisuuden aiheuttajana olivat suurpedot, metsäpeurojen säilyvyys oli matalampi Kainuussa kuin Suomenselällä (kuva 7). Suurpetojen saaliiksi jääneiden metsäpeuravaadinten kuukausittainen säilyvyys oli Kainuussa 0,989; keskivirhe= $\pm 0,002$; 95 %:n luottamusvälillä 0,986-0,993; ja Suomenselällä 0,996; keskivirhe= $\pm 0,002$; 95 %:n luottamusvälillä 0,992-0,998.

Säilyvyys vaihteli kausien välillä (taulukko 2, malli 1 vs. malli 4 ($\Delta AICc=8,2$), liite 3). Metsäpeuravaadinten säilyvyys oli korkeinta touko-heinäkuun eli vasomiskauden aikana sekä Kainuussa että Suomenselällä (kuva 7) mutta Suomenselällä ero ei ollut merkitsevä muiden kausien kanssa ja Kainuussa ero ei ollut merkitsevä syysvaelluskauden kanssa (liite 4). Kainuussa säilyvyys oli alhaisinta talvehtimiskaudella eli tammi-huhtikuussa: sen ero syysvaelluskauteen eli loka-joulukuuhun oli tilastollisesti merkitsevä (Kuva 7, liite 4).

”Paikka”- ja ”kausi”-muuttujien välinen interaktio oli heikko eli kausivaihtelu oli samantyyppistä Kainuussa ja Suomenselällä (kuva 7). Redusoitu, additiivinen malli (taulukko 2, malli 1) oli parhaiten tuettu ja yhtä hyvä kuin interaktiomalli (taulukko 2; malli 1 vs. malli 2, $\Delta AICc < 2$). Säilyvyys ei muuttunut tutkimusjakson 2010-2019 aikana (taulukko 2, malli 8 vs. malli 7), eikä myöskään vuosien välillä havaittu vaihtelua (taulukko 2, malli 10 vs. malli 7).

Taulukko 2. Metsäpeuravaadinten säilyvyyttä selittävät mallit, kun kaikki kuolinsyyt on otettu huomioon. Mallit on järjestetty Akaiken informaatiokriteerin, AICc:n, määrittelemään järjestykseen. Malleissa ”Paikka” tarkoittaa Suomenselkää ja Kainuuta, ”Kausi” elinkierron kausia 1-4 ja ”Vuosi” tutkimusjakson vuosia 2010-2019. ”Trendi”-malli selittää tutkimusjakson aikana (2010-2019) tapahtunutta säilyvyyden muutosta ($\Delta AICc$: AICc-arvon erotus parhaimpaan malliin; w: AICc painoarvo; ja k: parametrien lukumäärä).

#	Malli	AICc	$\Delta AICc$	w	k
1	Paikka+Kausi	534,75	0,00	0,574	5
2	Paikka*Kausi	535,81	1,06	0,337	8
3	Kausi	538,93	4,18	0,071	4
4	Paikka	542,99	8,24	0,009	2
5	Paikka+Trendi	544,35	9,60	0,005	3
6	Paikka*Trendi	546,32	11,57	0,002	4
7	Vakio	547,13	12,38	0,001	1
8	Trendi	548,99	14,24	0,000	2
9	Paikka+Vuosi	556,88	22,13	0,000	11
10	Vuosi	561,46	26,71	0,000	10
11	Paikka*Vuosi	562,97	28,22	0,000	20



Kuva 7. Metsäpeuravaadinten kuukausittainen säilyvyys (\pm keskivirhe) vuodenvieron kausille (kausi) Kainuun (○) ja Suomenselän (■) populaatioissa, kun kuolinsyynä ovat olleet suurpedot. Kuvassa esitetään "Paikka+Kausi" - ja "Paikka*Kausi" -mallien avulla lasketut painotetut keskiarvot. Kaudet on määritelty metsäpeuravaadinten elinkierron vaiheiden, ja säilyvyys kunkin kauden keskimääräisen kuukausisäilyvyyden mukaan.

4. Pohdinta

Suomen metsäpeuravaadinten säilyvydessä havaittiin sekä spatiaalista että ajallista vaihtelua. Säilyvyys ei vaihdellut voimakkaasti vuosien välillä eikä säilyvydessä tutkimusjakson aikanakaan tapahtunut ajallista muutosta. Sen sijaan ajallinen vaihtelu ilmeni elinkierron vaiheiden välillä ja oli riippuvainen kuolinsyistä. Kun kaikki kuolinsyyt otettiin huomioon, Kainuussa säilyvyys oli matalinta kevättalvella, mutta Suomenselällä puolestaan syksyn rykimäkaudella. Tavallisin kuolinsyy oli suurpedon saaliiksi joutuminen. Suurpetojen aiheuttama emokuolleisuus oli korkeampaa Kainuussa kuin Suomenselällä, ja suurpedot aiheuttivat vaihtelua vaatimen elinkierron kausien välillä: säilyvyydeltään matalinta aikaa oli tammi-huhtikuu ja elo-syyskuu. Korkeimmillaan säilyvyys oli touko-heinäkuussa molemmissa populaatioissa, kun suurpetojen aiheuttama kuolleisuus otettiin huomioon. Suden osuus saaliiksi jääneiden peurojen petoeläimenä oli suurin, joka vahvistaa käsitystä susipopulaation merkittävästä roolista metsäpeurojen tiheyden säätelijänä.

4.1. Vuotuinen säilyvyys

Vuotuinen emosäilyvyys oli hieman matalampi tasaisen kannan Kainuussa kuin kasvavan kannan Suomenselällä, mutta ero ei ollut merkitsevää. Kun tiedetään, että emosäilyvyys on hirvieläinten kannankehityksen tärkein yksittäinen parametri, peurapopulaatioiden kannankehityksen eron näkyminen myös säilyvyyden eroissa ei ole yllättävää. Kainuun emosäilyvyys ($S=0,844$) voisi vasojen tasaisella sukupuolijakaumalla tarkoittaa, että jos noin 15,5 prosenttia aikuisista naaraista kuolee joka vuosi, vaadittaisiin 31 vasaa 100 vaadinta kohti vuodessa korjaamaan häviö, jotta populaatio pysyisi vakaana. Syntyneiden vasojen sukupuolijakaumaan vaikuttaa kuitenkin vaadinten fyysinen kunto: heikommat vaatimet synnyttävät enemmän naarasvasoja ja hyväkuntoiset vaatimet uroksia (Kojola 1997). Kainuun populaation vasatuotto laski vuosina 1997-2008 40 vasasta 23 vasaan 100 vaadinta kohti (Kojola ym. 2009). Jos emosäilyvyys on ollut tuolloin 2010-luvun tasoa tai vain vähän matalampaa, korkea vasakuolleisuus on voinut todella selittää kannan voimakkaan vähenemisen 2001-2008. Päätelmää saa tukea tutkimukseltani: Kainuun emosäilyvyyden trendi säilyi koko 2010-luvulla tasaisena eikä vuosien välillä havaittu vaihtelua, vaikka samaan aikaan Kainuun susikanta vaihteli 18-40 yksilön välillä. Vasatuotto on sittemmin kasvanut n. 30 vasaan/100 vaadinta (Paasivaara ym. 2018) selittäen Kainuun vakaan kannan 2010-luvulla.

