

MERKINTÄ-TAKAISINPYYNTIMENETELMÄT JA NIIDEN SOVELTAMINEN

Atte Flinkkilä



Kuva 1: Rengastettu etelänsuosirri, *Calidris alpina schinzii*
(Kuvannut ja myöntänyt luvan käyttöön: Veli-Matti Pakanen)

LuK-tutkielma
Biologian tutkinto-ohjelma
Oulun yliopisto
Kesäkuu 2023

Tiivistelmä

Tämä tutkielma käsittelee populaatioekologisessa tutkimuksessa käytettäviä merkintä-takaisinpyyntimenetelmiä ja niiden soveltamista. Tutkielma esittelee yleisimmät avoimien populaatioiden tutkimuksissa käytetyt merkintä-takaisinpyyntimallit, selittää lukijalle aihealueen olennaisimman terminologian, käsittelee mallien vaatimien aineistojen säännönmukaisuuksia ja syventyy mallintamiseen tietokoneohjelmilla. Lisäksi työ selvittää menetelmien rajoitteita ja ongelmia. Tutkielman tavoitteena on muodostaa peruskäsitys merkintä-takaisinpyyntimenetelmien hyödyntämisestä ekologiassa, jotta aiheeseen myöhemmin syventyminen olisi käytännöllisempää. Merkintä-takaisinpyyntimenetelmien kehittyminen on tapahtunut suuren paradigman muuttumisen myötä, ja tämä näkyy Cormack-Jolly-Seber-mallin rajoitteellisessa yksinkertaisuudessa sekä mallin edistyneemmissä ja soveltavimmissa muodoissa. Tutkimuksen kohdepopulaation suhteen oikealla tavalla suoritettuna tutkimussuunnitelman ja aineistonkeruun kautta voidaan arvioida parametriestimaatteja MARK-tietokoneohjelmalla. Parametrien avulla saadaan arvioitua populaatioiden demografisia tekijöitä, kuten aikuisten säilyvyyttä, lisääntymismenestystä sekä populaatiokoon muutoksia. CJS-mallia sovelletaan avoimesta populaatiosta ja merkityistä elävistä eläimistä kerättyyn aineistoon. Sen parametreina ovat yksilöiden kiinnijäämistodennäköisyys ja näennäinen säilyvyys. Nämä parametrit toimivat todellisen säilyvyyden tutkimiseen huomattavasti paremmin kuin aikaisemmin yleisesti käytetty palaamisaste. Analyysissä pyritään ottamaan huomioon tutkimusasetelmien ja eliöiden käyttäytymisen välisestä ristiriitaisuudesta muodostuvat analyysien tulosten vääristymät. Suurin tulosten virhettä muodostava ongelma on eliöiden levittäytymiskäyttäytymisestä johtuva emigraatio. Emigraatio muodostaa tuloksissa virhettä siitä syystä, että eliöiden elinalueet ovat jatkuvia, mutta tutkimusalueet ovat yleensä logistisista syistä rajattuja tietyn kokoisiksi. Virheen muodostumista korjataan CJS-mallin monimutkaisemmilla sovelluksilla. Yksilöiden ansariippuvuus ja merkintöjen häviäminen luovat emigraation lailla virhettä analyysien tuloksille, mutta nämäkin ongelmat pystytään mallintamisessa huomioimaan. CJS-malleista johdetut monitilalliset mallit mahdollistavat yksilöiden tilan tai fysiologisten ominaisuuksien huomioimisen kategoriallisesti. Pradel-mallit toimivat käänteisessä ajassa, jolloin populaation kasvukerrointa ja yksilöiden rekrytoitumista pystytään arvioimaan. Tunnetun kohtalon malleilla voidaan yhdistää radio- ja satelliittilähettimistä saatu yksilöiden ajallisesti muuttunut maantieteellinen sijainti säilyvyyden mallintamiseen.

Sisällysluettelo

1. Johdanto	1
2. Avoimen populaation mallit, aineisto elävien yksilöiden kohtaamisista	3
2.1 Cormack-Jolly-Seber-malli	3
2.2 Mallintaminen MARK-ohjelmalla	6
2.3 Esimerkkitutkimus CJS-mallin soveltamisesta	7
2.4 Monitilalliset mallit	8
2.5 Pradel-mallit	9
3. Dispersaalin ja emigraation ongelma avoimissa populaatioissa.....	11
3.1 Dispersaali ja emigraatio	11
3.2 Lajien välinen levittäytyminen	11
3.3 Lajin sisäinen levittäytyminen.....	12
3.4 Emigraatio huomioon	12
3.5 Transience eli läpikulkevuus.....	13
4. Kiinnijäämistodennäköisyyksien eroja aiheuttavat tekijät	13
4.1 Ansariippuvuus.....	13
4.2 Merkintöjen häviäminen.....	15
5. Radio- ja satelliittiseuranta	15
6. Yhteenveto	17
7. Lähteet	18

1. Johdanto

Eliöiden elinkierto-parametrien ja demografian tutkiminen on tärkeä osa ekologiaa, koska lisääntymismenestys, aikuisten säilyvyys, immigraatio ja emigraatio määrittelevät yksilöiden menestyksen sekä populaatioiden koon muutokset (Lebreton ym., 1992; Sandercock, 2020). Populaatioekologian lähtökohtana toimii populaatiokoon vaihtelun sekä muuntelun taustalla olevien ekologisten sekä evolutiivisten tekijöiden ymmärtäminen (Sandercock, 2020). Luonnonsuojelubiologiassa demografisten tekijöiden avulla voidaan arvioida populaatioiden tilaan ja uhanalaisuuteen liittyviä tekijöitä (Beissinger & McCullough, 2002). Koska lisääntymismenestys ja säilyvyys määrittelevät yksilön menestyksen, niiden tutkimus on tärkeää myös yleisesti evoluutio- ja käyttäytymisekologisessa tutkimuksessa (Danchin ym., 2008). Ekologisen tutkimuksen keskiössä on merkintä-takaisinpyyntimenetelmät, joiden avulla voidaan estimoida populaation kokoa sekä sen vaihteluun vaikuttavia demografisia tekijöitä kuten poikasten rekrytoitumista, aikuisten säilyvyyttä, immigraatiota ja emigraatiota (Sandercock, 2020).

