

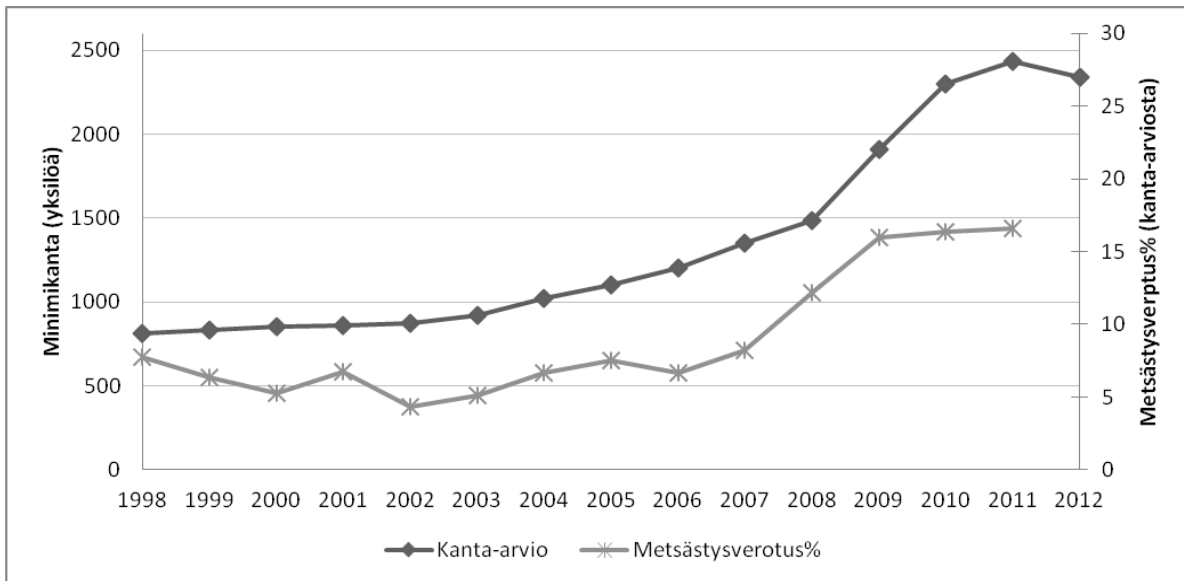
ENNUSTE ILVESKANNAN KEHITYKSESTÄ VUOTEEN 2015 – ENNUSTEMALLIN KUVAUS

Tiivistelmä

Jotta tulevaa ilveskannan kehitystä voitaisiin ennustaa, laadittiin havaittuun kannankehitykseen ja ilmoitettuihin verotusmääriin nojaava populaatiomalli. Ilveskanta kasvoi koko 14 vuoden tarkasteluajanjakson. Metsästysverotus on ollut vuosina 2008–2010 keskimäärin 16 % arvioidusta populaatiokoosta (mutta ennen vuotta 2008 noin 6 %). Mallin tulosten mukaisesti kyseinen verotusosuus on samansuuruinen kuin kannan kestävä maksimaalinen verotus (MSY, maximum sustainable yield). Tuolla verotusosuudella kannankoon arvioidaan pysyttelevän suhteellisen vakaana. Yli 16 % verotusosuudella kanta tulee pienemään ja alle 16 % verotuksella kannan koko kasvaa vuoteen 2015 mennessä. Kannan eri kehityssuuntia on kuvattu tarkemmin 10 %, 16 % ja 20 % verotusosuuksien ennusteiden avulla.

Taustan kuvaus

Suomessa ilvesten yksilömäärien arviointia tehdään menetelmällä, jossa ilvespentueiden satunnaishavainnointiin perustuvasta aineistosta lasketaan arvio yksilömääristä. Arvioinnin pohjana ovat petoyhdyshenkilöiden ilmoittamat ilvesten pentuehavainnot, ja tarkasteluajanjakso on kahdeksan kuukautta (1.9.–30.4.). Laskentamenetelmä tuottaa minimikanta-arvion ilvesten määrästä. Vuosien 1998–2012 aikana koko maan minimikanta-arvioista laskettu vuosittainen kasvuvauhti on vaihdellut 2 ja 28 prosentin välillä. Suurin kasvuvauhti todettiin vuosina 2008 – 2010 (Kuva 1).



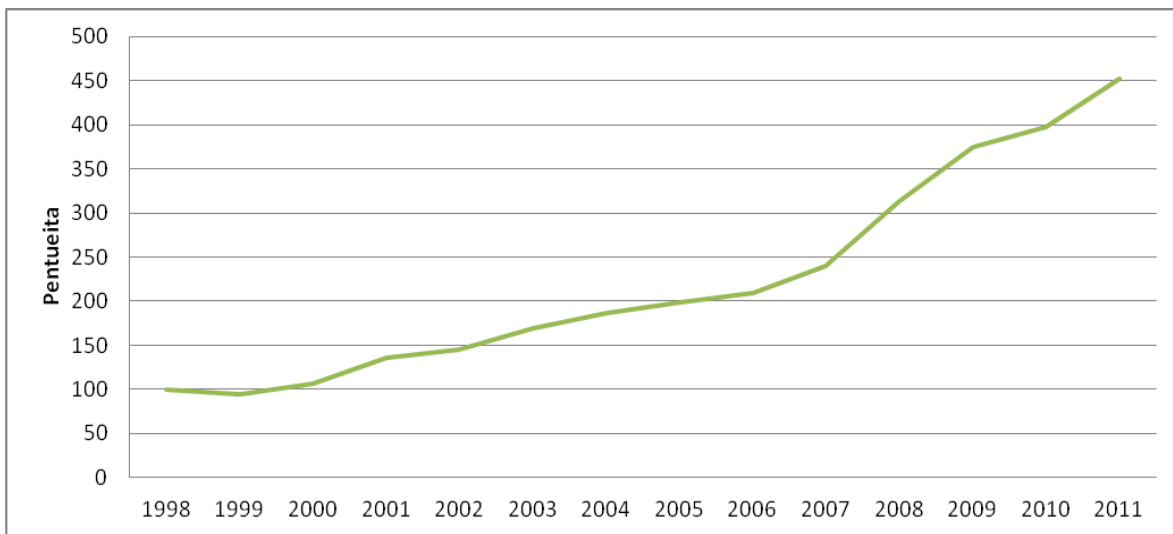
Kuva 1. Koko maan ilvesten minimikanta-arvion kehitys vuosina 1998–2012 sekä toteutuneen metsästysverotuksen prosentuaalinen osuus minimikannasta.