Kanadan Albertassa tehdyssä tutkimuksessa metsäkaribujen ($n=1337$) vuotuinen emosäilyvyys ($S=0,851$) oli lähes samansuuruinen kuin Kainuussa, mutta populaatio pieneni noin 8 % vuodessa ($\lambda=0,919$, Hervieux ym. 2013); enemmän kuin Kainuussa ($\lambda=0,93$; Luke, julkaisematon); heikompi vasatuotto saattoi selittää Albertan metsäkaribujen nopeamman vähenemisen. Koska peurat (ja karibut) synnyttävät vain yhden poikasen vuodessa, emosäilyvyyden merkitys on suurempi kuin muilla hirvieläimillä. Esimerkiksi Chitwoodin ym. (2015) tutkimuksessa valkohäntäkaurispopulaation emosäilyvyys oli keskimäärin niinkin matala kuin 0,801 (vuosittainen vaihtelu tutkimuksen aikana 0,721-0,854), mutta populaatio väheni vain 10 % vuodessa ($\lambda=0,905$), koska kauriit tuottavat yhdestä kolmeen vasaa vuodessa. Säilyttääkseen metsäpeurapopulaation vakaana tai kasvavana, olisi suojelutoimien kohdistuttavakin parantamaan sekä vasojen että emojen säilyvyyttä. Kojola ym. (2009) osoittivat edellä mainituista vasasäilyvyyden olevan Kainuussa vahvasti suden säätelemää, ja tutkimukseni puolestaan osoitti petojen aiheuttaman kuolleisuuden aiheuttavan merkitsevää vaihtelua myös emosäilyvydessä.

4.2. Petojen vaikutus kuolleisuuteen

Suurpetojen saaliiksi joutuminen oli metsäpeuravaadinten suurin yksittäinen kuolinsyy Kainuussa ja Suomenselällä 2010-luvulla. Kolme viidestä kuolleena löytyneestä vaatimesta (60 %) oli jäänyt petojen saaliiksi Suomessa ja se on hieman vähemmän kuin Brittiläisen Kolumbian metsäkaribupopulaatiossa havaittu 68 % ($n=91$, Wittmer ym. 2005a). Seuraavaksi eniten metsäpeuravaatimia oli tappanut liikenne, mutta Suomenselälläkin, jossa liikennekuolemia oli enemmän, sen osuus oli vain noin kolmasosa petojen saaliiksi joutuneiden peurojen määrästä. Tapaturmat, epäonnistuneet synnytykset tai muut säilyvyyttä heikentävät tapahtumat, jotka eivät heti tapa yksilöä, vaikuttavat suurpetojen aiheuttamaan kuolleisuuteen. Erityisesti suden kaltaiset petoeläimet, jotka jahtaavat saalistaan pitkiä matkoja ja saaliin yleinen kiinnisaamistodennäköisyys on pieni, valitsevat lauman kunnoltaan heikoimmat yksilöt hyökkäyksen kohteekseen (Husseman ym. 2003). On siis vaikea arvioida tämän aineiston perusteella populaatioiden välistä eroa tapaturma-alttiudessa tai vaadinten yleiskunnossa, koska kunnoltaan heikentyneet vaatimet ovat voineet joutua herkemmin suurpetojen saaliiksi. Muista kuolinsyistä salametsästys voi olla aliedustettuna, jos panta rikotaan ja hävitetään rikoksen jälkeen. Yksilön havaintohistoria päättyisi tällöin pannan häviämiseen, eikä sitä käsiteltäisi aineistossa kuolemana. Huolimatta edellä mainituista epävarmuustekijöistä aineiston koko kuitenkin tukee suurpetojen roolia merkittävimpänä kuolleisuuden aiheuttajana peuravaatimille.

Suden osuus oli selkeästi suurin kaikista suurpetojen tappamista peuroista (kuva 4); kaikista kuolleista suden osuus oli 35,4 %, joka on vähemmän kuin metsäkaribuvaatimilla Brittiläisessä Kolumbiassa (55 %, Seip 1992) ja Albertassa (52 %, Whittington ym. 2011), joissa populaatiot ovat voimakkaasti vähentyneet (Hervieux ym. 2013). Aineistossa toiseksi eniten vaatimia saalistanut peto oli ahma. Sen saaliiksi ei ollut havaittu jääneen yhtään metsäpeuraa vuoteen 2008 mennessä (Kojola ym. 2009), mutta tämän jälkeen itäisen Suomen kanta on yli kaksinkertaistunut; läntisen Suomen ahmojen määrä on säilynyt n. 20 yksilössä (Kojola 2016). Wittmerin ym. (2005a) tutkimuksessa ahma oli sutta merkittävämpi peto metsäkari- buille alueilla, joissa talvet olivat syvälumisempia ja metsät puustoltaan vanhempia. Tämän perusteella Kainuun runsaslumisemmat talvet ja laajemmat vanhan metsän alueet saattaisivat suosia ahman saalistusta verrattuna läntisen Suomen alueisiin. Myös karhukanta on kas- vanut poronhoitoalueen eteläpuolella tutkimusjaksolla 2010-luvulla (Heikkinen ym. 2019b), mutta kuolleista metsäpeuravaatimista vain 10 % oli jäänyt karhun saaliiksi, eikä karhu sää- tele Kojola ym. (2009) mukaan metsäpeurapopulaatiota vasakuolleisuuden kautta. Karhut heräävät talviuniltaan huhtikuussa, ne eivät jaa vasovan metsäpeuravaatimen kanssa samaa habitaattia touko-kesäkuussa (Montonen 1974) ja emosäilyvyys säilyy korkeana aina elo- kuun alkuun saakka. Näin ollen vaatimiin kohdistuva saalistus tapahtuisi hypoteettisesti vain elo-lokakuun aikana, ennen talvipesään siirtymistä. Kuitenkin Itä-Kainuun perinteiset vaso- misalueet, kuten Elimyssalo ja Ulvinsalo, ovat tyhjentyneet vasovista peuravaatimista ja vas- taavasti alueen luvallisten haaskojen määrä ja karhutiheys ovat kasvaneet 2010-luvulla (Luke, julkaisematon). Karhujen kasvaneen tiheyden ja peuravaadinten häviämisen välisestä yhteydestä ei kuitenkaan ole tutkittua tietoa: petojen roolista vaadinten häviämiseen laajoilta vasomisalueilta voidaan esittää vain oletuksia. Aineistossa vähiten peuravaatimia saalis- taneen suurpedon, ilveksen, kanta on vähentynyt sekä Kainuussa että Suomenselällä puoleen 2010-luvulla (Holmala ym. 2019). Ilves saalistaa kooltaan metsäkauriin (*Capreolus cap- reolus*, L. 1758) kokoisia eläimiä (Sunde & Kvam 1997) ja on levinneisyydeltään eteläinen laji. Ilveksen merkitys metsäpeurapopulaatioiden säätelijänä voi siis kasvaa ilmaston läm- penemisen laajentaessa sen levinneisyyttä pohjoiseen ja lisätessä potentiaalista vaikutusta vasakuolleisuuteen.