Demografisten tekijöiden tutkimus on kuitenkin haastavaa, koska se vaatii yksilöiden merkitsemisen ja niiden seuraamisen tulevaisuudessa, ja eläinyksilöitä on harvoin mahdollista seurata luonnossa jatkuvasti (Lebreton ym., 1992). Vaikean seurattavuuden vuoksi eläinyksilöiden tarkka kuoleminen ajankohta ei yleensä ole tiedossa (Lebreton ym., 1992). Lisäksi, esimerkiksi säilyvystodennäköisyys on riippuvainen useasta tekijästä, kuten yksilön iästä ja sukupuolesta sekä muista ulkoisista tekijöistä (White ym., 2001). Ennen 1980-lukua populaatioekologinen tutkimus keskittyi lähinnä populaatioiden koon seuraamiseen ja yksilöiden säilyvyyttä ei pidetty yhtä tärkeänä (Lebreton ym., 1992). Populaatiokoon muutosten tutkiminen ei kuitenkaan riitä paljastamaan taustalla olevia syitä trendien muutokselle (Cilimburg ym., 2002). Vanhalle paradigmalle tapahtui muutos, kun 1980- ja 1990-luvuilla kiinnostus kääntyi tutkimuksessa säilyvyyden painottamiseen (Lebreton ym., 1992). Tämän myötä merkintä-takaisinpyyntimenetelmät alkoivat kehittymään nopeasti (Lebreton ym., 1992).

Eläinten säilyvyyden tutkiminen perustuu merkintä-takaisinpyyntiaineistoihin, jotka on kerätty tietyillä standardimenetelmillä. Merkintä-takaisinpyyntitutkimuksissa eläimiä otetaan luonnossa elävinä kiinni ja ne merkitään eläinryhmäkohtaisilla menetelmillä (Sandercock, 2020). NykYTEKNOLOGIAN AVULLA eläimiä pystytään merkitsemään monimuotoisin keinoin (White & Burnham, 1999). Merkintämenetelmät voivat olla esimerkiksi jalkarengastuksia,

kaulapantoja tai radiolähettämiä (Sandercock, 2020). Merkintä ja eläinten käsittely eivät kuitenkaan saa vahingoittaa tai haitata negatiivisesti eläimen säilyvyyttä ja käyttäytymistä (Sandercock, 2020). Tämän lisäksi eläinten merkkien on oltava helposti luettavissa ja säilyvän eläimellä varmasti koko tutkimusjakson ajan (Sandercock, 2020). Eläinten seuranta voidaan toteuttaa häiritsemättä eläintä, jos yksilöt erotetaan toisistaan esimerkiksi niiden ulkonäön tai ääntelyn perusteella (Sandercock, 2020). Myös eläinten pudottamia karvoja, sulkia sekä ulosteita voidaan hyödyntää häiritsemättömässä menettelytavassa (engl. noninvasive approach) kartoittamalla yksilöiden perimä DNA-analyysien avulla (Sandercock, 2020).

Merkinnän jälkeen eläimet vapautetaan takaisin luontoon ja niiden säilyvyyttä pyritään havainnoimaan erilaisin menetelmin (Sandercock, 2020). Menetelmät voivat perustua kuolleiden yksilöiden löytämiseen tai elävien yksilöiden aktiiviseen seurantaan joko jatkuvasti tai toistuvien havainnointijaksoin (Sandercock, 2020). Seuranta tuottaa merkittävien eläinyksilöiden havainnoista aineiston, joka koostuu yksilöiden havaintohistorioista (Sandercock, 2020). Havaintohistorioista tulee selvästi ilmi, milloin jokainen yksilö merkittiin ja kuinka usein kyseinen yksilö havaittiin uudelleen tutkimuksen aikana (Sandercock, 2020).

Sopivien otantamenetelmä riippuu tutkimuskysymyksestä ja tutkimuslajista. Merkintä-takaisinpyyntitutkimus vaatii tutkittavan eliöryhmän elinkiertoa ja liikkumiskäyttäytymiseen sopivan rajauksen, jossa on otettu huomioon tilalliset ja ajalliset skaalat (engl. spatial and temporal scales; Sandercock, 2020). Nämä skaalat sisältävät muun muassa eliöryhmän esiintymisen ajankohdan tutkimusalueella, eliöryhmän lisääntymisen ajankohdan ja tutkimusalueen sopivuuden eliöryhmän luontaiseen elinympäristöön. Tutkimusalue on yleensä rajattu pienikokoiseksi logististen ongelmien ja tutkimuksen budjetin takia (Sandercock, 2020). Pienikokoisella tutkimusalueella eläinten liikkuminen ja emigraatio aiheuttavat usein ongelmia merkintä-takaisinpyyntitutkimuksissa (Sandercock, 2020). Analyysien tuloksiin voivat virhettä muodostaa myös eläinten läpikulkevuus (engl. transience), ansariippuvuus (engl. trap-dependence) ja merkintöjen häviäminen (engl. tag loss). Nämä kaikki ongelmat on otettava huomioon tutkimuksen jokaisessa vaiheessa ja varsinkin tilastollisten mallien valinnassa analyysin ohessa.

Tutkimuksen tilastollinen analyysi suoritetaan aineistoon sopivan merkintä-takaisinpyyntimallin avulla (Sandercock, 2020). Analyysi jatkuu rakentamalla globaalimalli, joka sisältää tärkeimmät tekijät, ja ottaa huomioon kaikki analyysin virhettä kasvattavat tekijät, joita aineiston otannan yhteydessä kohdataan (Sandercock, 2020). Lopullinen tilastollinen

analyysi tapahtuu tietokoneohjelmalla. MARK-ohjelma on suunniteltu yleiseksi säilyvyyden ja populaatiokoon analysoinnin työkaluksi ja se on nykyään käytetyin ohjelma merkintä-takaisinpyyntiaineistojen analysoinnissa (Cooch, 2017a).