Populaation tulevaa kehitystä voidaan arvioida erilaisten skenaarioiden eli ennustemallien avulla. Ennustemallilla arvioidaan ilveskannan todennäköistä kehitystä vuoteen 2015 mennessä erilaisten vaihtoehtoisten metsästysverotusten toteutuessa.

Aineiston kuvaus

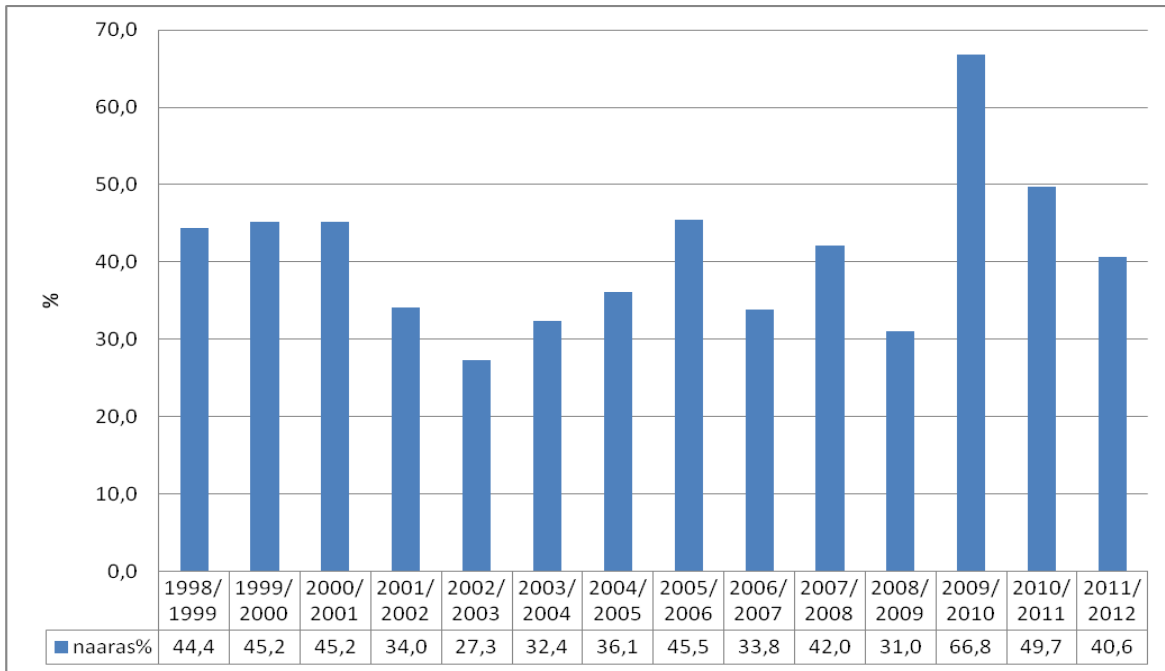
Ennustemallin pohjaksi ilveskannasta on tehty aikasarjaan pohjautuva populaatiomalli (vuodesta 1998 vuoteen 2011). Populaatiokokoa kuvattiin poronhoitoalueen eteläpuolisen Suomen lisääntyneiden naaraiden (ilvespentueiden) lukumääräarvioiden kautta (Kuva 2). Poronhoitoalue on jätetty mallin ulkopuolelle, koska 1) alueen ilveskanta on harva, 2) ilveksiä koskeva havaintoaineisto on alueellisesti huonosti kattavaa ja vuosien välillä on suurta vaihtelua havaintomäärissä, 3) arviolta noin 95 % koko ilveskannasta sijaitsee alueen ulkopuolella ja 4) ympäristölliset ja eliömaantieteelliset olosuhteet poikkeavat voimakkaasti muun Suomen olosuhteista. Naaraisiin pohjautuva populaatiomalli soveltuu hyvin tarkoitukseen, sillä myös käytössä oleva kanta-arviomenetelmä perustuu havaintoihin lisääntyneistä naaraista. Lisäksi pennullinen naaras on aina rauhoitettu metsästykseltä, mihin liittyen ko. naaraisiin kohdistuvan metsästysverotuksen voidaan olettaa pysyvän suhteellisen tasaisena vuosien välillä. Pohjoismaisissa tutkimuksissa aikuisten naaraiden vuosittaisen kuolleisuuden on arvioitu olevan alle 10 % luokkaa. Lisäksi melko pitkäikäisen nisäkkään, kuten ilves, ollessa kyseessä samat naaraat lisääntyvät useita kertoja elämänsä aikana. Täten naaraiden lisääntyvässä kannanosassa ei pitäisi esiintyä suurta vaihtelua lyhyellä aikavälillä.

