

Suden (*Canis lupus*) kuolevuus ja populaatioiden kasvu

Katariina Aihos

LuK-tutkielma

Biologian tutkinto-ohjelma

Oulun yliopisto

Kevät 2022

Sisällys

Tiivistelmä	2
1. Johdanto	3
2. Susi populaatiotasolla.....	3
3. Suden asema suojeltuna suurpetona	5
4. Suden kuolevuus	6
4.1. Ihminen on sudelle susi.....	7
4.2. Suden laillinen metsästys.....	8
4.3. Suden salametsästys.....	9
4.5. Susi ja villi luonto	11
4.6. Intraspesifinen aggressio	12
4.7. Suden taudit ja sairaudet	14
5. Susi nykymaailmassa.....	15
5.1. Susi Suomessa	15
6. Lopuksi	17
Lähdeluettelo	19

Tiivistelmä

Susi, hukka, pirunrakki – vihatulla eläimellä on monta nimeä. Susi (*Canis lupus*) on kautta historian ollut kiistelty laji, jota on vainottu pitkin sen levinneisyysalueita. Susi elää maaseudulla rinnakkaiseloa ihmisen kanssa, ja sen läheisyys koetaan uhkana sekä omalle että mahdollisten tuotantoeläinten turvallisuudelle. Alkaen hirvistä, jotka se kaataa metsästäjän nenän edestä ja päättyen talon nurkilta löytyviin tassunjälkiin, susi aiheuttaa harmia ja mielipahaa kaikkialla, missä sitä esiintyy.

Susi on opportunistinen selviytyjä, joka on sopeutunut elämään ja menestymään ihmisen kansoittamassa maailmassa. Se on yksi Euroopan yleisimmistä suurpedoista, ja tiukentuneen suojelun takia sen populaatiot ovat 2000-luvun alun jälkeen kasvaneet sekä täällä että Yhdysvalloissa. Muun muassa Suomen susipopulaatio on tällä hetkellä suurimmillaan sen virallisen laskentahistorian aikana.

Susi elää perhelaumoissa merkkamallaan reviirillä, jota se puolustaa muilta laumoilta ja vaeltajilta. Laumaa johtavat yksilöt ovat lauman tärkeimpiä jäseniä; ne lisääntyvät, ja ovat avainasemassa sekä saaliin kaadossa että lauman reviirin puolustamisessa. Suden ekologinen merkitys on suuri, sillä se pystyy riittävän suurilla tiheyksillä esiintyessään muokkaamaan elinympäristöään rajoittamalla suurten kasvinsyöjien, kuten hirvien, populaatioita. Ihmisen lähellä asuessaan susi aiheuttaa merkittäviä tuotantoeläinvahinkoja, esimerkiksi porovahinkoja Suomessa ja Ruotsissa.

Ihminen puolestaan on suurin susien kuolleisuuden aiheuttaja. Luvanvaraisesti tapahtuvien laillisten kaatojen lisäksi useat susipopulaatiot ovat salametsästyspaineen alaisia jopa siinä määrin, että susien laitton tappaminen rajoittaa niiden populaationkasvua. Suden salametsästys on rikollista toimintaa, joka kuitenkin koetaan paikoitellen hyväksyttävänä keinona hankkiutua susista eroon. Hälyttävän suuri osa joidenkin tutkimuspopulaatioiden susista on tapettu laittomasti.

Susipopulaatioiden etäisyys ihmisvaikutteisiin alueisiin muuttaa niiden kuolinsyytilastoja. Kun etäisyys ihmisiin kasvaa, susipopulaatiot saavat kasvaa vapaammin, ja lopulta lajinsisäiset konfliktit alkavat rajoittaa populaatioiden kokoa. Suden suuren ekologisen merkityksen takia se on tärkeä suojeltava laji huolimatta siitä, mielipahaa se aiheuttaa.

1. Johdanto

Susi (*Canis lupus*) on konfliktiherkkä, ihmisen pirstomassa luonnossa elävä suurpeto (Chapron ym., 2014), joka on aiheuttanut mielipahaa jo vuosisatojen ajan (Mykrä & Pohja-Mykrä, 2015). Se aiheuttaa oikeita ongelmia esimerkiksi poro- ja lammastaloudelle ja koiran kanssa liikkuville metsästäjille (Maa- ja metsätalousministeriö, 2019), mutta myös sutta kohtaan tehdään rikoksia salametsästyksen muodossa (Liberg ym., 2012, 2020; Suutarinen & Kojola, 2017). Susi jakaa mielipiteitä puolesta ja vastaan ehkä enemmän kuin mikään muu suurpeto.

Tässä kandidityössä tutkitaan suden kuolevuutta, sen selviytymiseen vaikuttavia tekijöitä, ja suden asemaa ihmisen kansoittamassa ja hallitsemassa elinympäristössä. Pääpaino on Suomen susipopulaatiolla, mutta esimerkkejä ja tutkimustuloksia on haettu myös muualta. Susilla samankaltainen historia tietyissä osissa Yhdysvaltoja ja Eurooppaa; molemmista susi hävitettiin alueittain lähes sukupuuttoon (Chapron ym., 2014), mutta suojelun alkamisen myötä populaatiot ovat elpynet ja palanneet vanhoille asuinsijoilleen.

Tarkoituksena on ensin katsoa sutta populaatiotasolla; miten sudet muodostavat laumoja ja miten ne asuttavat elinalueitaan. Sitten käydään läpi suden suojelua ja ihmisten suhtautumista tähän suurpetoon. Suden kuolevuutta, kuolinsyitä ja selviytyvyyttä katsotaan useasta erityyppisestä populaatiosta, ja lopuksi käydään läpi nyky maailman ja Suomen susipopulaation historiaa ja nykytilannetta.

2. Susi populaatiotasolla

Susilaumat koostuvat vähintään lisääntyvästä alfaparista ja niiden nuorista jälkeläisistä. Pennut lähtevät laumasta yleensä noin vuoden ikäisinä. Pariutuneet sudet, joilla ei ole mukana pentuja, luokitellaan pareiksi, ja yksittäiset sudet vaeltajiksi (Heikkinen ym., 2021). Laumoilla ja pareilla on pysyvät reviirit (Kojola ym., 2006; Smith ym., 2010; Heikkinen ym., 2021), joiden rajat ne merkkäavat viestinä muille susille. Tätä aluetta sudet hyvin territoriaalisina eläiminä puolustavat toisilta laumoilta ja vaeltavilta yksilöiltä (Kojola ym., 2006; Cubaynes ym., 2014; Suutarinen, 2019). Suomessa ja Ruotsissa susireviirit ovat noin tuhat neliökilometriä, joskin vaihtelu on suurta (Suutarinen, 2019). Reviirit ovat pienempiä,

kun ruokaa on saatavilla reilusti ja suden populaatiotiheyden ollessa korkea (Cubaynes ym., 2014).