LuK-tutkielmani tavoitteena on koota yhteen tiivis ja helposti ymmärrettävä kokonaisuus yleisimmistä avointen populaatioiden merkintä-takaisinpyyntimenetelmistä. Perehdyn tutkielmassani 1) avoimen populaation malleihin ja erityisesti Cormack-Jolly-Seber-malliin, 2) mallinnukseen tietokoneohjelmalla, 3) levittäytymisen ja emigraation aiheuttamiin ongelmiin, 4) muihin kiinnijäämistodennäköisyyttä vääristäviin tekijöihin ja 4) erilaisten lähettimien käyttöön ja niillä muodostetun aineiston hyödyntämiseen. Toivon, että työstäni on hyötyä esimerkiksi opetuksessa tai aiheeseen ensimmäistä kertaa tutustumisessa.

2. Avoimen populaation mallit, aineisto elävien yksilöiden kohtaamisista

2.1 Cormack-Jolly-Seber-malli

Ennen 1900-luvun puoliväliä luonnon populaatioita tutkittiin sillä oletuksella, että ne olivat suljettuja populaatioita (Amstrup ym., 2005). Suljettu populaatio tarkoittaa sitä, että populaation koon muutoksiin vaikuttavat pelkästään syntyvyys ja kuolleisuus, ja liikkeitä populaatiosta pois (emigraatio) tai populaatioon muualta (immigraatio) ei tapahdu (Amstrup ym., 2005). Luonnossa populaatiot ovat kuitenkin yleensä avoimia ja ajallisesti muuttuvia (Amstrup ym., 2005). Kiinnostus avoimien populaatioiden muodostamia ongelmia kohtaan kasvoi 1960-luvulla ja sen myötä suljettujen populaatioiden mallien käyttämisestä ainoana toimivana menetelmänä voitiin luopua, kun Cormack-Jolly-Seber- eli CJS-malli kehitettiin (Amstrup ym., 2005). CJS-malli mahdollisti näennäisen säilyvyyden (engl. apparent survival) ja kiinnijäämistodennäköisyyden (engl. recapture probability) erottamisen toisistaan sekä arvioinnin näiden toisistaan riippumattomien parametrien arvoille (Amstrup ym., 2005; Sandercock, 2020). Tänä päivänä modernit merkintä-takaisinpyyntimenetelmät perustuvat avoimiin populaatioihin (Amstrup ym., 2005).

Näennäinen säilyvyys koostuu aidosta säilyvyydestä (engl. true survival) ja paikkauskollisuudesta (engl. site fidelity), eli se kertoo yksilön todennäköisyydestä selvitä hengissä kahden havaintojakson välillä ja palaavan sen jälkeen myös tutkimusalueelle

(Sandercock, 2020). Kiinnijäämistodennäköisyys on puolestaan paikkataipumuksen (engl. site propensity) ja aidon havainnon (engl. true detection) yhdistelmä eli se on yksilön todennäköisyys tulla havaituksi sillä oletuksella, että yksilö on tutkimusalueella mahdollisesti havaittavana (Sandercock, 2020). Nämä parametrien yksityiskohdat kuvastavat hyvin CJS-mallin kehittymisen myötä muodostunutta etua populaatioiden tutkimiselle, sillä ennen CJS-mallia säilyvyyttä arvioitiin palaamisasteen (engl. return rate) avulla (Sandercock, 2020). Palaamisaste muodostuu kaikista CJS-mallin sisältämistä komponenteista niin, että palaamisasteen arvon perusteella ei pystytä näitä komponentteja erikseen arvioimaan (Sandercock, 2020). Tämän vuoksi palaamisastetta pitäisi välttää sellaisenaan selittämässä yksilöiden säilyvyyttä (Sandercock, 2020).

CJS-malli on käytännöllinen työkalu avoimien populaatioiden ja elävien yksilöiden kohtaamisiin perustuvien aineistojen analysoinnissa (Sandercock, 2020). Mallin yksinkertaisin versio on kuitenkin rajoittunut arvioimaan ainoastaan näennäistä säilyvyyttä ja kiinnijäämistodennäköisyyttä, eikä mallilla voida arvioida suoraan populaatiokokoa (Amstrup ym., 2005). Eläinten vaikean seurattavuuden vuoksi merkintä-takaisinpyyntiaineisto muodostetaan CJS-mallia varten merkittyjen yksilöiden kiinnitoista sekä samojen yksilöiden uudelleen havaitsemisesta (Lebreton ym., 1992). Tutkimuksen aineistonkeruu suoritetaan maastossa tietyllä määrällä havaintojaksot, joiden aikana yksilöitä otetaan kiinni, merkitään, päästetään takaisin luontoon ja havainnoidaan aiemmin merkittyjä yksilöitä (Sandercock, 2020). Näiden edeltävien vaiheiden ylöskirjaamisen perusteella muodostetaan havaintohistoria, joka sisältää tekstitiedoston muodossa jokaiselle merkitylle yksilölle oman koodin, joka ilmaisee havaintojaksokohtaisesti nähtiinkö yksilöä (koodi = 1) vai ei (koodi = 0; Lebreton ym., 1992). Yksilöiden merkitseminen havaintohistorian riveille ja muuttujien merkitseminen pystysarakkeille (yksinkertaisimmillaan havaintojaksot) on erittäin looginen tapa esittää aineisto niin, että mikä tahansa jatkoanalyysi on aineistolla mahdollista (Lebreton ym., 1992). Esimerkiksi yhden yksilön havaintohistorian koodi ”1101” tarkoittaisi sitä, että yksilö merkittiin ensimmäisellä havaintojaksolla ja yksilö havaittiin uudestaan toisella sekä neljännellä havaintojaksolla (Lebreton ym., 1992).