4.3. Säilyvyys elinkierron kausina

Odotusten vastaisesti talvehtimiskausi oli Kainuussa muita kausia alhaisempi emosäilyvyydeltään, vaikka aiemmissa tutkimuksissa sen on oletettu olevan korkeimman säilyvyyden aikaa vuodesta peuroille ja Kanadan metsäkaribuille. Kojolan ym. (2004) tutkimuksessa metsäpeura puuttui suden ulostenäytteistä kokonaan tammi-maaliskuun aikana; jopa laumasta, joka eli peurojen talvehtimisalueella. Kojola ryhmineen jätti tuolloin huhtikuun pois aineiston pienuuden vuoksi, mutta he epäilivät, että metsäpeuran osuus suden ravinnossa olisi tuolloin suurempi kevätvaelluksen lisäämän petojen kohtaamisaltiuden vuoksi (Pulliainen ym. 1983). Tutkimukseni aineisto ei antanut tukea sille, että petojen aiheuttama kuolleisuus olisi huhtikuussa korkeampaa (liite 1). Lisäksi talvehtimiskausi Kainuussa oli säilyvyydeltään merkitsevästi matalampi kuin syysvaelluksen kausi loka-joulukuussa (kuva 7, liite 4), kun tilanne oli päinvastainen 1998-2000: tuolloin metsäpeuran osuus suden ravinnossa oli korkeimmillaan juuri alkutalvesta (Kojola ym. 2004). Kojola ryhmineen epäili, että susilaumat olivat vasta siirtyneet metsäpeura-alueelle, eikä niitä johtaneet alfayksilöt olleet vielä oppineet saalistamaan peuroja ja siksi petokuolleisuus oli talvella matalaa. Olettamus saattoi pitää paikkansa, sillä kuusi vuotta myöhemmin eräs peurojen talvehtimisalueella elänyt susilauma saalisti yksilömäärissä yhtä paljon metsäpeuroja kuin hirviä (Kojola ym. 2011).

Toisaalta dynamiikaltaan vakiintuneiden Kanadan peto-saalis-yhteisöjen metsäkaribupopulaatioissa on havaittu, että vaadinten säilyvyys olisi korkeinta juuri talvikaudella (Seip 1992). Lisäksi on huomattava, että Suomenselällä talvikausi oli säilyvyydeltään toiseksi korkein (kuva 7), kun petokuolleisuus oli otettu huomioon. On siis mahdollista, että jokin toistaiseksi tuntematon tekijä altistaa metsäpeuravaatimia talvisin petojen saaliiksi Kainuussa verrattuna Suomenselän peuroihin ja aiempiin tutkimuksiin. Esimerkiksi epätavalliset lumiolosuhteet, jotka tekevät ravinnon kaivamisen maanpinnalta mahdottomaksi, hajottavat talvehtimislauumat etsimään vanhoista metsistä pienissä ryhmissä puissa esiintyvää jäkälää, kuten tummaluppoa (*Bryoria*) ja naavaa (*Usnea*; Paasivaara, suull.). Metsäkaribuvaadinten säilyvyyden ja yli 140-vuotiaiden metsien määrän välillä on havaittu olevan positiivinen korrelaatio Brittiläisessä Kolumbiassa (Wittmer ym. 2007), koska keskimääräisetkin lumiolosuhteet estävät jäkälän kaivuun maanpinnalta ja karibut turvautuvat talvisin lähes yksinomaan puissa kasvaviin jäkäliin (Terry ym. 2000). Laumasuojan menettäminen, metsäinen maasto ja ravinnon niukkuuden aiheuttama heikkeneminen altistavat peurat petojen saalistukselle. Vanhojen metsien suojeleminen ja ilmastonmuutoksen torjuminen voisivatkin olla pitkän aikavälin

suojelutoimia, jotka vähentäisivät poikkeuksellisten lumiolosuhteiden syntymistä ja kerran niiden ilmetyä, ravinnon turvaamista peuroille.

Ahmakanta on kaksinkertaistunut itäisessä Suomessa. Mutta, mikäli tuntemattomiksi jääneet suurpedon tappamat metsäpeurat ovat jakautuneet tiedetyin osuuksin kaikille neljälle suurpedolle, ahman kokonaisuus jäisi silti verrattain pieneksi, että tuloksena syntyisi merkittävää talvikuolleisuutta Kainuun populaatiossa; petojen aiheuttaman kuolleisuuden pääasiallisena toimijana on talvella siis susi. Susilauman alfayksilöillä on suuri merkitys lauman saalispreferenssin muodostumisessa ja laumojen välillä voi olla suuriakin eroja ravinnonkäytössä hirven ja metsäpeuran välillä (Kojola ym. 2004, Kojola ym. 2011). Koska hirvet aiheuttavat puolustautuessaan säännöllisesti vammoja saalistaville susille (Rausch 1967, Mech & Nelson 1990), jotkin laumat ovat voineet alkaa talvisin suosia ainoaa vaihtoehtoista saalislajia, metsäpeuraa. Aikuisen hirven saalistaminen on vaarallista varsinkin laumattomille nuorille susille, joita Suomessa esiintyy säännöllisesti salametsästyksen kohdistuessa usein lisääntyviin aikuisiin susiyksilöihin, joka hajottaa lauman (Suutarinen & Kojola 2017). Susilauman hajoaminen voi joko lisätä tai toisaalta lauman tai susiparin häviäminen vähentää metsäpeuroihin kohdistuvaa saalistuspainetta: suden salametsästyksen vaikutukset peuroille lienevät tapauskohtaisia ja heikosti ennustettavia.

Rykimäkausi eli elo-syyskuu oli Suomenselällä emosäilyvyydeltään matalinta sekä kaikkien kuolinsyiden kuin suurpetojen aiheuttamien osalta. Liikenteeseen kuolleiden metsäpeuravaadinten osuus oli 15 % ja kuva 1 esittää hyvin, kuinka paljon enemmän tiestöä Suomenselän populaation esiintymisalueella on verrattuna Kainuuseen. Mutta absoluuttisesti Kainuussa kuoli enemmän peuroja liikenteen vuoksi kuin Suomenselällä (8 vs. 3), joten aineiston koko ei anna tukea liikenteelle merkittävänä kuolleisuuden aiheuttajana. Teiden ja polkujen määrä kuitenkin vaikuttaa susien ja peurojen kohtaamistodennäköisyyteen, jonka on havaittu kasvavan alueilla, jotka ovat alle 5 km päässä tiestä (Whittington ym. 2011). Suomenselän suuri tiestön määrä voi siis epäsuorasti altistaa vaatimia saalistukselle, kun kohtaamiset susien kanssa ovat yleisempiä - samalla riski pedon hyökkäykseen ja saalistusyrityksen onnistumiseen kasvavat.