Kun susilauma pysyy muuttumattomana, se voi vähentää konflikteja ihmisten kanssa, sillä useimmin reviiirinsä tuntevat sudet oppivat välttelemään ihmisasutusta (Suutarinen & Kojola, 2017), sillä luonnossa susi yleensä väistää ihmistä. Kokoneiden metsästäjien pysyessä osana laumaa, lauman metsästysmenestys pysyy parempana, eikä susien tarvitse hakeutua ihmisasutuksen lähelle etsimään ruokaa. Ihmisasutuksen lähelle tulevat sudet ovat useimmin vaeltajia, jotka ovat niille vieraalla alueella (Heikkinen ym., 2021).

Susi on tehokas dispersoija, ja voi liikkua pitkiäkin matkoja uutta elinaluetta etsiessä (Jansson ym., 2012), eikä niille sopimaton elinympäristö estä niitä liikkumasta sen läpi (Jimenez ym., 2017). Sudet liikkuvat pidempiä matkoja, kun populaatiolla on tilaa levittäytyä (Jansson ym., 2012; Jimenez ym., 2017), mutta jäävät lähemmäs synnyinalueitaan, kun uusia elinalueita ei ole enää tarjolla (Jansson ym., 2012). Nuoret sudet saattavat vaeltaa tuhansia kilometrejä uutta kumppania ja reviiiriä etsiessä, vaikka ne lopulta päätyisivätkin lähemmäs lähtöpaikkaansa (Heikkinen ym., 2021).

Korkeampi populaatiotiheys lisää susien vaeltamista (Kojola ym., 2006), ja vaeltaminen onkin susien pääkeino sopeutua ruuan saatavuuden muutoksiin (Cubaynes ym., 2014). Sudet voivat vaeltaa pitkin vuotta, mutta erityisesti ne liikkuvat syksyllä (Jimenez ym., 2017) ja lisääntymiskauden alkaessa keväällä (Kojola ym., 2006; Jimenez ym., 2017).

Susipopulaatiot ovat suurimmillaan kesäkuun alussa pentujen synnyttyä, ja pienimmillään huhtikuussa ennen kuin vuoden pennut syntyvät (Heikkinen ym., 2021). Pentujen kuolevuus on suurinta niiden ensimmäisen puolen vuoden aikana (Cubaynes ym., 2014; Heikkinen ym., 2021), ja susikanta laskeekin nopeasti vuoden susihuipusta. Susien eloonjäämistodennäköisyys populaatioissa, joita ihminen ei häiritse (Hebblewhite & Whittington, 2020) ja alueilla, jossa tiheysriippuvuus ei aiheuta lajinsisäisiä konflikteja (Cubaynes ym., 2014), on korkea. Susipopulaatiot pystyvät kasvamaan nopeasti, jos niille on tarjolla riittävästi ruokaa ja tilaa (Cubaynes ym., 2014; Heikkinen ym., 2021).

Sudet metsästävät ravinnokseen pääsääntöisesti hirviä ja muita hirvieläimiä (Cubaynes ym., 2014; MMM, 2019). Aikuisen suden ruuantarve on noin neljä kiloa lihaa päivää kohti (Mykrä

& Pohja-Mykrä, 2015). Aikuiset, kokeneet sudet ovat susilauman tärkeimpiä yksilöitä metsästäessä, ja isommat laumat pystyvät kaatamaan suurempaa riistaa paremmalla menestyksellä (Hebblewhite & Whittington, 2020).

Susi on opportunistinen ja hyvä sopeutumaan (Barber-Meyer ym., 2021), minkä takia se pärjää muita suurpetoja paremmin ihmisen muokkaamissa elinympäristöissä.

3. Suden asema suojeltuna suurpetona

Suurpedot ovat haastava suojelukohde. Susi on historiallisesti ollut ihmiselle kilpailija ja uhka, ja nämä ennakkoluulot ovat edelleen vahva osa nykykulttuuria (Chapron ym., 2014) etenkin maaseudulla, jossa ihmiset elävät lähempänä sutta (Chapron ym., 2014; Liberg ym., 2020). Kasvavat susipopulaatiot ovat usein poliittisen väittelyn aihe (Epstein, 2017). Vaikka susi nähdään globaalisti hyväksyttynä ja suojelun arvoisena lajina, paikallisesti siihen suhtaudutaan usein hyvin negatiivisesti (Suutarinen & Kojola, 2017). Suurimpia syitä suden kohtaamiin ennakkoluuloihin on sen aiheuttama turvattomuuden tunne ja metsästyskoiravahingot (MMM, 2019) sekä sen aiheuttamat tuotantoeläinvahingot (Liberg ym., 2012, 2020).

Susi on nykyisin suojeltu laji sekä Euroopassa että Yhdysvalloissa. Euroopassa se on Euroopan unionin luontodirektiivin suojelun alainen, ja Yhdysvalloissa Endangered Species Act:in (ESA) suojelema (Epstein, 2017). Suden metsästys on siis sallittua ainoastaan luvanvaraisesti. Tämän seurauksena susipopulaatiot kasvaneet Euroopassa (Chapron ym., 2014; Kojola ym., 2006) ja eri osissa Amerikkaa (Cubaynes ym., 2014; Jimenez ym., 2017; Barber-Meyer ym., 2021) vuosituhannen vaihteen jälkeen huomattavasti, kun sudet ovat tiukentuneen suojelun myötä lisääntyneet ja levittäytyneet takaisin vanhoille elinalueilleen. Suomen susipopulaatio on kuitenkin edelleen verrattain pieni (MMM, 2019), ja susi on Suomessa määritelty erittäin uhanalaiseksi. Venäjän populaation läheisyys on ainoa syy, miksi sudelle ei ole Suomessa annettu äärimmäisen uhanalaisen lajin määritystä (Jansson ym., 2012).

Pienetkin susipopulaatiot tarvitsevat laajan elinalueen, mikä aiheuttaa lisää suojelullisia haasteita. Suden suojelutyön yksi suuri kysymys on, onko suden kaltaiselle eläimelle tarjota tarpeeksi tilaa niin, että populaatiot pysyisivät elinvoimaisina (Chapron ym., 2014).

4. Suden kuolevuus

Suden kuolevuutta on tutkittu useasta eri näkökulmasta. Lähes kaikkialla ihminen aiheuttaa eniten susikuolemia (Smith ym., 2010; Suutarinen & Kojola, 2017; Hebblewhite & Whittington, 2020; Liberg ym., 2020; Barber-Meyer ym., 2021). Etenkin Euroopassa susi elää käytännössä aina elinympäristöissä, joissa ihminen on läsnä (Chapron ym., 2014; Liberg ym., 2020), mikä lisää ihmisen ja suden välisiä konflikteja.

Susien kuolevuus kategorisoidaan pääsääntöisesti kolmeen eri ryhmään; luonnollisiin kuolemiin, ihmisen aiheuttamiin kuolemiin, ja tuntemattomiin kuolinsyihin (Suutarinen & Kojola, 2017; Barber-Meyer ym., 2021). Luonnollisiin syihin lasketaan lajinsisäinen aggressio, nälkiintyminen, sairaudet ja muut luonnolliset (esimerkiksi muiden lajien aiheuttamat) kuolemat. Ihmisen aiheuttamia kuolinsyitä ovat lailliset tapot, liikenteen aiheuttamat kuolemat sekä laittomat tapot. Muiden lajien aiheuttamat kuolemat ovat yleensä tapauksia, joissa susi on tullut metsästäessään saaliseläimen, kuten hirven, tappamaksi (Mörner ym., 2005; Suutarinen & Kojola, 2017).

