Kannanhoidollisen sudenmetsästyksen aloittaminen geneettiseltä kannalta

Suden kannanhoidollisen metsästyksen aloittaminen vaatisi, sitä että susikannan koko olisi selvästi suurempi kuin pienin elinvoimainen populaatiokoko. Tätä populaatiokokoa voidaan arvioida, joko demografiaan tai genetiikkaan perustuvilla menetelmillä. Tässä lausunnossa tarkastellaan asiaa geneettisistä lähtökohdista, ja tarkastelun kohteena on ollut erityisesti tulomuuton vaikutus Suomen susipopulaation geneettiseen muuntelun määrään. Geneettisten tekijöiden vaikutusta Suomen susikannan geneettisen hyvinvointiin on käsitelty täydellisemmin Valtonen ym. (2021) tuoreessa raportissa.

Migraation estimointi

Tulomuuton määrää Suomen susikantaan on arvioitu kahdella periaatteellisesti erilaisella tavalla. Toinen perustuu populaatioiden geneettisen erilaistumisen määrää, jonka perusteella voidaan arvioida myös niiden välistä geenivirran määrää. Tämä edellyttää, että tulomuuttajat ovat onnistuneet myös lisääntymään ja siirtäneet geenejään populaatioon. Tähän perustuvat mittausmenetelmät mittaavat siten pitkäaikaisempaa geenivirtaa populaatioiden välillä. Toisessa lähestymistavassa pyritään tunnistamaan populaatiosta viimeaikaiset tulomuuttajat ja arvioimaan migraatioastetta sen perusteella. Tällä menetelmällä mitataan tulomuuton määrää lyhyemmältä ajanjaksolta, mutta tulijat eivät ole välttämättä päässeet lisääntymään populaatiossa ja siirtämään geenejään siihen. Eri menetelmiin perustuvat arviot voivat siis poiketa paljonkin toisistaan ja mittaavat migraation eri tasoja.

Migraation määrää Venäjän ja Suomen susipopulaatioiden välillä on arvioitu Aspi ym. (2006, 2009) ja Jansson ym. (2012) julkaisuissa sekä Valtonen ym. (2021) raportissa; Ruotsista Suomeen tulevaa migraatiota on arvioitu Smeds ym. (2020) artikkelissa ja Valtonen ym. (2021) raportissa. Populaatioiden geneettistä erilaistumista on mitattu näissä julkaisuissa useilla erilaisilla menetelmillä. Useimmiten käytetty erilaistumisen mitta perustuu ainoastaan yhdestä populaatiosta eri merkkigeeneissä havaittujen geenimuotojen (ns. uniikkialleelien) frekvensseihin. Aspi ym. (2009) arvoivat tällä menetelmällä vuosina 1995–2009 kerättyjen kudosnäytteiden analyysin perusteella migraation määrää. Suomen ja Venäjän Karjalan välillä migraation määrä oli 3,0 sekä Suomen ja Arkangelin alueen välillä 1,8 yksilöä sukupolvessa. Jansson ym. (2012) totesivat samalla menetelmällä Suomessa 2007–2009 syntyneiden susien ja samaan aikaa Venäjältä (2009-2010) kerättyjen näytteiden perusteella migraation määräksi 1,2. yksilöä sukupolvessa. Valtonen ym. (2021) raportissa Luonnonvarakeskuksen kannanseuranta-aineiston perusteella vuosina 2014–2020 saatiin migraation määräksi 2,26 yksilöä per sukupolvi. Eri julkaisuissa eri ajanjaksoille arvioidut migranttien määrät ovat olleet hyvin samansuuruisia.

Populaatioista toiseen siirtyneiden yksilöiden määrää arvioitiin Aspi ym. (2009) artikkelissa BayesAss-ohjelmalla ja niiden määrän perusteella vuosina 1995–2009 saatiin migraatioasteeksi Karjalasta Suomeen 0.069 (SD = 0.032) ja Suomesta Karjalaan 0.094 (SD = 0.053). Arvioiden keski-

hajonnat menevät kuitenkin päällekkäin, joten erisuuntaisten arvioiden erot eivät todennäköisesti ole merkitseviä (Aspi ym., 2009). Jansson ym. (2012) artikkelissa migraatioasteita on myös arvioitu hieman erilaisella menetelmällä (MNE-ohjelma) vuosien 1995-2009 välille kolmivuotiskausille ja saatu migraatioasteen arvoiksi m = 0.016–0.090. Valtonen ym. (2021) raportissa on laskettu on samalla BayesAss ohjelmalla kuin Aspi ym. (2006) artikkelissa Luonnonvarakeskuksen vuosien 2014-2018 kannanarviointiaineistolle arvioidut migraatioasteet (Taulukko 1).