Merkintä-takaisinpyyntimallien tehokkuus kasvaa silloin, kun tutkimusaineisto on kerätty systemaattisella otannalla säännöllisin havaintojaksoin (Sandercock, 2020). Havaintojaksosten välisten aikavälien on oltava sopivan pituisia, jotta populaation dynaamiset muutokset eivät aiheuta virhettä aineistolle (Amstrup ym., 2005). Esimerkiksi ohikulkevien (engl. transient) yksilöiden takaisinpyynnin todennäköisyys merkinnän jälkeisellä havaintojaksolla kasvaa, jos

havaintojaksojen välinen aikaväli on liian lyhyt (Pradel ym., 1997). CJS-malli vaatii toimiakseen vähintään kolme havaintojaksoa, jotta mallin parametrien arviointi onnistuu (Sandercock, 2020). Kaksi havaintojaksoa riittää ainoastaan yksilöiden palaamisasteen laskemiseen ja kuudella tai useammalla havaintojaksolla mahdollistetaan ajallisten kovariaattien ottaminen huomioon (Sandercock, 2020). Näitä ajallisia kovariaatteja ovat esimerkiksi ympäristöolosuhteet, mutta havaintohistoriassa voidaan myös hyödyntää muita muuttujia, kuten ryhmätekijöitä (esim. sukupuoli), muuttuvia aikasidonnaisia tekijöitä (esim. ikä, kokemus, transience) ja yksilökohtaisia muuttujia kuten yksilöiden paino (Sandercock, 2020).

CJS-mallin toiminta rakentuu useamman käytännöllisen ja biologisen oletuksen täytymiselle. Näiden oletusten rikkominen (engl. assumption violation) voi johtaa aineiston ja mallin väliseen yhteensopivuus ongelmaan GOF-testeissä (Amstrup ym., 2005). Amstrupin ym. (2005) mukaan CJS-mallin oletukset ovat seuraavat;

- 1) jokaisella tutkimusalueen merkityllä eläimellä on sama kiinnijäämis- tai havaitsemistodennäköisyys yksittäisen havaintojakson aikana;
- 2) jokaisella populaation merkityllä yksilöllä on sama säilyvyyden todennäköisyys kahden havaintojakson välillä;
- 3) merkittyjen eläinten merkit eivät irtoa eläimiltä ja merkit havaitaan ilman virheitä;
- 4) havaintojakson otanta (merkitseminen, vapauttaminen, uudelleen havaitseminen) tapahtuu välittömästi, vaikka todellisuudessa tämä ei tapahdu silmänräpäyksessä;
- 5) tutkimusalueelta tapahtuva emigraatio on pysyvää;
- 6) merkintä ja takaisinpyynti ei vaikuta negatiivisesti eläimen säilyvyyteen.

CJS-mallia sovelletaan yksinkertaisista tilanteista aina monimutkaisiin tutkimuksiin asti, sillä malli on toiminut perustana suurimmalle osalle muista merkintä-takaisinpyyntimalleista (Sandercock, 2020). Monitilaisilla malleilla (engl. multistate models) pystytään kategorisoimaan yksilöt muuttuvien tilojen mukaan ja estimoimaan jokaiselle tilalle omat säilyvyyden parametrien arvot (Sandercock, 2020). Näitä muuttuvia tiloja ovat esimerkiksi yksilöiden ikä- tai vaiheluokat (engl. age or stage classes; Sandercock, 2020). Pradel-malleilla voidaan arvioida yksilöiden senioriteettiparametriä lukemalla havaintohistoriat väärinpäin eli aloittaen viimeisestä havaintojaksosta (Pradel, 1996). Senioriteettiparametri kuvastaa todennäköisyyttä sille, että yksilö oli olemassa populaatiossa jo tarkasteltavaa havaintojaksoa edeltävällä havaintojaksolla (Pradel, 1996).

2.2 Mallintaminen MARK-ohjelmalla

MARK-ohjelma suunniteltiin yleiseksi selviytymisen ja populaatiokoon analysoinnin työkaluksi ja ohjelma kykenee muun muassa yhdistelemään erilaisia aineistoja tavalla, johon aiemmat ohjelmat eivät pystyneet (White & Burnham, 1999). MARK on nykyään käytetyin ohjelma merkittyjen yksilöiden aineistojen analyysiin ja esimerkiksi CJS-mallin hyödyntäminen sillä on tehty helppokäyttöiseksi. MARK-ohjelman analyysi perustuu havaintohistorioihin, minkä vuoksi havaintohistorian tekstitiedosto täytyy ensiksi lukea ohjelman avulla (White & Burnham, 1999). Säilyvyyden ja muiden parametrien vaihtelua selittäviä malleja rakennetaan Parameter Index Matrix (PIM-taulukko) sekä Design matriisien avulla (White & Burnham, 1999). PIM-taulukkojen avulla voidaan mallille nopeasti vaihtaa joko vakio-, ikä- tai aikariippuvainen formaatti (White & Burnham, 1999). Design matriisien avulla voidaan tarkemmin määrittää, että onko kyse additiivisesta muuttujien yhteisvaikutuksesta vai muuttujien välisestä yhdysvaikutuksesta eli interaktiosta (White & Burnham, 1999). Design matriiseilla mallinnukseen voidaan ottaa mukaan aikariippuvaiset kovariaatit, kuten esimerkiksi eri havaintojaksoilla mitatut sademäärät (White & Burnham, 1999). Tällaisen lisäaineiston voidaan helposti määrittää vaikuttamaan esimerkiksi pelkästään säilyvyyden parametrien arvoihin (White & Burnham, 1999). Ohjelman helppokäyttöisyys tulee esille siitä, että ohjelmaan on automatisoitu suuri osa sen toiminnoista tai toiminnot ovat vain yhden hiiren painalluksen avulla aktivoitavissa.

Itse mallintaminen aloitetaan muodostamalla ns. globaalimalli, jonka muotoilussa aineiston kohteena olevan eläinpopulaation biologisilla tekijöillä on suuri rooli (Lebreton, Burnham, Clobert & Anderson, 1992). Malli voi olla mikä tahansa merkintä-takaisinpyyntimalli, joka parhaiten vastaa kenttätutkimuksen kohderyhmää ja aineiston otantaa (Sandercock, 2020). Globaalimalliin otetaan mukaan sellaisia muuttujia, jotka vaikuttavat tutkittavan eliöryhmän demografiaan (Sandercock, 2020). Globaalimallin muodostamisen jälkeen mallin sopivuutta aineistoon arvioidaan yhteensopivuus eli GOF-testillä (engl. goodness of fit; Sandercock, 2020). Analyysin avulla voidaan selvittää, noudattaako aineisto käytössä olevan merkintä-takaisinpyyntimallin oletuksia (Amstrup ym., 2005). Käytännössä selvitetään, onko säilyvydessä tai kiinnijäämistodennäköisyydessä yksilöiden välisiä eroja (Lebreton ym., 1992).