On vielä epäselvää, onko ihmisten aiheuttama kuolevuus susissa additiivista, superadditiivista vai kompensoivaa (Chapron & Treves, 2016). Tähän vaikuttaa osin se, että kuolleiden susien roolilla (ovatko ne lisääntyviä vai ei-lisääntyviä yksilöitä ja ovatko ne osa laumaa vai vaeltajia) on vaikutusta siihen, miten suuri vaikutus niiden kuolemalla on (Cubaynes ym., 2014). Lisääntyvien yksilöiden kuolema vaikuttaa populaation kasvuvauhtiin (Suutarinen, 2019), ja niiden menetyksen todellinen vaikutus näkyy populaatiossa vasta seuraavina vuosina (Barber-Meyer ym., 2021).

Aikuisten susien eloonjäämisennuste vaihtelee vähemmän kuin nuorien yksilöiden. Aikuisten eloonjäämisasteen vaihtelulla on myös suhteettoman suuri vaikutus suden populaatiodynamiikkaan (Barber-Meyer ym., 2021). Susilaumaa johtaa yksi lisääntyvä pari, ja toisen tai molempien laumanjohtajien kuolema voi johtaa lauman saalistusmenestyksen heikkenemiseen ja jopa lauman hajoamiseen (Suutarinen & Kojola, 2017).

Vuodenajalla on merkitystä aikuisten susien selviytyvyyteen (Suutarinen & Kojola, 2017; Barber-Meyer ym., 2021). Kun suden kannanhoidollinen metsästys sallitaan, se tapahtuu talvikaudella (MMM, 2019; Hebblewhite & Whittington, 2020), jotta metsästys ei häiritse

lisääntymiskautta (MMM, 2019). Lumipeitteen aikaan suden jäljitys on helpompaa (Mykrä & Pohja-Mykrä, 2015), mikä lisää myös susien laittomia kaatojen määrää talviaikaan (Suutarinen & Kojola, 2017). Nämä tekijät laskevat suden selviytyvyyttä talvella.

Luonnossa kuolevia susia, joilla ei ole GPS-pantaa voi olla vaikea havaita, jolloin niiden kuolinsyy jää selvittämättä (Suutarinen, 2019). Pantasusien tapauksessa kuolinsyy selvitys on helpompaa, jos panta on edelleen toiminnassa suden kuoltua. Olosuhteista riippuen pannan signaalin katoamisen yhteydessä on syytä epäillä salametsästystä (Liberg ym., 2012).

4.1. Ihminen on sudelle susi

Ihminen hallitsee suden kuolinsyytilastoja (Mörner ym., 2005; Smith ym., 2010; Liberg ym., 2012, 2020; Suutarinen & Kojola, 2017; Barber-Meyer ym., 2021). Ihminen valtaa jatkuvasti lisää tilaa ja vaatii entistä enemmän resursseja maailmasta (Chapron ym., 2014), ja suden tehtäväksi jää sopeutua ympäristöön, jossa siihen suhtaudutaan jopa vihamielisesti (Mykrä & Pohja-Mykrä, 2015; Suutarinen & Kojola, 2017; Liberg ym., 2020).

Eniten ihminen aiheuttaa susille kuolemia on tappamalla niitä sekä laittomasti että laillisesti. Liikenteen kanssa tapahtuneista törmäyksistä johtuvat kuolemat ovat myös yleisiä. Susi elää etenkin Euroopassa varsin pirstaloituneessa ympäristössä, ja lähellä ihmistä (Chapron ym., 2014) johtuen siitä, että suurin osa Euroopan suojelluista alueista on niin pieniä, että susilaumoja mahtuisi niille vain muutamia. Ihmisen aiheuttamien kuolemien määrä on ihmisen lähellä elävässä susipopulaatiossa suurempi verrattuna populaatioihin, jotka elävät syrjäisemmillä seuduilla (Smith ym., 2010; Barber-Meyer ym., 2021).

Sen aiheuttamien tuotantoeläinvahinkojen takia sutta on pidetty ja osittain edelleen pidetään haittaeläimenä, jota nähtäisiin luonnossa mielellään mahdollisimman vähän. Metsästäjälle susi on kilpailija hirvimetsällä (Liberg ym., 2012; Suutarinen, 2019), ja se aiheuttaa harmia myös metsästyskoiravahinkoina Suomessa ja Ruotsissa, jossa metsästyksen osana on usein vapaana työskentelevä koira (MMM, 2019).

Susi on suurpedoista ehkä kiistanalaisin, vaikka sen aiheuttamat koti- ja tuotantoeläinvahingot eivät rahallisesti ole suurimmat (MMM, 2019). Eikä susiviha ole vain viime vuosikymmenten populaatioiden kasvun (Chapron ym., 2014) aiheuttamaa, vaan sutta on vainottu jo pitkään. Suomessa kaadetuista suurpedoista maksettiin palkkio 1600-luvun

puolivälistä 1900-luvun loppupuolelle asti (Mykrä & Pohja-Mykrä, 2015). Kun ilveksen, karhun ja ahman kaatojen määrä riippui palkkion suuruudesta, sutta kaadettiin samalla innolla, oli palkkio mikä tahansa.

4.2. Suden laillinen metsästys

Susi on Euroopassa ja Yhdysvalloissa suojeltu laji, ja sen metsästys on luvanvaraista (Epstein, 2017). Kannanhoidollista metsästystä on harjoitettu ylempien tahojen (ESA, EU) asettamasta suden suojelustatuksesta huolimatta (MMM, 2019; Liberg ym., 2020; Barber-Meyer ym., 2021). Poikkeuslupia suurpedoista myönnetään tilanteissa, joissa ne ovat aiheuttaneet tuotantoeläinvahinkoja tai liikkuvat liian rohkeasti lähellä ihmisasutusta (MMM, 2019).

Riistalajeja metsästäessä kannat pyritään pitämään riittoisina, jotta saalista saa seuraavinakin vuosina, mutta suurpetojen metsästyksen tavoitteena on pitää kannat alhaisina (Suutarinen, 2019). Lisäksi halutaan ottaa susialueilla elävien ihmisten tarpeet ja huolet huomioon, ja lisätä suden hyväksyntää (MMM, 2019). Arviot siitä, paljonko susia pystyy populaatiosta metsästämään ilman, että populaation koko pienenee, vaihtelee 30–70 prosentin välillä (Suutarinen, 2019) riippuen populaation pentutuotosta. Suuret ja yhtenäiset populaatiot pystyvät toipumaan paremmin populaatioon kohdistuvasta metsästyspaineesta (Hebblewhite & Whittington, 2020).