Mallissa oli mukana myös metsästyksen vaikutus ilveksen populaatiodynamiikkaan, jota tässä mallissa kuvaa metsästettyjen naaraiden lukumäärä metsästysvuosittain (koko maan aineisto poronhoitoalue poisluettuna) (Kuva 2). Naaraiden lukumäärä on saatu analysoimalla Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitoksen Taivalkosken kenttäasemalle toimitettuja saalisnäytteitä ja kaatolomakkeita metsästysvuosina 1998/1999–2011/2012.



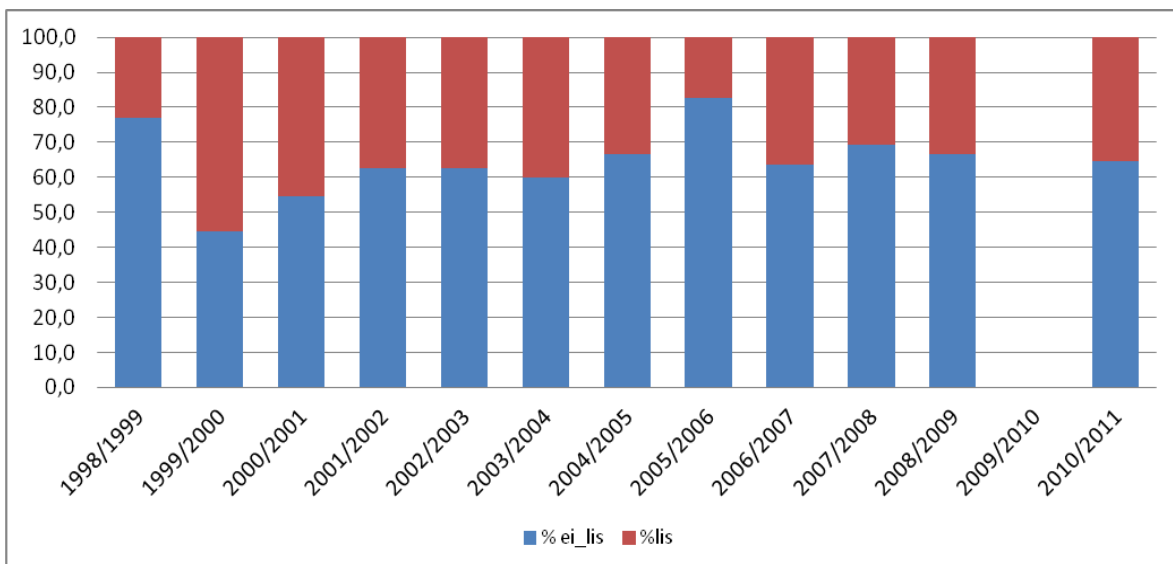
Kuva 2. Arvioitujen ilvespentueiden määrä poronhoitoalueen eteläpuoleisessa Suomessa vuosina 1998–2011.

Käytetyt arviot vuosittaisista pentuelukumääristä ovat: 100; 95; 106; 136; 145; 169; 186; 199; 209; 240,5; 313,5; 375; 398; 452 (vuosittain ilmoitettujen vaihteluvälien keskikohta).



Kuva 3. Naaraiden osuus poronhoitoalueen eteläpuolisesta ilvessaaliista metsästyskausina 1998/1999 – 2011/2012 ($N_{\text{naaras}}=694$).

Vuosittaiset metsästettyjen naaraiden lukumäärät ovat: 24, 19, 14, 16, 9, 11, 22, 30, 22, 37, 36, 159, 157, 138. Analyysissä käytimme ko. naaraslukumääriä kerrottuna luvulla 0,352 (vakio), joka on vuosien 1996–2011 metsästysnäytteiden aineistosta laskettu yli 3-vuotiaiden naaraiden osuus (Kuva 4). Käytetyn vakion avulla analyysi ottaa huomioon metsästyksen vaikutusta lisääntymisikäisten naaraiden määrän (kohortin) vaihteluun.



Kuva 4. Lisääntymisikäisten ja ei-lisääntymisikäisten naaraiden osuudet ikämääritetyistä naaraista ($N=364$) metsästyskausien 1997/1998 – 2010/2011 saaliissa poronhoitoalueen eteläpuolella. Ei-lisääntymisikäisiksi on luokiteltu alle 3-vuotiaat naaraat. Vuodelta 2009/2010 ei näyteaineistoa. Vuoden 2011/2012 ikämääritys ei vielä valmistunut.