Jos aineistoa ei ole tarpeeksi edellä mainituille GOF-testeille, tukeudutaan bootstrapping-menetelmään (White ym., 2001). Bootstrapping-menetelmä arvioi mallin ja aineiston

yhteensopivuutta simuloimalla mallin perusteella havaintohistorioita, jotka ovat täydellisesti yhteensopivia käytettävään malliin (White ym., 2001). Simuloidun aineiston varianssin perusteella voidaan arvioida alkuperäisen aidon aineiston varianssin tilastollista merkitsevyyttä, eli alkuperäisen aineiston uskottavuutta tapahtua luonnollisesti (White ym., 2001). Ylihajonnasta puhutaan silloin, kun aineiston varianssi on globaalimallin ennustamaa varianssia suurempi. Tämä tulee esille, kun aineistossa esiintyy selittämätöntä vaihtelua, joka voi johtua juuri mallioletuksen rikkomisesta. GOF-testin avulla voidaan määrittää ylihajonnan voimakkuutta (ns. c-hattu), jolla voidaan korjata ylihajonnan vaikutusta mallien saamaan tukeen (Sandercock, 2020).

Gloaalimallin sovittua aineistoon globaalimallista redusoidaan pois muuttujia yksitellen, näin muodostaen joukon *a-priori*-malleja (Sandercock, 2020). Näistä mallien joukosta valitaan parsimonisin malli Akaiken informaatiokriteerin (AIC) avulla (Lebreton ym., 1992). Parsimonisin malli tarkoittaa mallia, jolla on eniten selitysvoimaa aineistossa esiintyvälle varianssille vähimmällä mahdollisella määrällä parametreja (Lebreton ym., 1992). Toisin sanoen muuttujia vähentämällä haetaan parasta vastetta tutkittavalle ilmiölle ja yksinkertaisimmilla malleilla haetaan suurinta tilastollista selitysvoimaa (Sandercock, 2020). AIC-työkalu tuottaa kaikille *a priori*-malleille AIC-arvot, joiden perusteella paras tai parhaat mallit voidaan valita (Sandercock, 2020). Mallien saaman tuen perusteella voidaan tehdä päätelmiä eri muuttujien vaikutuksista. Parhaimman mallin perusteella saadaan estimoitua haluttujen parametrien, kuten esimerkiksi näennäisen säilyvyyden, estimaattien arvot (Sandercock, 2020). Jos useampi malli saa tukea AIC-arvojen perusteella, voidaan suorittaa mallien keskiarvoistamista (engl. model averaging), jossa parametrien estimaatit lasketaan painottamalla kunkin mallin antamat ennusteet mallin Akaiken painoarvolla (Sandercock, 2020). Keskiarvoistamisessa voi ongelmaksi nousta multikollineaarisuus, jos muuttujat korreloivat vahvasti keskenään (Sandercock, 2020).

2.3 Esimerkkitutkimus CJS-mallin soveltamisesta

Etelänsuosirrin (*Calidris alpina schinzii*, engl. Southern Dunlin) Itämeren populaatio on äärimmäisen uhanalainen (CR, engl. critically endangered) ja se on myös yksi Euroopan uhanalaisimmista kahlaajapopulaatioista (Thorup, 2006; Helcom Red List, 2013). Pakanen ja Thorup (2016) selvittivät CJS-mallin avulla, että laskiko Tanskassa pesivän etelänsuosirripopulaation aikuisten säilyvyys samanaikaisesti populaation koon laskiessa.

Tutkimusaineisto kerättiin Tanskan Tippernessä rengastamalla pesivät yksilöt värirenkailla ja seuraamalla niitä vuosittain (1990-2006). Analyysyjä varten määriteltiin aikaisempiin tutkimuksiin perustuen säilyvyyteen vaikuttavia parametrejä, joista muodostettiin globaalimalli MARK-ohjelman analyysiä varten. Globaalimallin yhteensopivuus aineistoon arvioitiin GOF-testillä (engl. goodness of fit), mistä seurasi ansariippuvuuden lisääminen malliin parametriksi. Lisääntyneiden parametrien vuoksi *a priori* -mallien määrä oli suuri. Säilyvyys- ja kiinnijäämistodennäköisyyksien arvot laskettiin keskiarvoistamalla malliestimaatit AIC-painoarvon mukaan.

Tulokset näyttivät säilyvyyden laskeneen tutkitulla aikajaksolla arvosta 0,817 arvoon 0,650, joka vastasi aikuisten pesivien yksilöiden keskimääräisessä eliniässä muutosta arvosta 4,9 vuotta arvoon 3,0 vuotta. Tuloksia pidettiin etelänsuosirrien yleisen paikkauskollisuuden takia luotettavana. Pakasen ja Thorupin (2016) mukaan aikuisten etelänsuosirrien säilyvyyden pitäisi olla vähintään 0,83 säilyttämään vakaa populaatio (engl. stable population). Populaatiokoon muutoksen taustalla vaikutti voimakkaasti myös muut syyt, kuten habitaattien pirstaloituminen, pesien ja poikasten saalistus sekä maanmuokkaus ihmisen toimesta.

2.4 Monitilalliset mallit

Monitilalliset mallit (engl. multistate models) ovat hyvin joustavia työkaluja populaatioekologian mallintamiseen (Sandercock, 2020). Yksilöt kategorisoidaan useampaan tilaan ja tilan muuttuminen on mahdollista havaintojaksojen välillä (Sandercock, 2020). Mallin nimi ”multistate” viittaa tähän mahdolliseen muutokseen. CJS-malli on normaalisti yksitilallinen (engl. single state), sillä havaintohistoriassa yksilöt on koodattu joko havaituiksi tai ei-havaituiksi (Sandercock, 2020). Monitilallisessa mallissa jokaiselle määritetylle tilalle saadaan erikseen estimoitua omat arvonsa näennäiselle säilyvyydelle ja kiinnijäämistodennäköisyydelle (Sandercock, 2020). Näiden parametrien arvojen lisäksi monitilallinen malli pystyy tuottamaan arvoja tilojen vaihtumisen todennäköisyyksille (Sandercock, 2020).