Molempien populaatioiden säilyvyys oli korkeaa touko-heinäkuussa eli vasomiskaudella, mikä on vastoin metsäkaribututkimuksen asettamaa hypoteesia vasomiskaudesta matalimman säilyvyyden aikana (Seip 1992, Wittmer ym. 2005a). Selitys metsäpeuravaatimen korkeaan säilyvyyteen voi löytyä Kojolan ym. (2009) havainnosta, jossa vasan säilyvyys pysyy syntymästä saakka tasaisen matalana noin 80 päivää. Kun siis vasa syntyy touko-kesäkuun

vaihteessa, se heikompana ja helpompana saaliina joutunee vastaanottamaan pedon hyökkäyksen rykimäkauteen eli elokuun loppuun saakka, jolloin vaatimen säilyvyyden havaitaan jälleen alenevan. Rykimäkauden alussa enää kolmasosa vasoista on hengissä (Kojola ym. 2009). Tarkempaa tutkimusta väitteen tueksi ei kuitenkaan ole. Syystalvella emosäilyvyys oli niin ikään molemmissa populaatioissa keskimääräistä, vaikka metsäpeuran osuus suden ravinnossa kasvoi tasaisesti vuoden toisella puoliskolla Kojolan ym. (2004) tutkimuksessa. Syytä tähän ei voi kuin arvailla. Kojola ryhmineen ei määrittänyt ulosteista sukupuolia, joten tämän valossa hirvaiden osuuden voisi olettaa kasvavan suden ravinnossa loka-joulukuussa. Myös syystalven lumitilanne on voinut olla 2010-luvulla metsäpeuroille suotuisampi kuin vuosituhaten vaihteessa ja parantaa näin niiden säilyvyyttä.

4.4. Säilyvyys populaatioiden välillä

Petojen aiheuttama kuolleisuus oli matalampaa Suomenselällä kuin Kainuussa (kuva 6). Tämä on yllättävää siinä valossa, että tutkimuksen aikana itäisen Suomen susikanta Kainuussa ja Pohjois-Karjalassa säilyi suunnilleen ennallaan, mutta läntisen Suomen susien määrä kasvoi noin alle 60 yksilöstä 13 laumaksi ja 14 pariksi 2019 mennessä; yksilöiden määrässä ohi itäisen Suomen 6 lauman, 5 rajalauman ja 5 parin vuonna 2019 (Ruusila & Heikkinen 2010, Heikkinen ym. 2019a). Valtakunnallisten talviriistakolmiolaskentatulosten (Riistakolmiot 2020) perusteella hirvitiheydet ovat olleet läpi 2010-luvun suuremmat Suomenselän kuin Kainuun metsäpeurapopulaation levinneisyysalueella. Tiheämmän hirvikannan ylläpitäessä yhä vahvempaa läntisen Suomen susipopulaatiota, Kanadassa havaittua näennäiskilpailua (Wittmer 2005b) voi tulevaisuudessa ilmetä Suomenselän metsäpeurojen ja hirven välillä - alentaen peurojen vasa- ja emosäilyvyyttä.

Toinen ensisijaisesti Suomenselän populaatiota tulevaisuudessa koskeva muutos paikallisessa peto-saalis-yhteisössä voi olla ilmaston lämpenemisen myötä pohjoiseen levittäytyvä valkohäntäkauris. Sen voimakkaan lisääntymisen on havaittu voimistaneen näennäiskilpailua metsäkaribun kanssa Kanadan Albertassa ja lopulta johtaneen karibujen määrän väheneemiseen (Latham ym. 2011).

4.5. Aineiston epävarmuustekijät

Aineiston keruuseen ja aineiston käsittelyyn liittyy epävarmuustekijöitä, jotka ovat voineet vaikuttaa tuloksiin, mutta aineiston suuren koon takia tuskin merkitsevästi. Pedon tunnistaminen ei aina ole ollut mahdollista vaatimen haaskan perusteella, mikäli saalistustapahtumasta on niin kauan aikaa, että määrittämisen edellyttämät jäljet ovat peittyneet. Nämä on kuitenkin otettu huomioon omana ”määrittämätön”-kategorianaan petokuvaajan osuutena (kuva 4), joka on pienin yhdessä ilveksen osuuden kanssa.

Panta-aineiston ylläpidossa on tapahtunut lievää epäjohtonmukaisuutta johtuen eri merkintätekijöistä ja heidän merkintätavoistaan, joka vaikeutti yksilökohtaisen havaintohistoria-aineiston koostamista ja näin ollen mahdollisesti muutamien pantayksilöiden kohdalla sekaannusta. Esimerkiksi havaintohistorian tiedot koottiin useasta taulukkotiedostosta, joissa muutamien yksilöiden tiedot eivät kaikilta osin olleet yhtäläiset. Näissä tapauksissa noudatettiin varovaisuusperiaatetta ja epäselvät tapaukset poistettiin tutkimusaineistosta.

Havaintohistoria-aineiston koostamisen suoritti opinnäytteen tekijä yksin ja yhden kerran, jolloin systemaattisen virheen ja inhimillisten huolimattomuusvirheiden mahdollisuus on suurempi kuin saman työn toistaisi ja sen suorittaisi kaksi eri henkilöä. Kuitenkin, kun on ollut kyse jo valmiin aineiston uudelleenkoostamisesta ja muokkaamisesta, eikä uuden aineiston keräämisestä, riski edellä mainittuihin kahteen epävarmuustekijään on ollut pienempi ja tulokset ovat tältä osin yhä luotettavat.

5. Yhteenveto

Suuret nisäkkäät uhanalaistuvat maailmanlaajuisesti. Pedot ja ihmistoiminta, kuten metsäteollisuus, säätelevät sorkkaeläintiheyksiä. Emosäilyvyys on tärkein hirvieläinten populaation kasvuun vaikuttava tekijä - myös sirkumpolaarisesti esiintyvän peuran (*Rangifer tarandus*, L. 1758). Tutkimuksen tavoitteena oli tutkia sen alalajin, Länsi-Euroopan boreaalisella vyöhykkeellä elävän metsäpeuran (*R. t. fennicus*, Lönn. 1909), emosäilyvyydessä esiintyvää vaihtelua 2010-2019 välisenä aikana keskittyen vuosien väliseen sekä elinkierron vaiheiden (talvehtimis-, vasomis-, rykimäkauden sekä syysvaelluksen) aiheuttamaan vuoden sisäiseen vaihteluun. Tarkastelun kohteina olivat kaksi Suomessa esiintyvää metsäpeurapopulaatiota, joista Suomenselän populaatio on kasvava ja Kainuun populaatio tasainen tai hieman vähenävä. Tutkin, johtuvatko em. populaatioiden erilaiset kannankehitykset emosäilyvyydessä