Mallin kuvaus

Populaatiodynamiikan mallinnuksessa sovelsimme Gompertz-tyyppistä aikasarjamallia (Dennis et al., 2006; Lele et al., 2007) logaritmisille (\log_e) havaitun ilveskannan (tässä: pentueet) ja metsästettyjen yksilöiden (tässä: naaraiden) lukumäärille vuosina $[t]$ 1998–2011. Malli soveltuu hyvin epälineaarisen (eksponentiaalisesti muuttuvan) populaation kuvaamiseen, ja logaritmisella asteikolla populaation aikasarjaa voidaan kuvata tavallisen lineaariregression oletuksien (Dennis et al., 2006). Verrattuna toiseen yleisesti käytettyyn ns. Rickerin malliin keskeinen ero on tiheydestä riippuvan kasvukertoimen säätelyfunktion vasteessa (Lele et al., 2007). Koska emme analysoineet tiheydestä riippuvuutta, valitsimme toimivan ja erityisen hyvin tunnetun Gompertz-mallin. Mallin parametrien estimoinnissa käytimme ns. state-space-mallinnusta (SSM), jossa mallinnettavia systeemejä on kaksi, toinen populaatioprosessille ($pop_{[t]}$), jota säätelevät parametrit (α_{KASVU} , β_{METS} , β_{THEYS}) sekä prosessivirhe $e_{pop[t]}$ sekä toinen havaitulle populaatiolle ($hav_pop_{[t]}$), jonka poikkeaman populaatioprosessista ilmaisee havainnointivirhe $e_{hav[t]}$. Kun $e_{hav[t]}$ otetaan huomioon, saadaan itse populaatioprosessiin vaikuttavat tekijät selville. Yksinkertaistettuna populaatioprosessi $pop_{[t]}$ on kannanmuutos ilman havainnointivirhettä eli alkuperäiseen arvioituun kannankokoon ($hav_pop_{[t]}$) sisältyvää virhettä.

$$\begin{cases} pop_{[t+1]} = \alpha_{KASVU} - \beta_{METS} metsästetyt_{[t]} + \beta_{THEYS} pop_{[t]} + e_{pop[t+1]} \\ hav_pop_{[t]} = dnorm(pop_{[t]}, e_{hav[t]}) \end{cases} \quad (\text{SSM})$$

Mallissa vakio α_{KASVU} on luonnollinen kasvukerroin. Vakio β_{METS} määrittää vuosittaisen metsästyskuolleisuuden ($metsästetyt_{[t]}$) vaikutuksen seuraavan vuoden populaatiokokoon.

Estimoimalla α_{KASVU} - ja β_{METS} -vakiot ilmoitetun vuotuisen metsästyksen vallitessa voidaan päätellä vuotuinen maksimaalinen osuus populaatiosta, joka voidaan metsästyksellä poistaa niin että populaatio odotusarvoisesti pysyy vakiona. ”Odotusarvoisesti” siksi että kannanmuutokseen vaikuttaa ympäristötekijöiden vaihtelusta aiheutuva satunnaisvaihtelu ($e_{pop[t]}$). Tämän satunnaisuuden vuoksi mallilla tehtävät populaatiokoon ennusteet pitkälle tulevaisuuteen sisältävät epävarmuutta, jota mallin avulla myös mitataan.

Virhetermin ($e_{pop[t]}$) jakauma tulee normaalijakaumasta keskiarvolla nolla: $dnorm(0, var_{pop})$; var_{pop} on virhetermin varianssi, vastaavasti arvioimme havainnointivirheen varianssin (var_{hav}). Testasimme tiheydestä riippuvuuden alustavissa ajoissa, ja se muodostui merkityksettömäksi nykyisellä populaatiotiheydellä ja kasvuvauhdilla; tämän takia teimme lopullisen analyysin olettaen tiheysriippuvuuden hyvin pieneksi ($\beta_{THEYS} = 1$, hyvin pienellä hajonnalla), mikä mahdollisti metsästyksen vaikutuksen arvioinnin suoraan luonnollisen kasvukertoimen α_{KASVU} perusteella. Tekijän β_{METS} odotusarvon ja jakauman saimme ennakkoon (”priori”) määrittämämme tasaisesta jakaumasta väliltä 0 ja 1. Biologisesti edellinen tarkoittaa, että teoriassa metsästyksen vaikutus minimissään olisi nolla ja maksimissaan $1 \times$ metsästettyjen lukumäärä, joka on log-asteikolla hyvin suuri metsästysvaikutus; lopullinen arvo tarkentui näiden ääriarvojen välille. Tekijän α_{KASVU} ”priori”-jakaumaksi asetimme äärimmäisen tasaisen ja leveän normaalijakauman, jonka mahdollistamista arvoista lopullinen ”posteriori”-jakauma (Gelman, Carlin, Stern, & Rubin, 2003) määräytyi.

Mallin tekijöiden Bayesialaisen posteriorijakauman (todennäköisyysjakauman) määritimme Markov Chain Monte Carlo (MCMC) -menetelmällä käyttäen R-ympäristössä toimivaa BRugs versiota 0.8.0 yhdistettynä OpenBUGS versioon 3.2.2 (D. J. Lunn, Thomas, Best, & Spiegelhalter, 2000; D. Lunn, Spiegelhalter, Thomas, & Best, 2009) (Taulukko 1).

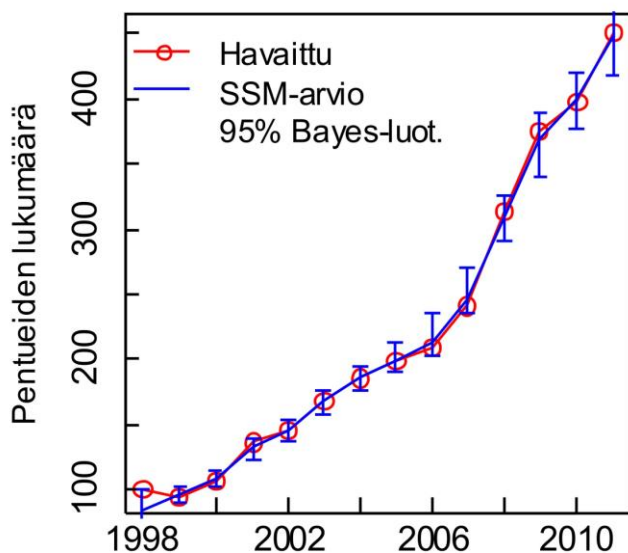
Taulukko 1. Mallin (SSM) tärkeimpien tekijöiden ja tekijöistä johdettujen tunnuslukujen MCMC-poiminnan mukaiset posteriori-jakaumat.