Taulukko 1. Suomen ja Venäjän susipopulaatioiden välillä liikkuvien yksilöiden osuutena populaation yksilöiden määrästä per sukupolvi BayesAss-ohjelmalla analysoituna. Hajonta on merkitty sulkuihin ja näyteaineistosta tunnistetut migranttien lukumäärät hakasulkuihin. Aineistona kannanseuranta-aineiston uudet yksilöt kultakin näytteidenkeräyskaudelta (Valtonen ym., 2021 mukaan).

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

Migraatioasteet Karjalasta Suomeen vaihtelevat Valtonen ym. (2021) raportissa eri tutkimusvuosina 0,064 ja 0,212 välillä, joten aikaisemmat 1995–2009 vuosien arvot välillä 0.016-0.09 näyttävät hieman alhaisemmilta kuin tuoreemmat arviot, vaikka arvoissa onkin päällekkäisyyttä. Valtonen ym. (2021) aineisto koostuu kuitenkin pääasiassa ulostenäytteistä eikä kudosaineistoista kuten aikaisempien tutkimusten aineisto, ja tämä on voinut nostaa migraatioasteita. Suomesta Karjalaan muuttoaste vuosina 2014-2020 on tutkimusaineistossa ollut välillä 0-0.076, jotka arvot ovat pienempiä kuin aikaisempi arvio (0.094). Tämä onkin hyvin ymmärrettävissä susikannan painopisteen siirryttyä viime aikoina Itä-Suomesta Länsi-Suomeen, josta Venäjälle ulottuvat muuttovaellukset eivät ole kovin todennäköisiä.

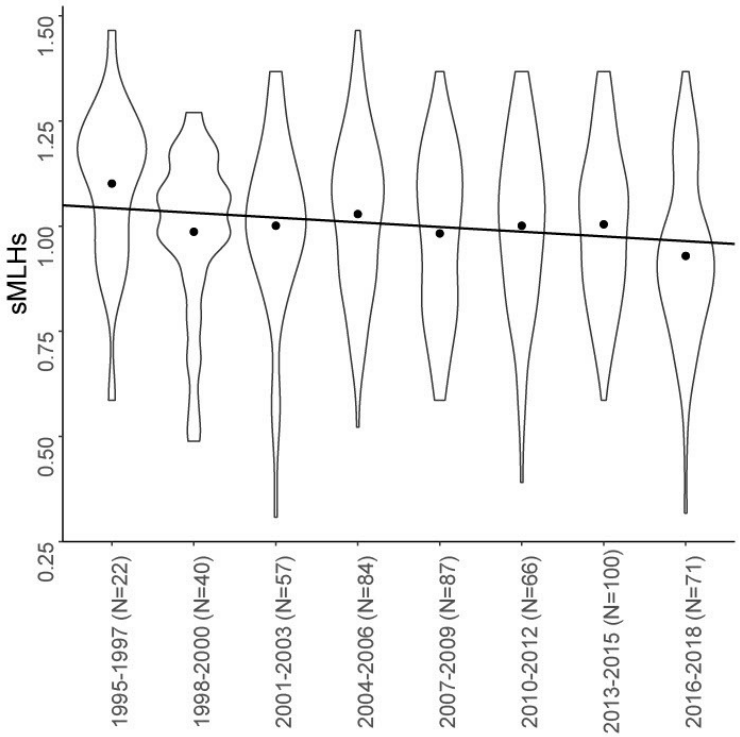
Suomeen tulee tulomuuttajia myös Skandinavian susipopulaatiosta. Smeds ym. (2020) koko genomin analyyseihin perustuen vuosilta 2000-2016 tutkittujen 98 Suomesta kerätyn yksilönäytteen joukosta kolme olisi ollut tulomuuttajia Skandinavian susipopulaatiosta. Tiettävästi yksikään näistä yksilöistä ei ole lisääntynyt Suomessa. Valtonen ym. (2021) raportin mukaan koko kannanhoidollisen

DNA-aineiston yksilöistä (N=697) Skandinaaviksi yksilöiksi tunnistettiin yhteensä viisi sutta vuosien 2014–2020 välillä.