havaittavista eroista. Lisäksi tavoitteena oli selvittää suurpetojen vaikutus metsäpeuran säilyvyyden spatiaaliselle ja ajalliselle vaihtelulle. Aineistona käytettiin GPS-pannoitettujen metsäpeuravaadinten (n=230) koottuja havaintohistorioita, joihin sovitettiin *known-fate* -malleja MARK-ohjelmalla; mallien valinta ja tulosten tulkitseminen tehtiin Akaiken informaatiokriteerin mukaan. Säilyvyydessä havaittiin sekä ajallista että populaatioiden välistä vaihtelua. Säilyvyys vaihteli elinkierron kausien välillä, muttei merkittävästi vuosien välillä eikä tutkimusjakson aikana. Kainuussa emosäilyvyys oli matalinta talvehtimiskaudella, Suomenselällä rykimäkaudella. Suurin osa kuolemista johtui suurpedoista ja niiden aiheuttama emokuolleisuus oli korkeampaa Kainuussa. Pedot aiheuttivat myös vaihtelua elinkierron kausien välillä: emosäilyvyydeltään matalinta aikaa Kainuussa oli talvehtimiskausi, Suomenselällä rykimäkausi, ja molempien populaatioiden korkein emosäilyvyys oli vastoin hypotesia vasomiskaudella. Sen korkea emosäilyvyys johtuneen vaatimen mukana kulkevasta vasasta, joka heikompana ottaa vastaan pedon hyökkäyksen. Kainuun korkea talvikuolleisuus voi olla seurausta muuttuneista lumiolosuhteista ja ihmistoiminnan vähentämisestä, yli 120 vuotta vanhoista metsistä: ilmiöt yhdessä ovat altistaneet peuroja petojen saaliiksi. Jatkotutkimukset voisivat selvittää, miten ympäristötekijät, kuten lumiolosuhteet ja talven pituus, habitaattikoostumus ja vanhan metsän määrä sekä hirvitiheys selittävät metsäpeuravaadinten alueellista säilyvyyden vaihtelua yleisesti sekä Kainuun ja Suomenselän populaatioiden välillä.

6. Kiitokset

Haluan kiittää Suomen Riistanhoito-Säätiötä tutkimukseni taloudellisesta tukemisesta. Suuri kiitos ohjaajilleni Veli-Matti Pakaselle yksiköstä ja Antti Paasivaaralle Lukesta. Parempaa ja ohjaukselle omistautuvampaa auttajaa kuin Vellu, en olisi voinut opinnäyteprojektiini toivoa. Antille suurkiitos aineistosta ja pitkistä keskustelutuokioista, jotka lukemattomien anekdoottien kautta selvittivät minulle metsäpeuran (ja vähän muidenkin lajien) nykyisen tilanteen Suomessa. Kiitos Kari Koivulalle oikolukemisesta ja rakentavista kommentteista. Kiitos Teekkaritorvet ja Syntaksis hauskoista opiskeluvuosista, toveruudesta ja ystävyyydestä.

7. Lähteet

- Ahti, T., Hämet-Ahti, L. & Jalas, J. 1968. Vegetation zones and their sections in northwestern Europe. *Annales Botanici Fennici*, Vol 5 (3): 169-211.
- Bang, P. & Dahlström, P. 1972. Mikä tästä meni? Eläinten jäljillä (suom. Heikura, K. & Tolvanen, M.). *WSOY*. 4. uudistettu laitos, ilmestynyt 1998: 160-162.
- Bergerud, A. T. & Elliott, J.P. 1998. Wolf predation in a multiple-ungulate system in northern British Columbia. *Canadian Journal of Zoology*, Vol 76, (8): 1551-1569.
- Bonenfant, C., Gaillard, J., Klein, F. & Loison, A. 2002. Sex- and age-dependent effects of population density on life history traits of red deer (*Cervus elaphus*) in a temperate forest. *Ecography*, Vol 25 (4): 446-458.
- Brodie, J. F., Muntifering, J., Hearn, M., Loutit, B., Loutit, R., Brell, B., ... & Du Preez, P. 2011. Population recovery of black rhinoceros in north-west Namibia following poaching. *Animal conservation*, Vol 14 (4): 354-362.
- Burnham, K. P. & Anderson, D. R. 2002. Model selection and multimodel inference: A practical information-theoretic approach. 2nd ed. *New York: Springer*.
- Chapron, G., Kaczensky, P., Linnell, J. D., von Arx, M., Huber, D., Andrén, H., ... & Balčiauskas, L. 2014. Recovery of large carnivores in Europe's modern human-dominated landscapes. *Science*, Vol 346 (6216): 1517-1519.
- Chitwood, M. C., Lashley, M. A., Kilgo, J. C., Moorman, C. E. & Deperno, C. S. 2015. White-tailed deer population dynamics and adult female survival in the presence of a novel predator. *Journal of Wildlife Management*, Vol 79 (2): 211-219.
- Ceballos, G. & Ehrlich, P. R. 2002. Mammal population losses and the extinction crisis. *Science*, Vol 296: 904-907.
- Ceballos, G., Ehrlich, P. R. & Dirzo, R. 2017. Biological annihilation via the ongoing sixth mass extinction signaled by vertebrate population losses and declines. *Proceedings of the national academy of sciences*, Vol 114 (30): E6089-E6096.
- Cooch, E., G. & White, G., C. 2020. Known-fate models. Program MARK – A Gentle Introduction. The 19th edition. Kappale 16.
- Côté, S. D., Rooney, T. P., Tremblay, J. P., Dussault, C. & Waller, D. M. 2004. Ecological impacts of deer overabundance. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, Vol 35: 113-147.
- Danilov, P., Panchenko, D. & Bljudnik, L. 2015. Forest reindeer population dynamics in Karelia. *Wild forest reindeer action plan*: 14-21.
- Decesare, N. J., Hebblewhite, M., Bradley, M., Smith, K. G., Hervieux, D. & Neufeld, L. 2012. Estimating Ungulate Recruitment and Growth Rates Using Age Ratios. *The Journal of Wildlife Management*, Vol 76 (1): 144-153.
- Euroala, S., Hicks, S. & Kaakinen, E. 1984. Key to Finnish mire types. *European mires*, Vol 11: 112.
- Fahrig, L. & Rytwinski, T. 2009. Effects of roads on animal abundance: an empirical review and synthesis. *Ecol. Soc.* Vol 14 (1): 21.
- Gaillard, J., Festa-Bianchet, M., Yoccoz, N., Loison, A. & Toigo, C. 2000. Temporal variation in fitness components and population dynamics of large herbivores. *Annual Review Of Ecology And Systematics*, Vol 31: 367-393.
- Gauthier, S., Bernier, P., Kuuluvainen, T., Shvidenko, A. Z. & Schepaschenko, D. G. 2015. Boreal forest health and global change. *Science*, Vol 349 (6250): 819-822.