Tekijä (SSM)	Keskiarvo	Keskihajonta	Alaraja 2.5 %	Yläaraja 97.5 %
α_{KASVU}	0,180	0,047	0,11130	0,29080
β_{METS}	0,022	0,018	0,00085	0,06711
Kasvukerroin	1,199	0,057	1,11800	1,33800
1-MSY	0,836	0,038	0,74760	0,89460
var_{pop}	0,006	0,004	0,00049	0,01564
var_{hav}	0,001	0,002	0,00006	0,00621

MSY: metsästettyjen naaraiden osuus mallinnetusta populaatiosta
Kasvukerroin: luonnollinen kasvukerroin (kerrannallinen)

Mallia testattaessa alustavien toistojen (iteraatioiden) määrä oli 20 000; tämän ”sisäänajon” jälkeen lopulliset jakaumat saatiin $3 \times 100\,000$ toistojen sarjoista (3 sarjaa). Kunkin iterointisarjan ja muuttujan lähtöarvot asetettiin eri lukuihin. Eri lähtöarvoilla muuttujien todennäköisyysjakaumat (posteriori) muotoutuivat (konvergoituivat) tiettyyn yhdenmukaiseen odotusarvoon ja hajontaan, mikä on edellytys luotettavien päätelmien tekemiseen populaatioon vaikuttavista tekijöistä. Optimoidun mallin perusteella ennustimme naaraspopulaation (pentueiden määrän) muutosta vuodesta 2011 neljän vuoden päähän vuoteen 2015.

Huomionarvoista mallinnuksessa oli havaintosarjan pieni poikkeama populaatioprosessista (pieni var_{hav}). Käytännössä tämä näkyy mallin mukaisen ja havaitun populaation aikasarjojen pienenä poikkeamana toisistaan (kuva 5). Myös populaatioprosessissa oleva ympäristötekijöistä aiheutuva satunnaisvaihtelu oli melko pientä (pieni var_{pop}), joten parametrien 95 % vaihteluväli asettui melko kapealle vyöhykkeelle (taulukko 1, kuva 5), mikä mahdollisti populaation koon ennustamisen suhteellisen lyhyellä aikajaksolla, muutaman vuoden päähän (taulukko 2, kuvat 6, 7).



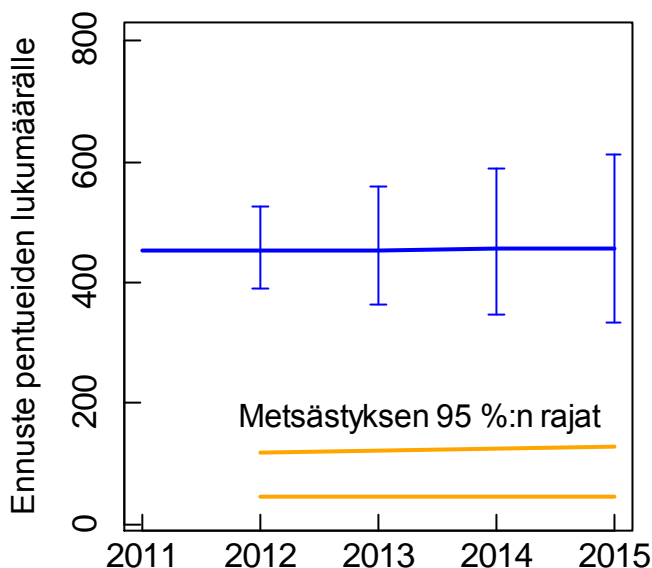
Kuva 5. Populaatiomallin (SSM, taulukko 1) mukaan laskettu populaatioprosessin (siniset pylväät: 95 %:n Bayes-luotettavuusvälit) ja havaitun populaation luvut (punaiset pallot).

Populaatiomallinnuksen tulokset ja niiden tarkastelu

Nyt käytetty malli tarjoaa hyvät lähtökohdat arvioida Suomen ilvesten kannankehityksen viimeisen neljäntoistavuoden aikaisia vaiheita analyttisesti. Kuitenkin itse lähtöaineiston luonne asettaa rajoituksia käytettävälle populaatiomallille tuottaen epävarmuustekijöitä, minkä vuoksi malliin mukaan otettuja muuttujia ja itse mallin matemaattista rakennetta on jouduttu pohtimaan paljon. Lopullinen malli pohjaa melko perinteiseen tapaan arvioida mennyttä populaatiokehitystä, mutta sen laskentatapa ja edelleen johdetut ennusteet ovat viimeikaisten tilastotieteen kehityssuuntausten mukaisia (ns. Bayesilainen tilastotiede). Tuloksena syntyneet todennäköisyysjakaumat mahdollistavat suhteellisen luotettavan kehityssuunnan arvioinnin muutamilla erilaisilla verotusosuuksilla. Ennusteiden tuottamien kanta-arvioiden vaihteluväli (minimi-maksimi) kasvaa kuitenkin mentäessä vuosissa eteenpäin.