Geneettisen muuntelun ja sukusiitoksen määrän arviointi

Populaation geneettisen elinvoimaisuuden määrää voidaan arvioida populaation geneettisen monimuotoisuuden parametrien ja sukusiitoksen määrän avulla. Samalla voidaan arvioida tulomuuton vaikutusta näihin parametreihin. Eri geneettisen elinvoimaisuuden mittareita on arvioitu esimerkiksi Aspi ym. (2006, 2009) ja Jansson ym. (2012) artikkeleissa ja Valtonen ym. (2021) raportissa.

Geneettisen monimuotoisuuden määrää on arvoitu Suomen susikannassa yksilöiden heterotsygotia-asteen avulla. Jansson ym. (2012) mukaan heterotsygotia-aste on laskenut vuosina 1995-2008 syntyneillä yksilöillä tutkimusjakson aikana, ja Valtonen ym. (2021) raportin mukaan susiyksilöiden heterotsygoottisuuden lasku on jatkunut myös tämän jälkeen vuoteen 2018 saakka. (kuva 1).



Kuva 1. Suomalaisten susien geneettinen monimuotoisuus on vähentynyt 1995–2018 välillä. Kuvassa kudosnäyteaineiston yksilöiden heterotsygotia-aste (sMLHs, engl. standardised multilocus heterozygosity) sukupolvittain (N=527). Sukupolvet muodostettu syntymävuosien perusteella. Trendiviiva on sovitettu kauden keskiarvopisteiden perusteella. Lähde: Luonnonvarakeskus ja Oulun yliopisto. (Valtonen ym., 2021).

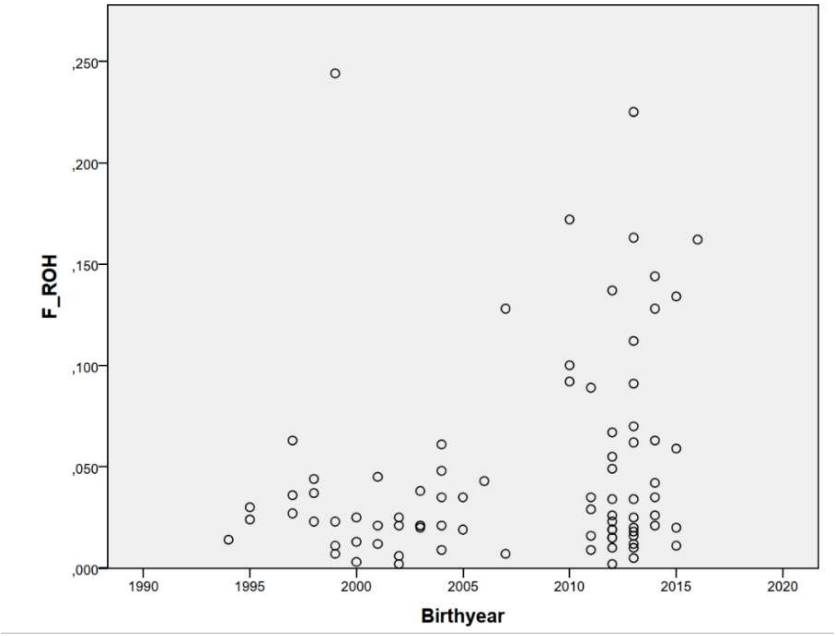
Yksilöiden heterotsygootisuuden määrässä on Suomessa myös alueellista vaihtelua (Valtonen ym., 2021). Geneettinen monimuotoisuus on Lounais-Suomessa vähäisempää kuin Itä-Suomessa, ja

susikannan painopisteen siirtyminen Länsi-Suomeen heijastunee myös koko maata koskeviin tunnuslukuihin.