- Gunn, A. 2016. *Rangifer tarandus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T29742A22167140.
- Eberhardt, L. 2002. A Paradigm for Population Analysis of Long-Lived Vertebrates. *Ecology*, Vol 83 (10): 2841-2854.
- Harinen, R. 1967. Onko villipeura palannut? *Eränkävijä* 1967: 6-11. *Sulkava (1979) mukaan*.
- Heikkilä, R. & Härkönen, S. 1996. Moose browsing in young Scots pine stands in relation to forest management. *Forest Ecology and Management*, Vol 88 (1): 179-186.
- Heikkinen, S., Kojola, I., Mäntyniemi, S., Holmala, K. & Härkälä, A. 2019a. Susikanta Suomessa maaliskuussa 2019. Luonnonvara- ja biotalouden tutkimus 35/2019. *Luonnonvarakeskus. Helsinki*: 92.
- Heikkinen, S., Kojola, I. & Mäntyniemi, S. 2019b. Karhukanta Suomessa 2018. Luonnonvara- ja biotalouden tutkimus 16/2019. *Luonnonvarakeskus. Helsinki*: 17.
- Heikura, K., Lindgren, E., Pulliainen, E., Sulkava, S. & Erkinaro, E. 1983. Grouping behaviour of the forest reindeer in Kuhmo in 1978-81. *Acta zoologica Fennica*, Vol 1983 (175): 25-28.
- Heikura, K., Pulliainen, E., Danilov, P., Erkinaro, E., Markovsky, V., Bljudnik, L., ... & Lindgren, E. 1985. Wild forest reindeer, *Rangifer tarandus fennicus* Loennb., its historical and recent occurrence and distribution in Finland and the Karelian ASSR (USSR) with special reference to the development and movements of the Kuhmo (Finland) - Kamennojezero (USSR) sub-population. *Aquilo, Series Zoologica*, Vol 23: 22-46.
- Helle, T. 1980. Sex segregation during calving and summer period in wild forest reindeer (*Rangifer tarandus fennicus* Lönn.) in eastern Finland with special reference to habitat requirements and dietary preferences. *Reimers, E., Gaare, E. and Skjenneberg, S. (eds.) 1980. Proc. 2nd Int. Reindeer/Caribou Symp., Røros, Norway, 1979. Direktoratet for vilt og ferskvannsfisk, Trondheim*: 508-518.
- Hervieux, D., Hebblewhite, M., Decesare, N., Russell, M., Smith, K., Robertson, S., 2013. Widespread declines in woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*) continue in Alberta. *Canadian Journal of Zoology*, Vol 91 (12): 872-882.
- Hobbs, N. T., Andrén, H., Persson, J., Aronsson, M. & Chapron, G. 2012. Native predators reduce harvest of reindeer by Sámi pastoralists. *Ecological Applications*, Vol 22 (5): 1640-1654.
- Holmala, K., Mäntyniemi, S. & Heikkinen, J. 2019. Ilveskanta Suomessa 2019. Luonnonvara- ja biotalouden tutkimus 47/2019. *Luonnonvarakeskus. Helsinki*: 32.
- Husseman, J., Murray, D., Power, G., Mack, C., Wenger, C. & Quigley, H. 2003. Assessing differential prey selection patterns between two sympatric large carnivores. *Oikos*, Vol 101 (3): 591-601.
- Ilmatieteen laitos. 2020. Suomen ilmastoa kuvaavat vertailukauden 1981-2010 keskiarvot. Avoin tilastotietokanta. < <https://www.ilmatieteenlaitos.fi/ilmastollinen-vertailukausi> > *luettu 1.4.2020*.
- IUCN, The IUCN Red List of Threatened Species. 2013. Version 2013.2. *Ripple ym. 2015 mukaan*.
- Kaplan, E. L. & Meier, P. 1958. Nonparametric estimation from incomplete observations. *Journal of the American statistical association*, Vol 53 (282): 457-481.
- Kojola, I. 1986. Rutting behaviour in an enclosed group of wild forest reindeer (*Rangifer tarandus fennicus* Lönnb.). *Rangifer*, Vol 6 (2): 173-179.
- Kojola, I. 1996. Metsäpeura. Teoksessa: Linden, H., Hario, M. & Wikman, M. (toim.). Riistan jäljillä. *Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos. Edita, Helsinki*: 113-116.
- Kojola, I. 1997. Social status and physical condition of mother and sex ratio of offspring in cervids. *Applied Animal Behaviour Science*, Vol 51 (3-4): 267-274.

- Kojola, I. 2016. Lausunto ahmakannan kehityksestä Suomessa. *Luonnonvarakeskus, MMM*. Luonnonvarakeskuksen suurpetojen kanta-arvioarkistosta, < <https://riistahavainnot.fi/suurpe-dot/kannanarviointi/lausunnot> >
- 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*, Vol 263 (3): 229-235.
- Kojola, I., Tuomivaara, J., Heikkinen, S., Heikura, K., Kilpeläinen, K., Keränen, J., . . . & Ruusila, V. 2009. European wild forest reindeer and wolves: Endangered prey and predators. *Annales Zoologici Fennici*, Vol 46 (6): 416-422.
- Kojola, I., Heikkinen, S., Kokko, S., Ronkainen, S. & Suutarinen, J. 2011. Susi hirven ja metsäpeuran saalistajana. *Metsästäjä*, Vol 1: 36-38.
- Korhonen, K.T., Ihalainen, A., Ahola, A., Heikkinen, J., Henttonen, H.M., Hotanen, J.-P., Nevalainen, S., Pitkänen, J., Strandström, M. & Viiri, H. 2017. Suomen metsät 2009–2013 ja niiden kehitys 1921–2013. Luonnonvara- ja biotalouden tutkimus 59/2017. *Luonnonvarakeskus, Helsinki*: 86.
- Koskela, A., Kojola, I., Aspi, J. & Hyvärinen, M. 2013. The diet of breeding female wolverines (*Gulo gulo*) in two areas of Finland. *Acta Theriologica*, Vol 58 (2): 199-204.
- Latham, A. D. M., Latham, M. C., McCutchen, N. A. & Boutin, S. 2011. Invading white-tailed deer change wolf–caribou dynamics in northeastern Alberta. *The Journal of Wildlife Management*, Vol 75 (1): 204-212.
- Lilja, S. & Kuuluvainen, T. 2005. Structure of old *Pinus sylvestris* dominated forest stands along a geographic and human impact gradient in mid-boreal Fennoscandia. *Silva Fennica* Vol 39 (3): 407–428.
- Liukko, U.-M., Henttonen, H., Kauhala, K., Kojola, I., Kyheröinen, E.-M. & Pitkänen, J. 2019. Nisäkkäät. Julk.: Hyvärinen, E., Juslén, A., Kemppainen, E., Uddström, A. & Liukko, U.-M. (toim.) 2019. Suomen lajien uhanalaisuus – Punainen kirja 2019. *Ympäristöministeriö & Suomen ympäristökeskus. Helsinki*: 571-576.
- Luke (Luonnonvarakeskus). 2020. Metsäpeura. WWW-sivu. <<https://www.luke.fi/tietoa-luonnonvaroista/riista/metsapeura/>> *Luettu 17.3.2020*.
- Mech, L. D. & Nelson, M. E. 1990. Evidence of Prey-caused Mortality in Three Wolves. *The American Midland Naturalist*, Vol 123 (1): 207-208.
- Melis, C., Jędrzejewska, B., Apollonio, M., Bartoń, K. A., Jędrzejewski, W., Linnell, J. D. C., ... & Zhyla, S. 2009. Predation has a greater impact in less productive environments: Variation in roe deer, *Capreolus capreolus*, population density across Europe. *Global Ecology and Biogeography*, Vol 18 (6): 724-734.
- Milner-Gulland, E. J. & Bennett, E. L. 2003. Wild meat: the bigger picture. *Trends in Ecology & Evolution*, Vol 18 (7): 351-357.
- Montonen, M. 1972. Metsäpeura ja Suomen kulttuurihistoria. Suomen Luonto, Vol 31: 227-230. *Sulkavan (1979) mukaan*.
- Montonen, M. 1974. Suomen peura. *Porvoo; Helsinki: WSOY*.
- Morrison, J. C., Sechrest, W., Dinerstein, E., Wilcove D. S. & Lamoreux J. F. 2007. Persistence of large mammal faunas as indicators of global human impacts. *J. Mammal*. Vol 88: 1363–1380.
- Niedzialkowska, M., Hayward, M., Borowik, T., Jędrzejewski, W. & Jędrzejewska, B. 2019. A meta-analysis of ungulate predation and prey selection by the brown bear (*Ursus arctos*) in Eurasia. *Mammal Research*, Vol 64 (1): 1-9.