Populaation toteutunut kasvunopeus ja siitä johdettu maksimiverotus (MSY)

Tarkastelemalla mennyttä populaatiokehitystä, ilveskannalle on voitu laskea populaation toteutunut kasvu. Jos populaatioon ei kohdistu lainkaan metsästystä (metsästyskuolleisuus 0 yksilöä) populaation luonnollinen kasvukerroin ($\exp(\alpha_{KASVU})$) kasvattaa populaatiota keskimäärin 20 % vuodessa. Suuruusluokalta tämä asettuu melko samoihin lukuihin kuin muualta maailmasta esitetyt arviot ilvesten lisääntymispotentiaalista. Populaation toteutunut kasvu pysähtyy, kun poistettava kiintiö on yhtä suuri kuin luontainen kasvu. Tästä voidaan johtaa suurin mahdollinen vuotuinen poistettujen yksilöiden osuus populaatiosta, jolla populaatio todennäköisimmin pysyy vakaana (MSY, *engl. maximum sustainable yield*). Maksimiverotusosuudeksi malli tuotti 16 % arvioidusta kannasta (Taulukko 1). Kunakin ajanhetkenä ja prosenttiosuuden tuottama yksilömäärä vaihtelee arviointihetken kannankoon mukaisesti (Kuva 6).



Kuva 6. Ennustettu populaatiokehitys luotettavuusväleineen (sininen viiva) ja poistettavien naaraiden lukumäärien 95 %:n ylä- ja alarajat (keltainen viiva). Ennuste perustuu maksimaaliseen metsästysmäärään 16 % kannasta (ks. teksti MSY), jotta populaatio odotusarvoisesti pysyy vakiona.

Tarkasteltava populaatio kokonaisuudessaan ei selvästikään vielä ole lähelläkään kantokyvyn rajaa, koska naaraspopulaation kasvu on ollut nopeaa viime vuosiin saakka. Pentueaineiston perusteella populaatio yli nelinkertaistui 13 vuoden seurantajakson aikana (kuva 5). Nykyisillä populaatiotiheyksillä populaation kasvukertoimen tiheysriippuvan säätelyn arvioimme merkityksettömäksi (ks. mallin kuvaus), joten mallin kasvukertoimen perusteella saatua 16 %:n arviota (Taulukko 1) maksimiverotuksesta voitaneen soveltaa tulevaisuudessa kannan säilyttämiseksi vakaana. Mallin tuottama 16 %:n raja-arvo näyttäisi olevan yleistettävissä myös kokonaisuksilömäärän muutokseen nykyisellä metsästyspaineella, sillä vuosien 2010 ja 2011 (16 ja 17 %) metsästyksellä yksilömäärien kasvu on taittunut (kuva 1).

Esimerkkiverotukset 10 %, 16 % ja 20 % sekä niistä johdetut ennusteet

Ennustettaessa populaation kokoa neljän vuoden päähän (vuoteen 2015) voimme käyttää lähtökohdana mallin tuottamia populaatiokoon odotusarvoja (Taulukko 2: keskiarvopopulaatio). Ennustamiseen liittyy kuitenkin epävarmuutta, jonka suuruutta pyrimme mallin avulla kuvaamaan (kvantifioimaan). ”Keskihajonta”-sarakkeen luvut ilmaisevat, kuinka luotettava arviomme populaation koosta on. Tämän jakauman perusteella voidaan laskea, mille välille todellinen populaatiokoko 95 %:n todennäköisyydellä sijoittuu. Todennäköisyysjakaumasta voidaan lisäksi laskea todennäköisyyksiä eri tapahtumille. Mallin perusteella voidaan esimerkiksi ennustaa, mikä on odotettavissa oleva metsästettyjen naaraiden määrä vuonna 2015.

Taulukko 2. Ennustettu populaation koko ja hajontaluvut sekä metsästettävien naaraiden lukumäärien 95 % vaihteluväli mallin (SSM, Taulukko 1) mukaan neljän vuoden kuluttua vuonna 2015 (vuodesta 2011; lähtöpopulaation koko on 452 pentuetta). Eri metsästysverotusskenaarioille on laskettu todennäköisyydet (Tn), että populaatio kasvaa yli 500 tai laskee alle 300 pentueen vuonna 2015.

Verotus	Keskiarvo- populaatio v. 2015	Keski- hajonta	Alaraja 2.5 %	Yläraja 97.5 %	Tn% (pop>500)	Tn% (pop<300)	Mets. alaraja 2.5 %	Mets. yläraja 97.5 %
10 %	628	172	407	1046	81,4	0,1	81	209
16 %	457	69	334	611	21,9	0,7	44	127
20 %	392	108	253	653	12,0	13,1	51	131