Laillisen metsästyksen sallimista salametsästyksen vähentämisen keinona on ehdotettu sekä Euroopassa että Yhdysvalloissa (Epstein, 2017), mutta tulokset ovat olleet ristiriitaisia. Suomessa suden laillisen kannanhoidollisen metsästyksen salliminen näytti vähentävän salametsästystä ennen kokeilua ja sen aikana (Suutarinen & Kojola, 2017) mutta se ei kuitenkaan poistanut kansaan juurtunutta alhaista susitoleranssia. Vuosia, jolloin populaatio kasvoi, seurasi usein lisääntynyt salametsästys. Todennäköisyys salametsästykselle väheni, jos lähialueella oli laillisesti ammuttu susi kuluneella metsästyskaudella (Suutarinen, 2019).

Minnesotassa tehdyssä tutkimuksessa laillisen metsästyksen päättymistä seurasi muutaman vuoden jakso, jolloin laittomien kaatojen luvut nousivat korkeammiksi (Barber-Meyer ym., 2021). Wisconsinissa ja Michiganissa tehdyssä tutkimuksessa todettiin, että kun sudenmetsästykselle näytettiin vihreää valoa osavaltioissa, susipopulaatioiden kasvu hidastui riippumatta siitä, myönnettiinkö kaatolupia (Chapron & Treves, 2016). Skandinavian

populaatiosta Ruotsissa tehdyssä tutkimuksessa laillisilla kaatoluvilla näytti olevan vain vähäinen negatiivinen vaikutus salametsästystapausten määrään (Liberg ym., 2020).

Ihmisten taipumus tappaa susia laittomasti näyttäisi olevan enemmän sidoksissa populaatiokokoon kuin laillisen metsästyksen määrään (Liberg ym., 2020; Suutarinen & Kojola, 2017). Susien laillisella metsästyksellä voi olla salametsästystapauksia vähentävä vaikutus (Suutarinen, 2019), mutta lähtökohtaisesti suden salametsästyksessä on kyse ihmisten alhaisesta susitoleranssista (Suutarinen & Kojola, 2017), eikä se korjaannu, vaikka susia saisi laillisesti tappa. Chapron & Treves totesivat tutkimuksessaan (2016), että suden kannanhoidollisen metsästyksen salliminen voi jopa antaa ihmisille viestin siitä, että susi ei ole enää suojelun arvoinen.

4.3. Suden salametsästys

Kun katsoo tutkimuksia, joissa susien kuolinsyitä on selvitetty (Suutarinen & Kojola, 2017; Liberg ym., 2020; Barber-Meyer ym., 2021), huomio kiinnittyy väistämättä salametsästyksen osuuteen susien kuolinsyynä. Salametsästystä on usein vaikea todistaa sataprosenttisesti koska sen harjoittajat eivät halua jäädä kiinni laittomasta toiminnastaan, ja tuhoavat todisteet parhaansa mukaan (Suutarinen & Kojola, 2017; Liberg ym., 2020). Silti se on todistetusti iso osa populaatioiden kuolleisuutta useissa ihmisen läheisyydessä elävissä populaatioissa.

Salametsästyksen piilotetusta luonteesta johtuen sen aiheuttamien kuolemien tutkiminen on haastavaa (Liberg ym., 2012, 2020; Suutarinen & Kojola, 2017), ja usein salametsästystapausten toteamiseen liittyy epäsuoria keinoja, kuten suullisen tiedon keräämistä (Suutarinen & Kojola, 2017) ja muiden mahdollisten kuolinsyiden poissulkemista (Liberg ym., 2012, 2020). Luotettavin työkalu salametsästystapausten selvittämisessä on pantasusien seuranta (Liberg ym., 2012).

Suomessa pantasusista tehdyssä tutkimuksessa (Suutarinen & Kojola, 2017) todettiin, että jopa 40 % kaikista vuosien 1998 ja 2014 välillä pannalla varustetusta sudesta joutui laittomasti tapetuksi. Laittomat tapot aiheuttivat 57 % kaikista pantasusien kuolemista. Pantasusien riski joutua laittomasti tapetuksi oli suurempi verrattuna koko populaatioon.

Myös laillisten tappojen suhteellinen määrä oli pantasusissa suurempi verrattuna laillisten tappojen määrään koko populaatiossa.

Luontovarakeskus (Luke) on vuosien 1998–2016 välillä tehty ruumiinavaukset 506:lle Luke:lle toimitetulle sudelle (Suutarinen & Kojola, 2017). Näissä susissa salametsästyksen aiheuttamia kuolemia todettiin vähemmän, mutta se ei ole yllättävää, kun kyseessä oli viranomaisille toimitettuja eläimiä. Suurin osa (78 %) Luke:n tutkimista susista oli laillisesti tapettuja, ja niiden määrä laittomiin tappoihin verrattuna oli suhteettoman suuri. Laittomien tappojen määrä oli 3 %, mikä on pantasusissa samalla aikavälillä havaittuihin lukuihin verrattuna alhainen.

Skandinavian susipopulaation Ruotsin alueella olevasta osasta on kaksi tutkimusta, joissa selvitetään Skandinavian susien salametsästystapauksia (Liberg ym., 2012, 2020).

Molemmissa tutkimuksissa keskityttiin erityisesti selvittämään todennäköisyyttä sille, että kadonneet sudet olisivat joutuneet salametsästyksen uhreiksi. Kadonneet sudet ovat tässä tapauksessa susia, joiden radiolähetimet selittämättömästi lakkasivat toimimasta ennen aikojaan, ja joita ei enää havaittu populaation alueella.

Vuosien 1998 ja 2009 välillä Ruotsissa pannalla varustetuista susista (n=104) 26 kuoli tutkimuksen (Liberg ym., 2012) aikana. Vahvistettujen kuolemien lisäksi oli tapauksia, jotka määritettiin 'kryptiseksi salametsästykseksi', koska suden kuolemaa ei voitu todistaa eikä kuolinsyytä näin ollen selvittää. Jotta susi voitiin määritellä kryptisesti salametsästetyksi, sen pantasignaalin täytyi hävitä ilman ennakkovaroitusta (akkua vielä jäljellä) eikä sudesta enää tehty DNA- tai näköhavaintoja sen tiedetyllä reviirillä, tai jos tiedettiin, että suden pannan radiosignaalin menetykseen liittyi viranomaisten vahvistamaa tietoa siitä, että susien salametsästystä oli syytä epäillä. Vahvistetut salametsästystapaukset (n= 5) ja kryptiset salametsästystapaukset (n= 18) aiheuttivat yli puolet tutkimusaikavälin pantasusikuolemista (21 muista syistä johtunutta kuolemaa), ja valtaosa salametsästystapauksista oli kryptisiä.