- Nieminen, M. & Laitinen, M. 1983. Reintroduction of wild forest reindeer and stress. *Suomen Riista*, Vol 30: 34-43.
- Norberg, H., Kojola, I. & Härkönen, S. 2010. Petovahinkojen tunnistamisopas. *Metsästäjään Keskusjärjestö, Keski-Suomen Painotuote Oy, Äänekoski*: 36-69.
- Paasivaara, A., Gavrilov, M., Juntunen, A. & Timonen, P. 2017. Suomen metsäpeurakanta 2016. Helle, P. (toim.). 2017. Riistakannat 2016. Luonnonvara- ja biotalouden tutkimus 41/2017. *Luonnonvarakeskus, Helsinki*: 54.
- Paasivaara, A., Gavrilov, M., Juntunen, A., Kokko, S., Korhonen, L., Ovaskainen, R. & Timonen, P. 2018. Suomen metsäpeurakanta 2017. Helle, P. (toim.). 2018. Riistakannat 2017. Luonnonvara- ja biotalouden tutkimus 15/2018. *Luonnonvarakeskus, Helsinki*: 53.
- Peterson, R. O., Vucetich, J. A., Page, R. E. & Chouinard, A. 2003. Temporal and spatial aspects of predator-prey dynamics. *Alces*, Vol 39: 215-232.
- Pollock, K. H., Winterstein, S. R., Bunck, C. M. & Curtis, P. D. 1989. Survival analysis in telemetry studies: the staggered entry design. *The Journal of Wildlife Management*, Vol 53 (1): 7-15.
- Powell, L. A. 2007. Approximating variance of demographic parameters using the delta method: a reference for avian biologists. *The Condor*, Vol 109 (4): 949-954.
- Prugh, L. R., Stoner, C. J., Epps, C. W., Bean, W. T., Ripple, W. J., Laliberte, A. S. & Brashares, J. S. 2009. The rise of the mesopredator. *Bioscience*, Vol 59 (9): 779-791.
- Pulliaainen, E. 1979. Predation on the wild forest reindeer in Kuhmo, eastern Finland. *Reimers, E., Gaare, E. and Skjenneberg, S. (eds.) 1980. Proc. 2nd Int. Reindeer/Caribou Symp., Røros, Norway, 1979. Direktoratet for vilt og ferskvannsfisk, Trondheim*: 677-680.
- Pulliaainen, E. 1980. The status, structure and behaviour of populations of the wolf (*Canis l. lupus* L.) along the Fenno-Soviet border. *Annales Zoologici Fennici*, Vol 17 (2): 107-112.
- Pulliaainen, E., Sulkava, S., Erkinaro, E., Heikura, K. & Lindgren, E. 1983. Seasonal movements of the wild forest reindeer (*Rangifer tarandus fennicus*) in eastern Finland. *Acta zoologica Fennica*, Vol 1983 (175): 15-16.
- Rankama, T. & Ukkonen, P. 2001. On the early history of the wild reindeer (*Rangifer tarandus* L.) in Finland. *Boreas*, Vol 30 (2): 131-147.
- Rausch, R. 1967. Some aspects of the population ecology of wolves, Alaska. *Integrative and Comparative Biology*, Vol 7 (2): 253-265.
- Rempel, R., Elkie, P., Rodgers, A. & Gluck, M. 1997. Timber-management and natural-disturbance effects on moose habitat: Landscape evaluation. *Journal of Wildlife Management*, Vol 61 (2): 517-524.
- Riistakolmiot.fi. 2020. Hirven lumijälki-indeksi (jäljet / (10 km * vrk)) alueittain. Avoimet tiheyskartat. *Luonnonvarakeskus*. < <https://www.riistakolmiot.fi/tiheyskartat/> >. *Luettu 5.4.2020*.
- Ripple, W. J. & Beschta, R. L. 2006. Linking a cougar decline, trophic cascade, and catastrophic regime shift in Zion National Park. *Biological Conservation*, Vol 133 (4): 397-408.
- Ripple, W. J., Beschta, R. L. 2012. Large predators limit herbivore densities in northern forest ecosystems. *Eur. J. Wildl. Res.*, Vol 58: 733-742.
- Ripple, W. J., Newsome, T. M., Wolf, C., Dirzo, R., Everatt, K. T., Galetti, M., ... & Macdonald, D. W. 2015. Collapse of the world's largest herbivores. *Science advances*, Vol 1 (4): e1400103.
- Ruusila, V. & Heikkinen, S. 2010. Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitoksen lausunto susitilanteesta. *Kala- ja riistaosasto, Maa- ja metsätalousministeriö*. Luonnonvarakeskuksen suurpedojen kanta-arvioarkistosta, < <https://riistahavainnot.fi/suurpedot/kannanarviointi/lausunnot> >