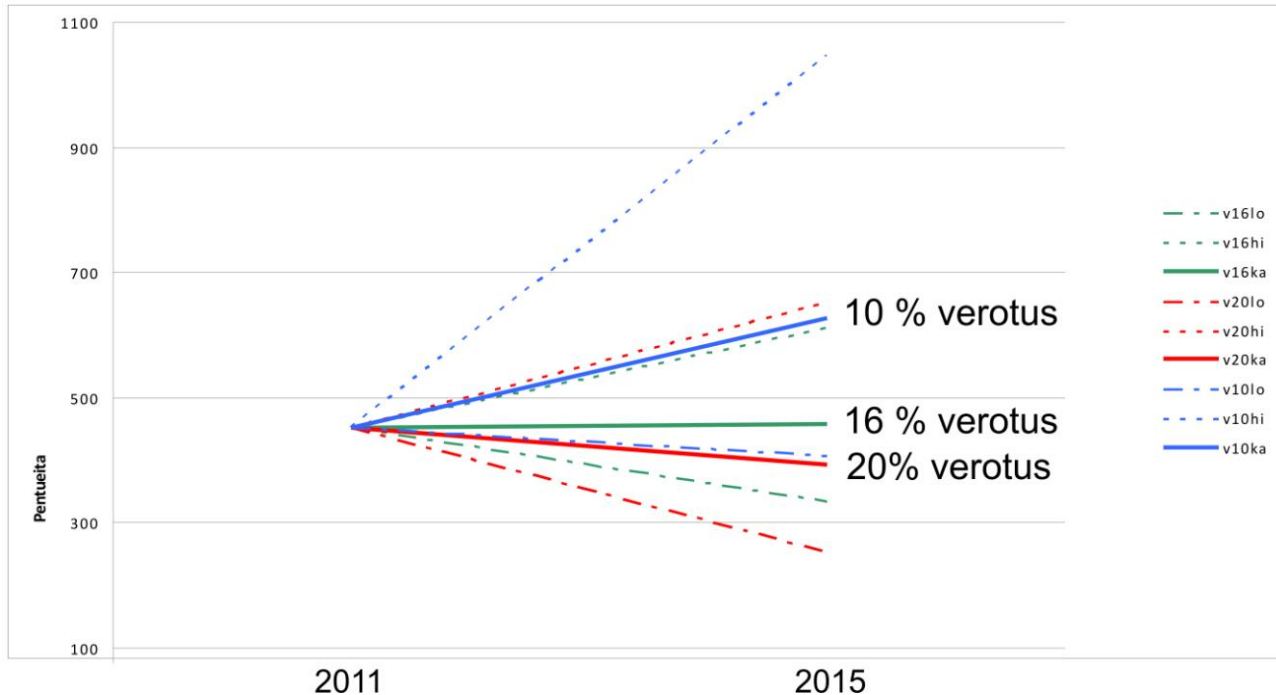
16 %:n metsästysverotuksella populaatio pysyisi keskiarvopopulaation mukaan samansuuruisena (457 pentuetta) kuin lähtötilanteessa 2011 (452 pentuetta, pieni ero johtuu mallin tekijöiden pyöristämisestä). Todellinen populaatio vuonna 2015 sijoittuisi 95 % todennäköisyydellä välille 334–611 pentuetta. Lisäksi 16 %:n vuotuisella verotuksella saalispopulaatio sijoittuisi 95 %:n todennäköisyydellä välille 44–127 naarasta (taulukko 2). Tästä populaatiosta voidaan käyttää nimitystä ”vakaa populaatio”.

10 %:n verotuksella keskiarvopopulaation koko olisi hieman yli 600 pentuetta. Ilveskanta kasvaisi 81 %:n todennäköisyydellä yli 500 pentueen vuoteen 2015 mennessä. Tästä populaatiosta voidaan käyttää nimitystä ”kasvava populaatio”.

20 %:n verotuksella populaatio pienenesi alle 400 pentueeseen (Taulukko 2). Ilvespopulaatio pienentyisi 13 %:n todennäköisyydellä alle 300 pentueen. Tästä populaatiosta voidaan käyttää nimitystä ”taantuva populaatio”.

Kun kaikkia kolmea verotusennustetta tarkastellaan yhdessä (Kuva 7), voidaan havaita että ennustetut keskiarvopopulaatiot 16 % ja 20 % verotukselle eivät vuonna 2015 poikkea toisistaan

valtavasti (ero 65 pentuetta), mutta tarkastelussa on syytä muistaa pentuemäärän muuntaminen arviopopulaatioksi kertoimen 4,7–6 kautta (viitaten ilveskanta-arvioon ennen metsästyskautta 2012/2013).



Kuva 7. Yleistetty esitys kolmen erilaisen verotusosuuden tuottamista todennäköisestä pentueiden määrän kehityksestä. Ennusteiden keskiarvon mukaiset populaatiot kuvattu yhtenäisellä viivalla, alarajat (lo) piste-katkoviiva-viivalla ja ylärajat (hi) piste-viivalla.

Havainnointoaineisto päivitysten viiveen takia mallin lähtövuosi on 2011. Tällä hetkellä (vuonna 2012) jo tapahtuneet muutokset pentueiden määrään voidaan nähdä vasta tulevan talven havaintoaineistossa (yhden vuoden viive). Näiden seikkojen vuoksi ennustetta tulisi tarkastella kokonaisvaltaisesti, myös populaatioennusteiden vaihteluvälit huomioon ottaen.

Suomessa käytössä olevan kannanarviointimenetelmän periaatteiden mukaisesti myös ennustemallin pentueluvuista voidaan johtaa arvio yksilömääristä kertoimia hyödyntäen (kts. ilveskanta-arvio ennen metsästyskautta 2012/2013). Esimerkiksi 16 %:n vuotuisella verotuksella populaation yksilömääräarvio sijoittuu noin 2300–2600 yksilöön ja saalispopulaatio sijoittuisi 95 %:n todennäköisyydellä välille 44–127 naarasta (Taulukko 2), mikä muutettuna yksilömääräksi vastaisi noin 264–762 yksilöä (kun kertoimena käytetään lukua 6) tai 206–597 yksilöä (kun kertoimena käytetään lukua 4,7).