Valtonen ym. (2021) mukaan aivan viimeisinä vuosina yksilötason heterotsygoottisuus ei ole laskenut, mutta populaatiotasolla odotetun heterotsygotian määrä ja geneettistä monimuotoisuutta herkimmin kuvaava susikannan alleelirikkaus on kuitenkin laskenut tänäkin ajanjaksona (Valtonen ym., 2021). Suomen susikannan geneettinen monimuotoisuus ei ole kuitenkaan erityisen alhainen verrattaessa sitä muihin susipopulaatioihin (Aspi ym., 2006, 2009; Jansson ym., 2012; Valtonen ym., 2021).

Geneettisen monimuotoisuuden määrään lasku voi johtaa sukusiittoisuuden lisääntymiseen populaatiossa. Sukusiitos voi aiheuttaa sukusiitosheikkoutta eli yksilöiden kelpoisuuden alenemista. Skandinavian erityisen sukusiittoisessa susikannassa yksilöiden sukusiitoskertoimen suuruuden on havaittu vaikuttavan esimerkiksi pentuekokoon (Liberg ym., 2006) ja haitallisten luustovaurioiden esiintymiseen (Räikkönen ym., 2006).

Suomesta tunnetaan joitakin lähisukulaispariutumisia. Sukusiitoksen arvioidaan olevan yleisempää Lounais-Suomen alueella kuin muualla maassa heterotsygotia-arvojen (Valtonen ym., 2021) ja tunnetun lisääntymishistorian (Granroth-Wilding ym., 2017) perusteella. Yksilötasolla sukusiitosastetta voidaan arvioida tarkimmin kokogenomisen aineiston genomissa olevin homotsygoottisten jaksojen (ROH = runs of homotsygosity) yhteispituuden avulla.



Kuva 2. Yksilöiden sukusiitosaste (FROH) vuosina 1994-2016 syntyneillä yksilöillä kokogenomiaineiston perusteella (Ponnikas ym., julkaisematon).

Smeds ym. (2020) kokogenomisen aineiston perusteella laskettujen yksilöiden sukusiitosasteen keskiarvo Suomen susikannan vuosina 1994-2026 syntyneillä yksilöillä on ollut suhteellisen pieni (F_{ROH}=0.045, keskihajonta=0.048), mutta se näyttää huolestuttavasti kasvaneen tilastollisesti merkitsevästi (p= 0.012) tänä ajanjaksona (kuva 2).

Tulomuuton vaikutus geneettisen monimuotoisuuteen ja sukusiitosasteeseen

Geneettisen erilaistumiseen perustava menetelmä näyttää antavan pienempiä tulomuuton määrän arvioita kuin mitä ovat migranttien tunnistamiseen perusteella menetelmällä tehdyt. Tämä viittaa siihen, että tulomuuttajat eivät ole päässeet kovinkaan usein lisääntymään Suomessa. Yleisestikin vain pieni osa yksilöistä susilla pääsee lisääntymään. Tulomuuttajien huonoa lisääntymismenestystä osoittavat myös suorat havainnot skandinaavisista tulomuuttajista. Migroivat yksilöt ovat tyypillisesti syntymäreviiristään pois siirtyviä nuoria yksilöitä, joiden kuolleisuus on territoriaalisia susia suurempi. Lisäksi tulomuuttajista huomattava osa näyttäisi päätyvän poronhoitoalueelle (Valtonen ym., 2021), josta ne on poistettu. Vaikka osa Suomen susikannan alfayksilöistä on Venäjältä tulleita migrantteja (Valtonen ym., 2021), niin todellista geenivirtaa kantojen välillä on ollut ilmeisen vähän.

Tulomuuton määrä on mahdollisesti lisääntynyt viime aikoina, mutta näyttää siltä, että se ei ole kuitenkaan kyennyt ehkäisemään geneettisen muuntelun määrän alenemista ja sukusiittoisuuden lisääntymistä Suomen susikannassa. Myöskään muista Pohjoismaista tulevan geenivirran määrällä ei näyttäisi olevan merkitystä Suomen susikannan geneettiseen koostumukseen. Tulomuuton vaikutukset eivät ulotu kaikkialle Suomeen. Suomen susikanta on geneettisesti yhtenäinen (Valtonen ym., 2021), vaikka siinä onkin havaittu maantieteellisestä etäisyydestä johtuvaa asteittaista geneettistä erilaistumista (Aspi ym., 2006). Sudet ovat siis sitä kaukaisempaa sukua toisilleen, mitä kauempana ne ovat maantieteellisesti toisistaan, vaikka populaatio ei olekaan jakautunut osapopulaatioiksi. Suomessa Venäjän Karjalan susille ovat läheisintä sukua Itä-Suomen ja kaukaisinta sukua Lounais-Suomen sudet. Lounais-Suomen susien muita osia alhaisempi heterotsygoottisuus viittaa myös siihen, ettei niihin tule yhtä suurta geenivirtaa Venäjältä kuin Itä-Suomeen (Valtonen ym., 2021).