- Seip, D. R. 1992. Factors limiting woodland caribou populations and their interrelationships with wolves and moose in southeastern British Columbia. *Canadian Journal of Zoology*, Vol 70 (8): 1494-1503.
- Sinclair, A., Mduma, S. & Brashares, J. 2003. Patterns of predation in a diverse predator-prey system. *Nature*, Vol 425: 288-290.
- Sinclair, A.R.E., Metzger, K.L., Brashares, J.S., Nkwabi, A., Sharam, G. & Fryxell, J.M. 2010. Trophic cascades in African savanna: Serengeti as a case study. Teoksessa: Trophic cascades – predators, prey, and the changing dynamics of nature (edit. J. Terborgh & J.A. Estes). *Island Press, Washington, DC.*: 255-274.
- Skogland, T. 1985. The effects of density-dependent resource limitations on the demography of wild reindeer. *Journal of Animal Ecology*, Vol 54 (2): 359-374.
- Sulkava, S. 1979. Population of the wild forest reindeer, *Rangifer tarandus fennicus*, Lönnb. 1909, in Finland. Reimers, E., Gaare, E. and Skjenneberg, S. (eds.) 1980. *Proc. 2nd Int. Reindeer/Caribou Symp., Røros, Norway, 1979. Direktoratet for vilt og ferskvannsfisk, Trondheim*: 681-684.
- Sulkava, S., Erkinaro, E., Heikura, K., Lindgren, E. & Pulliainen, E. 1983. Food of the wild forest reindeer, *Rangifer tarandus fennicus*, in Finland in winter and summer 1981. *Acta zoologica Fennica*, Vol 1983 (175): 17-19.
- Sunde, P. & Kvam, T. 1997. Diet patterns of Eurasian lynx (*Lynx lynx*): what causes sexually determined prey size segregation? *Acta Theriologica*, Vol 42: 189-202.
- Suutarinen, J. & Kojola, I. 2017. Poaching regulates the legally hunted wolf population in Finland. *Biological Conservation*, Vol 215: 11-18.
- Vanninen, E. 1972. Kuhmon peurahistoriikki (The wild reindeer in Kuhmo commune). *Suomen Luonto*, Vol 31: 231-232. Sulkava (1979) mukaan.
- Terry, E. L., McLellan, B. N., & Watts, G. S. 2000. Winter habitat ecology of mountain caribou in relation to forest management. *Journal of Applied Ecology*, Vol 37 (4): 589-602.
- White, G. & Burnham, K. 1999. Program MARK: Survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study*, Vol 46: 120-139.
- Whittington, J., Hebblewhite, M., Decesare, N. J., Neufeld, L., Bradley, M., Wilmshurst, J. & Musiani, M. 2011. Caribou encounters with wolves increase near roads and trails: A time-to-event approach. *Journal of Applied Ecology*, Vol 48 (6): 1535-1542.
- Wittmer, H. U., McLellan, B. N., Seip, D. R., Young, J. A., Kinley, T. A., Watts, G. S. & Hamilton, D. 2005a. Population dynamics of the endangered mountain ecotype of woodland caribou (*Rangifer tarandus caribou*) in British Columbia, Canada. *Canadian Journal of Zoology*, Vol 83 (3): 407-418.
- Wittmer, H., Sinclair, A. & McLellan, B. 2005b. The role of predation in the decline and extirpation of woodland caribou. *Oecologia*, Vol 144 (2): 257-267.
- Wittmer, H. U., McLellan, B. N., Serrouya, R. & Apps, C. D. 2007. Changes in landscape composition influence the decline of a threatened woodland caribou population. *Journal of Animal Ecology*, Vol 76 (3): 568-579.
- Wittmer, H. U., Ahrens, R. N., & McLellan, B. N. 2010. Viability of mountain caribou in British Columbia, Canada: effects of habitat change and population density. *Biological Conservation*, Vol 143 (1): 86-93.
- Zager, P. & Beecham, J. 2006. The role of American black bears and brown bears as predators on ungulates in North America. *Ursus*, Vol 17 (2): 95-108.

8. Liitteet

Liite 1. Kuolleiden pantapeurojen lukumäärä kaikilla kuolinsyillä ja petojen saalistamana kuukausittain Kainuun ja Suomenselän populaatioissa vuosina 2010-2019. Kuukaudet on jaettu metsäpeuravaatimen vuodenvieron kausiin 1-4. Taulukossa on esitetty myös kuukauden aikana kuolleiden osuus kaikista kuolleista (n=82) ja suurpetojen saalistamien osuus kaikkiin kyseisen kuukauden aikana kuolleena löydettyihin pantapeuroihin.

Kausi	Kuukausi	Kuolleet	Kk:n aikana kuolleet / kaikki	Petojen saalistamat	Petojen saalistamat / kaikki kk:n aikana kuolleet
1	Tammikuu	10	12,20	7	70,00
	Helmikuu	7	8,54	6	85,71
	Maaliskuu	6	7,32	6	100,00
	Huhtikuu	7	8,54	5	71,43
2	Toukokuu	7	8,54	1	14,29
	Kesäkuu	2	2,44	2	100,00
	Heinäkuu	3	3,66	1	33,33
3	Elokuu	8	9,76	6	75,00
	Syyskuu	10	12,20	6	60,00
4	Lokakuu	8	9,76	3	37,50
	Marraskuu	9	10,98	4	44,44
	Joulukuu	5	6,10	2	40,00
	yht.	82	100	49	-

Liite 2. ”Paikka*Kausi”-regressiomallin estimaatit ja 95 %:n luottamusvälit metsäpeuravaatimen vuodenvieron kausille 1-4 vuosina 2010-2019, kun kaikki kuolinsyyt on otettu huomioon. Regressioparametrit ovat logit-asteikolla.

Muuttuja	Estimaatti	Keskivirhe (\pm)	95 %:n luottamusväli	
			Alempi	Ylempi
Vakiotermi	4,143	0,381	3,396	4,890
Paikka	0,075	0,472	-0,851	1,001
Kausi (talvi)	1,280	0,693	-0,077	2,638
Kausi (kesä)	0,917	0,693	-0,441	2,276
Kausi (syksy)	-0,423	0,540	-1,481	0,635
Paikka*Kausi(talvi)	-1,601	0,772	-3,114	-0,088
Paikka*Kausi(kesä)	-0,336	0,827	-1,958	1,286
Paikka*Kausi(syksy)	0,427	0,694	-0,934	1,788

Liite 3. ”Paikka+Kausi”-regressiomallin estimaatit ja 95 %:n luottamusvälit metsäpeuravaa-
timen vuodenkierron kausille 1-4 vuosina 2010-2019, kun kuolinsyynä ovat suurpedot. Reg-
ressioparametrit ovat logit-asteikolla.

Muuttuja	Estimaatti	Keskivirhe (\pm)	95 %:n luottamusväli	
			Alempi	Ylempi
Vakiotermi	5,6585	0,4646	4,7478	6,5692
Paikka	-0,8860	0,3894	-1,6493	-0,1227
Kausi (Talvi)	-0,5650	0,3927	-1,3346	0,2046
Kausi (Kesä)	1,1913	0,6679	-0,1177	2,5004
Kausi (Syksy)	-0,5740	0,4518	-1,4595	0,3115

Liite 4. ”Paikka+Kausi”- sekä ”Paikka*Kausi” –mallien painotetut keskiarvoestimaatit kul-
lekin kaudelle 1-4, kun kuolinsyynä ovat vain suurpedot.

Populaatio	#	Kausi	Vaihe	Säilyvyys	Keskivirhe	95 % luottamusväli	
						Alempi	Ylempi
Kainuu	1	Tammi-huhtikuu	Talvilaiduntaminen	0,985	0,003	0,977	0,990
	2	Touko-Heinäkuu	Vasomiskausi	0,997	0,002	0,994	1,000
	3	Elo-Syyskuu	Rykimäaika	0,986	0,005	0,973	0,993
	4	Loka-Joulukuu	Syysvaellus	0,992	0,003	0,987	0,998
Suomenselkä	1	Tammi-huhtikuu	Talvilaiduntaminen	0,995	0,003	0,990	1,000
	2	Touko-Heinäkuu	Vasomiskausi	0,999	0,001	0,998	1,001
	3	Elo-Syyskuu	Rykimäaika	0,992	0,005	0,983	1,001
	4	Loka-Joulukuu	Syysvaellus	0,995	0,003	0,989	1,001