Vuosien 2001 ja 2014 välillä Ruotsissa seuratuista 444:stä pariutuneesta ja vakiintuneella reviirillä elävästä sudesta 189 katosi ilman, että niistä enää tehtiin havaintoja Ruotsissa tai Norjassa (Liberg ym., 2020). Skandinavian populaatio on hyvin isoiloitunut Suomen ja Venäjän susipopulaatioista (Jansson ym., 2012; Liberg ym., 2012), joten migraatio poissuljettiin vaihtoehtona katoamiselle (Liberg ym., 2020). Myös virhelaskennat,

nälkäkuolemat tai intraspesifiset konfliktit olivat epätodennäköinen syy selittämään katoamisten määrää, vaikka populaatio kasvoi tutkimuksen aikana. Susipopulaation kasvun on muuallakin osoitettu lisäävän salametsästyksen määrää (Suutarinen & Kojola, 2017), ja kun pantasusien luonnollisten kuolemien määrä ei muuttunut (Liberg ym., 2020) pääteltiin, että valtaosa katoamisista selittyi todennäköisesti salametsästyksellä.

Kadonneita pantasusia on ollut myös muissa tutkimuksissa (Smith ym., 2010; Cubaynes ym., 2014; Barber-Meyer ym., 2021), mutta niissä ei ole tutkittu mahdollisia syitä katoamisille, ja siten salametsästyksen vaikutusta populaatioihin on saatettu aliarvioida (Liberg ym., 2020).

Salametsästyksen on osoitettu olevan populaation kasvua rajoittava tekijä (Liberg ym., 2012; Chapron & Treves, 2016; Suutarinen & Kojola, 2017). Skandinavian susipopulaation koko oli vuonna 2009 noin 260 yksilöä. Ilman salametsästystä populaation koko olisi voinut olla nelinkertainen (Liberg ym., 2012). Erityisesti aikuiset sudet ovat salametsästyksen kohteita (Suutarinen, 2019), mikä vaikuttaa populaation rakenteeseen hajottamalla laumoja ja vähentämällä pentutuottoa.

Salametsästys on aina rikos, mutta se tapahtuu usein kaukana asutuksesta (Suutarinen, 2019), joten kiinnijäämisen riski on pieni. Laitonta tappamista harjoittavat myös pyrkivät hävittämään todisteet tuhoamalla mahdolliset radiolähtimet ja hävittämällä ruumiin (Liberg ym., 2012). Kaikki salametsästysyritykset eivät myöskään aina tuota tulosta, ja muista syistä kuolleiden susien kuolinsyytutkimusten yhteydessä on löydetty jälkiä aiemmista yrityksistä tappaen susi laittomasti (Suutarinen & Kojola, 2017).

Salametsästyksen syitä ovat negatiivisen suhtautumisen lisäksi halu protestoida suden suojelua vastaan (Liberg ym., 2020), turhautuminen muuttuvista mahdollisuuksista suden lailliseen metsästyksen (Chapron & Treves, 2016) tai susi vain sattuu kohdalle muuta riistaa metsästäessä (Barber-Meyer ym., 2021).

4.5. Susi ja villi luonto

Alueilla, joissa susi on kauempana ihmisistä, ja joissa populaatio on ehtinyt kasvaa ja vakiintua, luonnollisten kuolemien määrä nousee korkeammaksi (Barber-Meyer ym., 2021). Useat toipuvat susipopulaatiot elävät alueilla, joissa ihminen on lähempänä, joten niissä

ihmisistä johtuva kuolevuus on korkeampaa eivätkä populaationsisäiset säätelymekanismit ole tarpeellisia (Cubaynes ym., 2014).

Koskemattoman erämaaluonnon merkitystä suden eloonjäämisen todennäköisyydelle on tutkittu Yhdysvaltojen Minnesotassa (Barber-Meyer ym., 2021). Tutkimusalueena toimi Superior National Forest (SNF), joka pystyttiin jakamaan kahteen alueeseen: koskemattomaan erämaaluontoon, ja ei-erämaaluontoon. SNF:n erämaa-alueella ei ole minkäänlaisia teitä, siellä ei saa liikkua motorisoiduilla kulkuneuvoilla, ja sinne pääsee vain rajoitetusti luvan kanssa. Ei-erämaaluontoalueella ei ole kyliä tai maataloutta eikä karjataloutta, mutta osassa sitä on päällystettyjä ja päällystämättömiä teitä, eikä siellä liikkuminen ole rajoitettua. Tutkimusjakso oli vuosien 1968 ja 2017 välillä, ja sinä aikana pannaotettiin 690 sutta.

Susien selviämistäasteella ja kuolinsyillä oli eroja erämaasusien ja ei-erämaasusien välillä. Erämaassa elävien susien eloonjäämistaste oli korkeampi, ja niitä kuoli enemmän luonnollisiin syihin (47 %) kuin ihmisen aiheuttamiin (25 %). Ei-erämaasusilla ihmisten aiheuttamia kuolemia oli enemmän (45 %) kuin luonnollisia (35 %). Ero ihmisen aiheuttamien kuolemien määrässä korostui etenkin ajanjaksolla, jolloin laillinen metsästys sallittiin alueella. Havaittiin myös, että laittomien tappojen määrä nousi molemmissa susiryhmissä sen jälkeen, kun laillinen metsästys lopetettiin.

Samanlaisia havaintoja erämaan tärkeydestä suden selviämismahdollisuuksille on tehty Kanadassa (Hebblewhite & Whittington, 2020) ja Kalliovuorten pohjoisosissa (Smith ym., 2010). Molemmissa tutkimuksissa todettiin, että susien riski kuolla oli pienempi kansallispuistoissa ja erämaa-alueilla kuin niiden ulkopuolella. On myös havaittu, että kun susi kulkee luonnossa metsäteillä, se lisää sen riskiä joutua salametsästyksen uhriksi (Suutarinen, 2019).

4.6. Intraspesifinen aggressio

Koska susien kuolevuutta tutkivien tutkimusten susipopulaatiot usein ovat toipuvia, edelleen levittäytyviä populaatioita alueilla, joilla tila- ja ruokaresurssit ovat olleet enemmän kuin riittäviä, tiheysriippuvuus ei ole ollut merkittävä tekijä (Cubaynes ym., 2014; Liberg ym., 2020). Lajinsisäisistä konflikteista johtuvia kuolemia esiintyy jonkun verran kaikissa

susipopulaatioissa (Smith ym., 2010; Suutarinen & Kojola, 2017; Barber-Meyer ym., 2021), mutta se ei toipuvissa populaatioissa ole tiheysriippuvaista. Lajinsisäisestä aggressiosta johtuvien kuolemien vähyyks on toipuville populaatioille hyvin yleistä (Hebblewhite & Whittington, 2020).

Cubaynes ym. (2014) tutki Yellowstonen kansallispuistossa populaatiotiheydestä johtuvaa intraspesifistä aggressiota, ja sen vaikutusta suden selviytyvyyteen. Lisäksi tutkittiin populaation rakenteen, talven ankaruuden ja riistan määrän ja riistan populaation rakenteen vaikutusta suden selviytyvyyteen iästä riippuen. Tutkimusta varten kansallispuiston alueelta rajattiin kaksi aluetta; pohjoisella alueella riistaa oli saatavilla runsaasti, ja kansallispuiston keskialueilla riistaa oli saatavilla niukasti. Riistan runsautta mitattiin saksanhirven (*Cervus elaphus*) populaatiotiheydellä ja populaation rakenteella. Tutkimusdataa oli 13 vuodelta ja 280 pantasudesta.