Venäjältä Suomeen suuntautuvan susien tulomuuton määrää on vaikea arvioida täysin tarkasti geneettisillä menetelmillä, koska tutkittavat susikannat ovat geneettisesti lähellä toisiaan (Aspi ym., 2009; Jansson ym., 2012; Smeds ym., 2020; Valtonen ym., 2021). Lisäksi tutkimuksissa käytetyt näytteiden määrät Venäjältä ovat olleet suhteellisen pieniä verrattuna Suomen määriin. Tarkemmat arviot vaatisivat suurempia näytemääriä susista Venäjän Karjalasta sekä suurempaa määrää geneettisiä markkereita hyödyntäviä uusia DNA-pohjaisia menetelmiä kannanseurannassa. Tällaista SNP-markkereita hyödyntävää menetelmää ollaan juuri kehittämässä Oulun yliopiston ja Luonnonvarakeskuksen yhteistyönä. Uusi menetelmä perustuu samanlaiselle tekniikalle kuin vasta julkaistu susien ja koirien hybridien tunnistamiseen yhteiseurooppalaisena yhteistyönä kehitetty menetelmä (Harmoinen ym., 2021).

Suomen susikannan efektiivinen populaatiokoko ja suden kannanhoidollinen metsästys

Efektiivisen populaatiokoon (engl. effective population size, Ne) avulla voidaan tarkastella populaation geneettisiin tekijöihin liittyvää elinvoimaisuutta. Efektiivinen populaatiokoko tarkoittaa sen kokoista ns. ideaalipopulaatiota, jossa geneettinen muuntelu vähenee yhtä nopeasti kuin tutkittavassa populaatiossa. Mitä suurempi efektiivinen populaatiokoko on, sitä hitaammin populaation geneettinen muuntelu vähenee sattuman vaikutuksesta. Koska luonnonpopulaatiot poikkeavat usein ideaalipopulaatioista esimerkiksi populaatiokoon muuntelun ja eri yksilöiden odotetun lisääntymismenestyksen suhteen, ne eivät vastaa ominaisuuksiltaan täysin ideaalipopulaatiota. Sen vuoksi efektiivinen populaatiokoko on usein huomattavasti pienempi kuin populaation todellinen yksilömäärä (ks. Valtonen ym., 2021).

Efektiivistä populaatiokokoa Suomen susikannassa on arvoitu Aspi ym. (2006, 2009) ja Jansson ym. (2012) artikkeleissa sekä Valtonen ym. (2021) raportissa. Varhaisimmat arviot efektiivisestä populaatiokoosta ovat Aspin ym. (2006) artikkelista vuosilta 1995-2004. Efektiivisiä populaatiokokoja on artikkelissa arvioitu useilla eri menetelmillä ja keskimäärin ne ovat olleet n. 40 yksilöä. Jansson ym. (2012) artikkelissa efektiivisiä populaatiokokoja on laskettu useammalle eri ajanjaksolle vuosille 1995-2009, ja efektiiviset populaatiokoot näyttävät seuraavan susien arvioidun populaatiokoon vaihteluja. Uusimmat efektiiviset populaatiokoot on arvioitu Valtonen ym. (2021) raportissa kannanseuranta-aineiston vuosille 2014-2020 (Taulukko 2).

Taulukko 2. Suomen susikannan efektiivinen populaatiokoko jokaiselle kannanseuranta-aineiston näytekeräyskaudelle 2014–2020. Efektiivinen populaatiokoko arvioitiin kolmella menetelmällä, joiden vaihteluväli ja keskiarvo esitetään taulukossa. Nc = kannankoko, Ne = efektiivinen populaatiokoko, Ne/Nc = efektiivisen populaatiokoon ja kannankoon suhdeluku laskettuna käyttäen Ne keskiarvoa. Lähde: Luonnonvarakeskus. (Valtonen ym., 2021).