Ennustemallin pohjaksi laadittu populaatiomalli ja siitä johdetut kannankehityksen ennusteet toimivat pilottina vuosien 2012 ja 2013 aikana jatkokehittävälle ikäluokkarakenteen huomioon ottaville pitkän aikavälin verotusmalleille. Ikärakenteinen malli on tarkka, mutta sen hyöty kannanhoidossa riippuu siitä, onko metsästys valikoivaa vai valikoimatonta. Ikärakenteisen mallin perusteella annetut verotusmallit ja kasvuennusteet eivät ole sen tarkempia kuin nyt käytetyssä mallissa, jos poistettavia yksilöitä ei valita vaan sattuma määrää yksilön sukupuolen ja ikäryhmän. Ikärakenteisen mallin pitkän aikavälin ennuste on luotettava vain siinä tapauksessa että metsästykseseen liittyy valikoivuutta, joka voidaan sisänrakentaa myös itse malliin.

Tulosten tulkintaan liittyviä epävarmuustekijöitä

Ennustemalli tuottaa populaation menneeseen kehitykseen pohjautuen todennäköisyysjakaumilla varustettuja kehityssuuntia. Keskeisimmät epävarmuustekijät, jotka vaikuttavat populaatiokehitykseen ja sen ennustamiseen ovat mahdolliset puutteet lisääntyneisiin naaraisiin liittyvässä havaintojen alueellisessa kattavuudessa, viive ilveskannan kasvun havaitsemisessa sekä naaraisiin kohdistuvan metsästysverotuksen muutokset. Lisäksi malli olettaa, että ilveskannan alueellinen tiheys ei vaikuta kannan kasvunopeuteen. Mallia ei voida soveltaa tilanteissa, joissa tiheydestä riippuva säätely on todennäköistä, kuten suurilla populaatiotiheyksillä tai paikallispopulaatioilla, joilla sopivan elinympäristön määrä on rajallinen. Tällöin populaation kasvukerroin vaihtelee kulloisenkin populaatiokoon mukaan ja tämä on otettava huomioon mallin β_{TIHEYS} tekijän avulla. Tällaisia tilanteita (ja pienempiä maantieteellisiä alueita) varten on syytä luoda aluettainen, tiheydestä riippuvan säätelyn huomioiva malli.

Mallimme ei ota huomioon ikärakenteen mahdollista vaihtelua vuosittain ja tämän ilmiön vaikutusta populaation kasvukertoimeen. Ikärakenteisen mallin estimointi olisi edellyttänyt tiedot ikäluokkakohtaisesta kuolleisuudesta ja eri ikäisinä metsästettyjen ilvesten lukumääristä sekä tietoja ikääntymisen vaikutuksesta jälkeläistuottoon. Ikärakenteisissa populaatioissa yksilöiden lukusuhteet eri ikäluokissa hakeutuvat tasapainoon (Caswell, 1989; McDonald, Caswell, & Power, 1993). Silti on mahdollista, että jokin ulkoinen tekijä olisi vinouttanut populaation ikärakennetta hetkellisesti pois tasapainotilasta, mutta aineistomme ei viittaa tällaiseen tapahtumaan eikä siihen että ikärakennetta olisi metsästyksellä oleellisesti muutettu.

*Lisätietoja Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitoksesta:
Katja Holmala ja Jukka Rintala, etunimi.sukunimi@rktl.fi*

Keskeinen lähdekirjallisuus:

- Caswell, H. (1989). *Matrix population models: construction, analysis, and interpretation*. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates, Inc. Publishers.
- Dennis, B., Ponciano, J. M., Lele, S. R., Taper, M. L., & Staples, D. F. (2006). Estimating Density Dependence, Process Noise, and Observation Error. *Ecological Monographs*, 76(3), 323–341. Retrieved from <http://www.jstor.org/stable/27646046>
- Gelman, A., Carlin, J. B., Stern, H. S., & Rubin, D. B. (2003). *Bayesian data analysis* (2nd ed., p. 668). Boca Raton: Chapman & Hall/CRC. Retrieved from <http://www.stat.columbia.edu/~gelman/book/>
- Lele, S. R., Dennis, B., & Lutscher, F. (2007). Data cloning: easy maximum likelihood estimation for complex ecological models using Bayesian Markov chain Monte Carlo methods. *Ecology Letters*, 10(7), 551–563. Retrieved from <http://www3.interscience.wiley.com/journal/118545851/abstract>
- Lunn, D. J., Thomas, A., Best, N., & Spiegelhalter, D. (2000). WinBUGS -- a Bayesian modelling framework: concepts, structure, and extensibility. *Stat Comput*, 10(4), 325–337. doi:DOI: 10.1023/A:1008929526011
- Lunn, D., Spiegelhalter, D., Thomas, A., & Best, N. (2009). The BUGS project: evolution, critique and future directions. *Stat Med*, 2009, 3049–3067. Retrieved from http://w3.jouy.inra.fr/unites/miaj/public/matrixq/Contacts/applbugs.bugs_project.evolution.pdf
- McDonald, D. B., Caswell, H., & Power, D. M. (1993). Matrix methods for avian demography. *Current Ornithology*, Vol. 10 (pp. 139–185). New York: Plenum Press.