Tutkimuksen aikana joulukuussa laskettu pohjoisalueen susitiheys nousi 42 sudesta 1000 neliökilometrillä korkeimmillaan jopa 98 suteen 1000 neliökilometrillä, ja laski lopulta takaisin 40 suteen 1000 neliökilometrillä. Susitiheyden keskiarvo tutkimuksen aikana oli pohjoisalueilla 65 suttu 1000 neliökilometrillä.

Kansallispuiston pohjoisalueella saksanhirvien määrä pysyi runsaana koko tutkimuksen ajan, eikä se missään vaiheessa ollut susipopulaatiota rajoittava tekijä. Vaikka susien reviirikoko pienenee, kun ruokaa on saatavilla runsaasti, pohjoisilla alueilla tilasta tuli lopulta rajoittava tekijä. Susitiheyden kasvaessa laumojen välisten konfliktien määrä kasvoi ja susien aiheuttamat susikuolemat lisääntyivät, ja aikuisten eloonjäämisaste laski. Se oli alhaisimmillaan kymmenen prosenttiyksikköä alempi kuin vuosittainen koko kansallispuiston eloonjäämisaste, joka oli 80 %. Pohjoisella alueella laajinsisäiset konfliktit aiheuttivat suurimman osan (41 %) kuolemista.

Kansallispuiston keskialueella, jossa riistaa oli niukasti, susitiheys pysyi alhaisempana, alle 10 sudessa 1000 neliökilometrillä. Alhainen susitiheys vähentää laumojen välisiä kohtaamisia, ja siten intraspesifistä aggressiota. Aikuisten susien selviytymisaste ei ollut tiheysriippuvainen kansallispuiston keskialueella. Suurin kuolinsyy oli tuntematon luonnollinen (24 %).

Vuoden ikäisten ja aikuisten susien selviämistasasteessa ei ollut eroja, mutta yli kuusivuotiaiden susien selviytymistasaste oli alhaisempi. Sukupuolten välillä ei ollut eroa. Talvella tai riistan populaatiorakenteella ei havaittu olevan vaikutusta eloonjäämistasteeseen.

Intraspesifisen aggression lisääntyminen lisää erityisesti aikuisten susien kuolemia (Cubaynes ym., 2014; Barber-Meyer ym., 2021), koska laumojen välisissä konfliktitilanteissa aikuiset ovat todennäköisemmin nuorempia yksilöitä aggressiivisempia (Cubaynes ym., 2014).

Vastaavaa tutkimusdataa ei muualta juuri ole, mutta tämän tutkimuksen perusteella on selvää, että alueilla, joilla sudella on runsaasti ravintoa ja joilla populaatio saa kasvaa, tiheysriippuvuudesta johtuva lajinsisäinen aggressiivisuus voi potentiaalisesti olla populaationkasvua rajoittava tekijä. Useissa paikoissa suden populaatiokoon kasvaessa ihmisten sudensietokyvyn raja tulee vastaan ensin, ja muun muassa salametsästyksen takia susipopulaatiot eivät pääse kasvamaan niin suuriksi, että populaationtiheydellä olisi merkittävää vaikutusta susien kuolleisuuteen (Liberg ym., 2020).

4.7. Suden taudit ja sairaudet

Susilla esiintyy tarttuvia tauteja, kuten vesikauhua, koiraeläinten parvovirusta, leptospiroosia, penikkatautia ja kapia (Mörner ym., 2005). Nämä voivat johtaa kuolemaan, vaikka ainakin Ruotsin populaatiossa niitä kapia lukuun ottamatta on havaittu vähän. Suomessa vuosina 1998–2014 tutkituista kuolleista susista tappavia tauteja ei löydetty (Suutarinen & Kojola, 2017), mutta kapia Suomen susilla esiintyy (MMM, 2019). Vesikauhua Suomessa ei ole esiintynyt vuoden 1991 jälkeen, vaikka Venäjän alueella sitä esiintyy.

Sairaudet ja nälkiintyminen aiheuttavat kuolemia enemmän nuorissa kuin aikuisissa susissa (Cubaynes ym., 2014), ja etenkin vastasyntyneiden pentujen riski kuolla tauteihin on suuri (Heikkinen ym., 2021). Nälkiintymisen aiheuttamia kuolemia on yleensä vähemmän talvella, koska silloin suden riista on haavoittuvaisempaa (Cubaynes ym., 2014).

Sukusiitosdepressio voi aiheuttaa susissa luuston epämuodostumia, ja se vähentää pentujen selviytyvyyttä ja pienentää pentuekokoja (Jansson ym., 2012; Suutarinen, 2019).

Sukusiitoksen lisääntyminen on riskinä etenkin pienissä populaatioissa, kuten isoloituneessa Skandinavian populaatiossa.

5. Susi nykymaailmassa

Vuonna 2014 tehdyssä tutkimuksessa (Chapron ym., 2014) susia oli Euroopassa 28:ssa eri maassa, ja ne voitiin jakaa karkeasti kymmeneen eri populaatioon. Susien määrä koko Euroopassa oli reilu 11 000 yksilöä. Se on Euroopan suurpedoista toiseksi yleisin (ruskeakarhu, *Ursus arctos*, on yleisin). Susi on kuitenkin sopeutunut parhaiten elämään ihmisen muokkaamassa ja dominoimassa elinympäristössä, kun taas karhut elävät enemmän syrjäseuduilla.

Yhdysvalloissa susia oli vuoden 2014 laskelmien mukaan noin 5 500. Tämä on puolet vähemmän kuin Euroopassa, vaikka Euroopan pinta-ala on pienempi ja väestötiheys korkeampi (Chapron ym., 2014). Laskelmissa ei huomioitu Venäjän aluetta tai susipopulaatiota osaksi Eurooppaa, eikä Alaskan aluetta tai susipopulaatiota osaksi Yhdysvaltoja.

Susipopulaatiot ovat monin paikoin toipuneet sen jälkeen, kun ne metsästettiin lähes olemattomiin 1900-luvulla osista Yhdysvaltoja ja Eurooppaa (Mörner ym., 2005; Smith ym., 2010; Liberg ym., 2012; Chapron ym., 2014; Cubaynes ym., 2014), mutta ne ovat edelleen ihmisen toiminnan rajoittamia. Pienten ja erityisesti isoituneiden populaatioiden ongelmana on geneettisen diversiteetin väheneminen (Jansson ym., 2012; Liberg ym., 2012) ja siitä aiheutuvat ongelmat, kuten sukusiitosdepressio (Suutarinen, 2019).