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

Efektiviinen populaatiokoko on tutkimusvuosina vaihdellut välillä ~39–51 (keskiarvo n. 45), joten se on ollut jonkin verran korkeampi kuin vuosina 1995-2004 (vrt. Aspi ym., 2006). Efektiivisen populaatiokoon suhde arvioituun populaatiokokoon (Ne/Nc) on vaihdellut välillä 0,264-0,164 (keskiarvo

0,210). mikä vastaa hyvin kannanseuranta-aineiston perusteella estimoituja suhdelukuja (Valtonen ym., 2021).

Valtonen ym., (2021) raportissa on arvioitu efektiivisiä populaatiokokoja käyttäen edellä mainittua kokogenomista aineistoa, ja sen perusteella Suomen susikannan efektiivisen populaatiokoon historiallinen trendi on ollut laskeva. Ennustettu tämänhetkinen (2019–2020) efektiivinen koko tähän trendiin perustuen olisi 55,5 yksilöä. Kokogenomiaineistoa ei kuitenkaan ole käytettävissä näiltä vuosilta, joten arvioon tulee suhtautua varovaisesti.

Efektiivistä populaatiokokoa voidaan käyttää indikaattorina arvioitaessa populaation elinkykyä. Aikaisemmin luonnonsuojelubiologiassa efektiivisen populaatiokoon arvoa Ne=50 käytettiin raja-arvona, jota isompi populaatio voisi välttää haitallisten mutaatioiden kertymistä populaation ja sukusiitosta lyhyellä aikavälillä. Jotta populaatio säilyttäisi tarpeeksi geneettistä muuntelua voidakseen sopeutua muutoksiin pitkällä aikavälillä, efektiivisen populaatiokoon tulisi olla vähintään Ne=500. Suositus tarpeeksi suureksi efektiiviseksi populaatiokooksi on kuitenkin muuttunut ja nykyisin efektiiviseksi populaatiokooksi suositetaan yli Ne=100 yksilöä sukusiitosheikkouden negatiivisten vaikutusten minimoimiseksi lyhyellä aikavälillä; evolutiivisen potentiaalin pidemmällä aikavälillä säilyttämiseksi suositus on yli Ne=1000 yksilöä (Frankham ym., 2014).

Suomen susikannan arvioitu efektiivinen populaatioko ei ole tällä hetkellä selkeästi suurempi kuin aikaisempi (Ne=50) tai nykyinen (Ne=100) suositus pienimmälle mahdolliselle efektiiviselle populaatiokoolle sukusiitosheikkouden välttämiseksi. Kannan efektiiviset populaatiokoot ovat myös selkeästi pienempiä kuin suositukset siitä, mitä niiden pitäisi olla populaation evolutiivisen potentiaalin säilyttämiseksi (Ne=500 tai Ne=1000). Tämänhetkisten arvioitujen efektiivisten populaatiokojen perusteella suden kannanhoidollinen metsästys ei siis ole mahdollista.

Oulussa, 21.10.22021

Jouni Aspi

Professori, Oulun yliopisto

Viitattu kirjallisuus:

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.

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.

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

Harmoinen, J., von Thaden, A., Aspi, J. et al. 2021. Reliable wolf-dog hybrid detection in Europe using a reduced SNP panel developed for non-invasively collected samples. BMC Genomics 22, 473 (2021). https://doi.org/10.1186/s12864-021-07761-5

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.

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.

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.

Smeds, L., Aspi, J., Berglund, J., Kojola, I., Tirronen, K., & Ellegren, H. 2020. Whole-genome analyses provide no evidence for dog introgression in Fennoscandian wolf populations. Evolutionary Applications 14: 721–734.

Suomen susikannan suotuisan suojelutason viitearvojen määrittäminen. Väliraportti. 2021. Valtonen, M., Helle, I., Harmoinen, J., Nivala, V., Kojola i., Mäntyniemi S., Johansson H, Ponnikas, S., Herrero, A., Heikkinen S., Kvist, l., Aspi, J. ja Holmala, K. Luonnonvara- ja biotalouden tutkimus 66/2021. 97 s.