Monitilallinen malli hyödyntää yksilöiden kategoriallista tietoa esimerkiksi yksilön fysiologisesta ominaisuudesta tai käyttäytymiseen liittyvästä tilasta (Sandercock, 2020). Monitilallisen aineiston mahdolliset tilat on luokiteltu neljään yleiseen kategoriaan, joita ovat sijainti, ikä- tai vaiheluokka, tauti tai fysiologinen tila, sekä vaihtoehtoinen lähde yksilöiden kohtaamisista muodostetulle aineistolle (Sandercock, 2020). Sijaintiin perustuva aineisto

käsittelee yksilöiden maantieteellistä tilaa ja sen mallintaminen pystyy esimerkiksi erottelemaan kohdepopulaation säilyvyyden vaihtelevuutta elinympäristön eri osissa (Sandercock, 2020). Ikäluokat voidaan erottaa toisistaan kattavalla aineistolla, milloin yksilöt voidaan luokitella esimerkiksi lintuja tutkittaessa poikasiksi, ei-pesiviksi yksilöiksi sekä kokemattomiksi tai kokeneiksi pesijöiksi (Sandercock, 2020). Lintujen paikallista rekrytointia voidaan tutkia rengastamalla poikasia (ei-pesivä yksilö) ja vertaamalla havaintoja aikuisiin yksilöihin (Amstrup ym., 2005). Vaiheluokat voivat kuvastaa muun muassa yksilöiden sosiaalista hallitsevuutta tai lisääntymistehokkuutta (Sandercock, 2020). Monitilallisten mallien ekologinen merkityksellisyys tulee viimeistään ilmi siitä, että näillä malleilla voidaan tutkia yksilöiden painon tai koon vaikutusta säilyvyyteen (Sandercock, 2020). Myös luonnonpopulaatioiden sairauksien tutkimus hyötyy paljon monitilallisten mallien käyttämisestä (Sandercock, 2020).

Monitilallisten mallien oletusten on täytyttävä mallien toimimiselle. Näennäisen säilyvyyden on oltava riippumaton yksilön edellisestä tilasta ja yksilöiden vaihemuutoksen on tapahduttava havaintojaksojen välisen ajan lopussa (Sandercock, 2020). Näiden lisäksi yksilöt eivät saa väliaikaisesti olla havaitsemattomassa tilassa ja havainnoitsijan on pystyttävä määrittämään tila jokaiselle havainnolleen (Sandercock, 2020). Monitilallisia malleja rajoittaa myös niiden haittapuolena parametrien eksponentiaalinen kasvu tilojen funktiona (Sandercock, 2020). Parametrien määrää voidaan hallita poistamalla analyysistä luonnossa mahdottomia tilan siirtymiä, kuten yksilön iän muutosta pienemmäksi (Sandercock, 2020). Toisen ongelman muodostaa yksilöiden tilat, joita luonnossa ei ole mahdollista havaita tai havaitseminen on epävarmaa (Sandercock, 2020). Varsinkin ruohovartisten kasvien elinkierrossa esiintyy tällaisia vaiheita, kuten maanpinnan alaisia juurakoita ja lepotilaan vaipuneita mukuloita (Sandercock, 2020). Pitkäikäisillä selkärangkaisilla eläimillä maturiteetin viivästyminen ja epäsäännöllinen lisääntyminen aiheuttavat vastaavia ongelmia monitilallisille malleille (Sandercock, 2020).

2.5 Pradel-mallit

Pradel-mallit eli ajallisen symmetrian mallit (engl. temporal symmetry models) toimivat nimensä mukaisesti käänteisessä ajassa (Nichols ym., 2000). Havaintohistorioiden lukeminen aloitetaan viimeisestä havaintojaksosta ja tällöin säilyvyyden parametri muuttuu sen käänteisarvoksi (Pradel, 1996). Tämä käänteisarvo kuvastaa senioriteettiparametriä eli

todennäköisyyttä sille, että yksilö oli olemassa populaatiossa jo edeltävällä havaintojaksolla (Pradel, 1996). Senioriteettiparametrin lisäksi ajallisen symmetrian malleilla on myös muita parametrejä: näennäinen säilyvyys, populaation kasvukerroin (engl. finite rate of population change) sekä rekrytointiparametri (engl. recruitment parameter). Näennäinen säilyvyys estimoidaan havaintohistorioista samalla tavalla kuin CJS-malleissa ja populaation kasvukerroin estimoidaan senioriteettiparametrin ja näennäisen säilyvyyden avulla (Sandercock, 2020). Rekrytointiparametri kuvastaa populaatioon rekrytoituneiden yksilöiden määrää suhteessa populaatiossa aiemmin olleisiin yksilöihin. Käänteistä aikaa lukuun ottamatta mallinnusprosessi on CJS-mallin kanssa identtinen (Pradel, 1996; Sandercock, 2020).

Ajallisen symmetrian mallit mahdollistavat populaation kasvukertoimen arvioinnin pelkän havaintohistorian perusteella eli tuntematta todellisia populaatiokokoa (Sandercock, 2020). Kasvukertoimen arvioinnin yhteydessä saadaan estimaatit kasvukertoimen varianssille, jonka avulla voidaan edelleen arvioida esimerkiksi tutkittavan populaation sukupuuttoriskiä (Sandercock, 2020). Ajallisen symmetrian mallinnus vaatii kuitenkin CJS-malliin verrattuna pidempiä tutkimuksen aikajaksoja ja havaintojaksoja (Sandercock, 2020). Lisäksi käytettävän mallin yhteensopivuus havaintoaineistoon on tärkeää, sillä ajallisen symmetrian mallien parametrit ovat riippuvaisia toisistaan (Sandercock, 2020). Mallilla on myös käänteisen ajan vuoksi muita rajoitteita, sillä esimerkiksi ansa- ja ikäriippuvuuden analysointi ovat riippuvaisia ajan suunnasta (Pradel, 1996).