5.1. Susi Suomessa

Luke:n viimeisimmän susikanta-arvion mukaan Suomen susikanta on tällä hetkellä suurimmillaan vuoden 1990-luvulla alkaneiden laskentojen aikana (Heikkinen ym., 2021). Ennusteen mukaan vuoden 2022 maaliskuun susikanta on 53–83 laumaa ja paria, ja 209–366 yksilöä. Lähelläkään arvioita historiallisista lukemista ei vielä olla, sillä laskennallisen arvion mukaan Suomen susipopulaatio olisi 1800-luvun lopulla ollut noin 1000 yksilöä (Mykrä & Pohja-Mykrä, 2015). Vuosituhannen vaihteen jälkeen Suomen susikanta on vaihdellut, mutta vuoden 2017 jälkeen se on kasvanut yhtäjaksoisesti (Heikkinen ym., 2021).

Suomen susipopulaatio on yhteyksissä Venäjän populaatioon (Jansson ym., 2012) ja maiden rajalla on laumoja ja pareja, jotka elävät rajan molemmin puolin (Heikkinen ym., 2021). Kun susikanta elpyi Suomessa sen hävittämisen jälkeen, se palasi alueelle nimenomaan itärajan

kautta (Jansson ym., 2012; Heikkinen ym., 2021). Suomen populaation painopiste oli pitkään Itä-Suomessa, mutta nykyisin susia on paljon myös Länsi-Suomessa (Heikkinen ym., 2021).

Itä-Suomessa susien reviierejä on eniten Kainuussa, Pohjois-Savossa ja Pohjois-Karjalassa. Länsi-Suomessa susia on eniten Pohjois-Pohjanmaalla, Etelä-Pohjanmaalla ja Varsinais-Suomessa. Järvi-Suomesta ei susireviirejä löydy. Myös Lapin poronhoitoalueelta susi puuttuu Suomessa käytännössä lähes kokonaan, koska niiden aiheuttamien porovahinkojen takia vahinkoperusteisia poikkeuslupia myönnetään sinne herkästi. Esimerkiksi elokuun 2020 ja maaliskuun 2021 välillä poronhoitoalueelle myönnettiin 17 vahinkoperusteista poikkeuslupaa, kun samalla aikavälillä muualle Suomeen myönnettiin 2 vahinkoperusteista poikkeuslupaa (Heikkinen ym., 2021). Poikkeusluvilla pyritään estämään susia perustamasta pysyviä reviierejä poronhoitoalueelle (MMM, 2019). Susien aiheuttamat porovahingot ovat jo nyt mittavia, ja jos suden annetaan lisääntyä poronhoitoalueella, vahingot lisääntyisivät entisestään.

Vuonna 2014 tehdyn tutkimuksen mukaan Suomen susipopulaation geneettinen diversiteetti oli korkea populaation kokoon nähden (Jansson ym., 2012), eikä sukusiitosdepression merkkejä ollut havaittavissa. Läheisen, mutta isoituneen Skandinavian susipopulaation tilanne on geneettisesti heikompi (Suutarinen, 2019; Liberg ym., 2020). Skandinavian ja Suomen populaatioiden eristys toisistaan johtuu Suomen ja Ruotsin poronhoitoalueista, jotka estävät susia liikkumasta populaatiosta toiseen vapaasti (MMM, 2019). Molempien populaatioiden vaeltajista on tehty havaintoja poronhoitoalueilla vaelluksella toista populaatiota kohti, mutta valtaosa näistä susista päättyy poikkeusluvalla tapetuiksi.

Yhteydet Venäjän populaatioon ovat paremmat, ja sitä kautta Suomen susipopulaatio saa lisää geneettistä variaatiota (Jansson ym., 2012), vaikka geenivirta Suomen ja Venäjän populaatioiden välillä onkin heikentynyt (Jansson ym., 2012; MMM, 2019). Suomen populaatio on suhteellisen pieni (MMM, 2019), ja siksi sen elinvoimaisuuden kannalta onkin tärkeää, että siihen saapuu uusia yksilöitä populaation ulkopuolelta (Jansson ym., 2012). Suomen populaation kohdalla immigraation määrä riippuu pitkälti Venäjän susipopulaation koosta, ja etenkin siitä miten paljon susia on Karjalassa.

6. Lopuksi

Susi on eläin, joka selvästi aiheuttaa tunteita sekä puolesta että vastaan (Chapron ym., 2014). Se on sopeutunut muita suurpetoja paremmin elämään ihmisen läheisyydessä, mikä voi lisätä siihen liittyviä negatiivisia tunteita. Susi ei ole hyökännyt ihmisen kimppuun esimerkiksi Suomessa yli 130 vuoteen (Suutarinen & Kojola, 2017), mutta susi aiheuttaa silti pelkoa ihmisissä (MMM, 2019).

Suurpetona susi on ekologisesti merkittävä eliö, joka muokkaa huomattavasti elinympäristöään (Hebblewhite & Whittington, 2020) kontrolloimalla riistan, kuten hirvien, määrää. Se kuitenkin aiheuttaa konflikteja joko tuotantoeläimiä tappamalla tai ihmisten ennakkoluulojen takia (Suutarinen & Kojola, 2017). Tämä tekee siitä haastavan suojelukohteen; tietyt tahot eivät yksinkertaisesti halua suojella petoeläintä, joka nähdään kilpailijana ja uhkana. Suden suojelu on kuitenkin tärkeää biodiversiteetin suojelun kannalta (Hebblewhite & Whittington, 2020).

Susien määrä säätelee hirvikantaa, ja hirvikannan hoitoa suunniteltaessa sudet ja muut suurpedot on otettava huomioon (MMM, 2019). Tämän takia olisi hyvä ymmärtää salametsästyksen todellista määrää susikannassa. Salametsästyksen kitkeminen aikaansaisi sen, että susikanta pystyttäisiin pitämään vakaampana (Suutarinen, 2019).

Populaatioiden kuolevuutta ja syntyvyyttä on tärkeä selvittää, jotta voidaan tehdä oikeita päätöksiä suden suojelun suhteen (Cubaynes ym., 2014; Barber-Meyer ym., 2021). Näiden arviointi vaikeutuu populaatioissa, joissa salametsästyksen riski on korkea (Suutarinen & Kojola, 2017). Salametsästyksen määrä ei ole aina sama, vaan se vaihtelee vuodesta toiseen. Jos suden kannanhoidollista metsästystä suunnitellaan pelkät lailliset tapot huomioon ottaen, on vaarana, että lupia myönnetään liikaa ja susikanta pienenee enemmän kuin on tarkoitettu. Oikeanlainen kannanhoito on tärkeää, jotta populaatiot pysyvät elinvoimaisina (Cubaynes ym., 2014; Suutarinen, 2019) ja tarpeeksi suurina, jotta niiden vaikutus elinympäristöön pysyy merkittävänä (Hebblewhite & Whittington, 2020).