Karvosen ym. (2012) tutkimuksessa huomattiin Oulun alueen talitiaisten (*Parus major*) populaation kasvukertoimen säilyneen vakaana, vaikka tiaisten säilyvyys ja paikallinen rekrytointi eivät siihen riittäneet. Vakaa populaation kasvukerroin oli laskettu Pradel-mallien avulla ja tutkimuksen tuloksista voitiin tehdä johtopäätös, että immigraatiolla oli suuri vaikutus populaation vakauden ylläpitämiseen (Karvonen ym., 2012). Tämä on loistava esimerkki siitä, miten eri merkintä-takaisinpyyntimenetelmiä ja malleja voidaan hyödyntää keskenään, sillä Karvosen ym. (2012) tutkimus perustui lisäksi CJS- sekä monitilallisten mallien käyttämiseen.

3. Dispersaalin ja emigraation ongelma avoimissa populaatioissa

3.1 Dispersaali ja emigraatio

Dispersaali (levittäytyminen) ja sen seurauksena tapahtuva emigraatio (poismuutto) ovat yleisiä ilmiöitä eläinten käyttäytymisessä (Clobert ym., 2012). Merkintä-takaisinpyyntimenetelmien tutkimukset suoritetaan luonnossa, jossa eläinten elinalueet ovat jatkuvia (Sandercock, 2020). Tästä seuraa ristiriita, kun tutkimusalueet ovat yleensä rajattuja pienikokoisiksi rahoituksen tai muiden resurssien vuoksi (Sandercock, 2020). Mikään ei todellisuudessa estä eläinten liikehdintää tutkimusalueen rajojen molemmin puolin, mikä mahdollistaa eläinten väliaikaisen tai pysyvän muuttamisen pois tutkimusalueelta (Sandercock, 2020). Jos emigraatio on pysyvää, se aiheuttaa virhettä säilyvyyden tutkimiseen, sillä poismuuttaneita yksilöitä (epäonnistuneita havaintoja) ei voida erottaa yksilöiden menehtymisistä (Cilimburg ym., 2002). Emigraation laatu vaikuttaa siihen, miten säilyvyydetutkimuksen tulokset vääristyvät (Sandercock, 2020). Väliaikaisen ja satunnaisen emigraation vuoksi kiinnijäämistodennäköisyyden arvionti vääristyy, kun taas väliaikaisessa ja säännöllisessä emigraatiossa virhettä muodostuu kiinnijäämistodennäköisyyden lisäksi myös näennäiseen säilyvyyteen (Sandercock, 2020). Pysyvä poismuutto johtaa todellisuutta alhaisempiin näennäisen säilyvyyden arvoihin, minkä vuoksi esimerkiksi CJS-mallin soveltuvuus riippuu tutkittavan lajin tai eläinten paikkauskollisuudesta eli toisin sanoen levittäytymiskäyttäytymisestä (Sandercock, 2020).

3.2 Lajien välinen levittäytyminen

Eläinten muuttokäyttäytyminen vaikuttaa niiden levittäytymisen ilmenemiseen. Muuttolintujen levittäytymisetäisyydet ovat keskimäärin pidempiä kuin paikkalinnuilla (Paradis ym., 1998). Lajien välillä esiintyy muistakin syistä vaihtelua levittäytymisessä. Tietylnlaisista habitaateista riippuvaisten lajien eli specialistien levittäytyminen on yleisempää ja levittäytymisetäisyydet ovat pidempiä, kuin verrattuna lajeihin, jotka eivät ole yhtä valikoivia habitaattien suhteen (Martin & Fahrig, 2018). Levittäytymistodennäköisyys ja -ettäisyys ovat myös yleensä suurempia sellaisilla lajeilla, jotka elävät epästabiileissa ympäristöissä habitaattien ja ravinnon suhteen (Greenwood & Harvey, 1982). Esimerkiksi ihmisen luomilla väliaikaisilla habitaateilla pesivän pikkutyllin (*Charadrius dubius*) levittäytyminen on huomattavasti voimakkaampaa kuin pysyvillä merenrantaniityillä pesivän etelänsuosirrin (*Calidris alpina schinzii*; Pakanen ym., 2015; Pakanen ym., 2017).

3.3 Lajin sisäinen levittäytyminen

Lajien välisten erojen lisäksi yksittäisen lajin tai populaation sisällä voi ilmetä eroja yksilöiden levittäytymistodennäköisyyksissä (Greenwood & Harvey, 1982). Dispersaali jaetaan ikäluokituksen mukaan kahteen kategoriaan, nuoruusvaiheen poikaslevittäytymiseen (engl. natal dispersal) sekä pesintälevittäytymiseen (engl. breeding dispersal; Swift ym., 2021). Poikaslevittäytyminen tapahtuu nuorten yksilöiden siirtyessä niiden ensimmäiselle pesintäalueelle ja pesintälevittäytyminen ilmenee peräkkäisten pesien tai reviirien välisenä liikkumisena (Swift ym., 2021). Levittäytyminen on huomattavasti voimakkaampaa nuorilla yksilöillä kuin aikuisilla ja poikaslevittäytyminen kattaa suuremman maantieteellisen etäisyyden kuin pesintälevittäytyminen (Greenwood & Harvey, 1982). Tämän vuoksi poikassäilyvyyden luotettava estimointi on monen lajin suhteen vaikeampaa kuin aikuisten säilyvyyden. Levittäytymiskäyttäytymisen mahdollisen periytyvyyden vuoksi nuoruusvaiheessa paikkauskollisena pysyneet yksilöt voivat olla uskollisempia pesimäpaikoilleen kuin nuoruusvaiheessa levittäytyneet yksilöt (Doligez & Pärt, 2008). Samoin avoimeen populaatioon tulevien immigranttien todennäköisyys levittäytyä uudelleen voi olla suurempi kuin populaatiossa syntyneiden yksilöiden, sillä alkuperäiset immigrantit voivat siirtyä myöhemmässä vaiheessa takaisin synnyinpaikalleen (Pakanen ym., 2022). Tutkittaessa levittäytymisen hyötyjä ja haittoja levittäytyneillä yksilöillä voi olla suurempi todennäköisyys emigroitua pois tutkimusalueelta ja sen takia niiden säilyvyysestimaatit ovat vääristyneet mataliksi (Doligez & Pärt, 2008; Pakanen ym., 2022). Levittäytyminen voi näiden esimerkkien lailla olla yhteydessä tutkimuskysymykseen ja olla sitä kautta myös ongelmallinen tutkimukselle.