Populaatiokoon ja salametsästyksen suhteesta tarvitaan lisää tutkimusta, jotta voitaisiin tehdä parempia arvioita suden kannanhoidon tarpeista (Suutarinen, 2019). Suomessa ja Ruotsissa (jossa kannanhoidollinen metsästys on ollut sallittua vuodesta 2010 lähtien (Liberg

ym., 2020)) kannanhoidossa on pyritty erityisesti helpottamaan ihmisen ja suden välistä konfliktia. Salametsästyksen vähentämisessä tärkeässä roolissa on paikallisten metsästäjien mielipiteiden muuttaminen susipositiivisempaan suuntaan. Suurin osa metsästäjistä asuu maaseudulla, missä sudetkin ovat (Suutarinen & Kojola, 2017), ja siellä susi koetaan suurimpana riesana. Esimerkiksi Norjan maaseuduilla salametsästyksen suhtaudutaan myönteisesti (Chapron ym., 2014).

Suden kuolevuudesta ja populaatioiden kasvusta puhuttaessa on tärkeä puhua salametsästyksestä, koska sen vaikutus populaatioihin on niin suuri. Suden luonnollinen kuolevuus on ihmisen aiheuttamaan kuolevuuteen verrattuna pieni ihmisen häiritsemissä populaatioissa, koska susikanta ei pääse kasvamaan niin suureksi, että ympäristön kantokyky tulisi vastaan. Ihmisen hallitsemassa maailmassa suden on kuitenkin elettävä siellä, missä sen sallitaan. Suojeltuja alueita, joilla susipopulaatio voisi kasvaa vapaasti ilman että se häiritsee ihmistä, on etenkin Euroopassa hyvin vähän (Chapron ym., 2014). Elinvoimaiset lähdepopulaatiot suojeltujen alueiden sisällä ovat tärkeitä populaatioille, jotka kärsivät korkeammasta kuolleisuudesta (Jimenez ym., 2017), ja siten tärkeitä suden suojelulle.

Lähdeluettelo

- Barber-Meyer, S. M., Wheeldon, T. J., & Mech, L. D. (2021). The importance of wilderness to wolf (*Canis lupus*) survival and cause-specific mortality over 50 years. *Biological Conservation*, 258. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2021.109145>
- Chapron, G., Kaczensky, P., Linnell, J. D. C., von Arx, M., Huber, D., Andrén, H., López-Bao, J. V., Adamec, M., Álvares, F., Anders, O., Balčiauskas, L., Balys, V., Bedó, P., Bego, F., Blanco, J. C., Breitenmoser, U., Brøseth, H., Bufka, L., Bunikyte, R., ... Boitani, L. (2014). Recovery of large carnivores in Europe's modern human-dominated landscapes. *Science*, 346(6216), 1517–1519. <https://doi.org/10.1126/science.1257553>
- Chapron, G., & Treves, A. (2016). Blood does not buy goodwill: Allowing culling increases poaching of a large carnivore. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283(1830). <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.2939>
- Cubaynes, S., Macnulty, D. R., Stahler, D. R., Quimby, K. A., Smith, D. W., & Coulson, T. (2014). Density-dependent intraspecific aggression regulates survival in northern Yellowstone wolves (*Canis lupus*). *Journal of Animal Ecology*, 83(6), 1344–1356. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12238>
- Epstein, Y. (2017). Killing wolves to save them? Legal responses to 'tolerance hunting' in the European union and United States. *Review of European, Comparative and International Environmental Law*, 26(1), 19–29. <https://doi.org/10.1111/reel.12188>
- Hebblewhite, M., & Whittington, J. (2020). Wolves without borders: Transboundary survival of wolves in Banff National Park over three decades. *Global Ecology and Conservation*, 24. <https://doi.org/10.1016/J.GECCO.2020.E01293>
- Heikkinen, S., Valtonen, M., Härkölä, A., Helle, I., Mäntyniemi, S., & Kojola, I. (2021). *Susikanta Suomessa maaliskuussa 2021*. <http://urn.fi/URN:ISBN:978-952-380-219-3>
- 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(21), 5178–5193. <https://doi.org/10.1111/mec.12010>
- Jimenez, M. D., Bangs, E. E., Boyd, D. K., Smith, D. W., Becker, S. A., Ausband, D. E., Woodruff, S. P., Bradley, E. H., Holyan, J., & Laudon, K. (2017). Wolf Dispersal in the Rocky Mountains, Western United States. *The Journal of Wildlife Management*, 81(4), 581–592. <https://doi.org/10.2307/26607649>
- Kojola, I., Aspi, J., Hakala, A., Heikkinen, S., Ilmoni, C., & Ronkainen, S. (2006). Dispersal in an expanding wolf population in Finland. *Journal of Mammalogy*, 87(2), 281–286. <https://doi.org/10.1644/05-MAMM-A-061R2.1>
- Liberg, O., Chapron, G., Wabakken, P., Pedersen, H. C., Thompson Hobbs, N., & Sand, H. (2012). Shoot, shovel and shut up: Cryptic poaching slows restoration of a large carnivore in Europe. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1730), 910–915. <https://doi.org/10.1098/rspb.2011.1275>
- Liberg, O., Suutarinen, J., Åkesson, M., Andrén, H., Wabakken, P., Wikenros, C., & Sand, H. (2020). Poaching-related disappearance rate of wolves in Sweden was positively related to population

size and negatively to legal culling. *Biological Conservation*, 243.
<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108456>

Maa- ja metsätalousministeriö. (2019). *Suomen susikannan hoitosuunnitelma*.
<http://urn.fi/URN:ISBN:978-952-366-014-4>

Mörner, T., Eriksson, H., Bröjer, C., Nilsson, K., Uhlhorn, H., Ågren, E., af Segerstad, C. H., Jansson, D. S., & Gavier-Widén, D. (2005). Diseases and mortality in free-ranging brown bear (*Ursus arctos*), gray wolf (*Canis lupus*), and Wolverine (*Gulo gulo*) in Sweden. *Journal of Wildlife Diseases*, 41(2), 298–303. <https://doi.org/10.7589/0090-3558-41.2.298>

Mykrä, S., & Pohja-Mykrä, M. (2015). Back-calculation of large carnivore populations in Finland in 1865-1915. *Ann. Zool. Fennici*, 52, 285–300.

Smith, D. W., Bangs, E. E., Oakleaf, J. K., Mack, C., Fontaine, J., Boyd, D., Jimenez, M., Pletscher, D. H., Niemeyer, C. C., Meier, T. J., Stahler, D. R., Holyan, J., Asher, V. J., & Murray, D. L. (2010). Survival of Colonizing Wolves in the Northern Rocky Mountains of the United States, 1982–2004. *Journal of Wildlife Management*, 74(4), 620–634. <https://doi.org/10.2193/2008-584>

Suutarinen, J. (2019). *Ecology of lawbreaking, Effects of poaching on legally harvested wolf populations in human dominated landscapes (Acta Universitatis Ouluensis, A, Scientiae Rerum Naturalium, 730) [väitöskirja, Oulun yliopisto] JULTIKA Oulun yliopiston julkaisuarkisto*.
<http://jultika.oulu.fi/Record/isbn978-952-62-2227-1>

Suutarinen, J., & Kojola, I. (2017). Poaching regulates the legally hunted wolf population in Finland. *Biological Conservation*, 215, 11–18. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2017.08.031>