3.4 Emigraatio huomioon

Emigraation ongelma tiivistyy tutkimusalueen kokoon ja muotoon, alueen lähellä sijaitsevan tutkimuslajille sopivan ympäristön jakaumaan ja levittäytymisetäisyyden jakaumaan. Yleisesti ottaen yksilöitä muuttaa sitä todennäköisemmin tutkimusalueelta pois, mitä pienempi tutkimusalue on (Cooper ym., 2008). Tämä tarkoittaa sitä, että tutkimusalueen keskellä elävien yksilöiden todennäköisyys muuttaa pois voi olla pienempi kuin tutkimusalueen reunalla elävillä yksilöillä. Tutkimusalueen tulisi olla mahdollisimman suuri ja yhtenäinen (Cooper ym., 2008). Pyöreän muotoisilla alueilla analyysit onnistuvat parhaiten ja epäsäännöllisillä muodoilla emigraation virheen todennäköisyys on suurin (Cooper ym., 2008). Joissain tapauksissa

emigraatiosta aiheutuvaa virhettä voidaan korjata mallintamalla näennäistä säilyvyyttä ja kiinnijäämistodennäköisyyttä suhteessa tutkimusalueen reunaan tai ytimeen (Pakanen ym., 2016; Sandercock, 2020).

3.5 Transience eli läpikulkevuus

Pysyvää emigraatiota tapahtuu yleisimmin tutkimuksen ensimmäisen pyynti- ja merkintäkerran jälkeen. Yksilöä ei havaita enää uudestaan tutkimuksen aikana ja CJS-mallin aineistossa havaintohistoria muodostuu vain yhdestä havainnosta näillä yksilöillä (Sandercock, 2020). Tätä eläinten läpikulkevuuden ilmiötä kutsutaan englanniksi nimellä ”transience”, ja ”transient” yksilöt määritellään sellaisiksi, joiden säilyvyyden todennäköisyys merkintää seuraavalle havaintojaksolle on nolla (Pradel ym., 1997). Ilmiötä voidaan huomioida sovittamalla merkintä-takaisinpyyntitutkimuksen aineistoon kaksiluokkainen ikämalli (Pradel ym., 1997). Kaksiluokkaisen ikämallin avulla voidaan erottaa paikkauskollisten yksilöiden säilyvyys läpikulkevien, transienttien yksilöiden säilyvyydestä. Mallin ensimmäinen ikäluokka sisältää sekä paikkauskolliset että läpikulkevat yksilöt. Toinen ikäluokka sisältää vain ne yksilöt, jotka havaittiin myöhemmin uudestaan tutkimusalueella. Tämän mallin avulla on esimerkiksi tutkittu mustapääkerttujen (*Sylvia atricapilla*) säilyvyyttä niiden talvehtimisalueilla, erottaen talvehtivien yksilöiden säilyvyys alueen läpi muuttaneiden yksilöiden säilyvyydestä (Belda ym., 2007).

4. Kiinnijäämistodennäköisyyksien eroja aiheuttavat tekijät

4.1 Ansariippuvuus

Merkintä-takaisinpyyntitutkimuksissa on empiirisesti havaittu erilaisten pyyntilaitteiden ja ansojen toimivan eri tehokkuudella tutkittavan populaation eri yksilöihin (Pradel & Sanz-Aguilar, 2012). Tutkimuksen pyyntimenetelmien säilyttäminen samanlaisena koko tutkimuksen ajan saattaa johtaa ansariippuvuuden kehittymiseen (Amstrup ym., 2005). Ansariippuvuudesta (engl. trap dependence) puhutaan silloin, kun yksilöiden pyynti vaikuttaa jollain tapaa yksilön kiinnijäämis- tai havaitsemistodennäköisyyteen tutkimuksen seuraavilla havaintojaksoilla (Pradel & Sanz-Aguilar, 2012). CJS-mallin toiminnallisiin oletuksiin kuuluu

samansuuruinen kiinnijäämistodennäköisyys eläinyksilöiden välillä ja ansariippuvuuden takia tämä oletus ei täyty (Amstrup ym., 2005). Eläinyksilöiden ansariippuvuutta voi ilmetä, 1) kun yksilöitä pyydetään fyysisesti syöttien avulla, 2) kun tutkimuksen havaintoja tekevä henkilö vieraillee liian usein samoilla tutkimusalueen paikoilla, 3) jos tutkimusalueen luonnon heterogeenisuus tekee osan alueesta helpompikulkuseksi ja eläinten havaitsemistodennäköisyys on siellä suurempi, tai 4) yksilöiden ikä, sukupuoli tai sosiaalinen tila ei ole tiedossa, mutta se vaikuttaa yksilöiden kiinnijäämistodennäköisyyksiin (Pradel & Sanz-Aguilar, 2012).

Ansariippuvuus voi olla laatunsa mukaan positiivista tai negatiivista (Lebreton ym., 1992). Positiivisesta ansariippuvuudesta (engl. trap-happy) on kyse silloin, kun eläinyksilöt esimerkiksi hakeutuvat pyydykseen syötin perässä (Amstrup ym., 2005) tai samoja lintuyksilöitä havaitaan todennäköisemmin uudestaan tutkimuksen aikana (Lebreton ym., 1992). Negatiivinen ansariippuvuus (engl. trap-shy) ilmenee tutkimuksen peräkkäisillä havaintojaksolla, joissa eläinyksilö esimerkiksi kokee pyynnin negatiiviseksi ensimmäisellä pyynti- tai merkintäkerralla (Amstrup ym., 2005). Tällaisen yksilön takaisinpyynnin todennäköisyys on tulevaisuudessa pienempi kuin muilla tutkimusalueen yksilöillä, jos yksilö oppii väistämään negatiivista kokemusta (Amstrup ym., 2005). Eläinyksilöiden on kuitenkin havaittu unohtavan ansojen läsnäolon ajan kuluessa ja tätä voidaan hyödyntää käyttämällä tutkimuksessa pidempiä havaintojaksojen aikavälejä (Pradel & Sanz-Aguilar, 2012).

Ansariippuvuus on hyvin yleinen ilmiö merkintä-takaisinpyyntitutkimuksissa, mutta sen muodostamaa virhettä voidaan korjata (Pradel & Sanz-Aguilar, 2012). Mallinnuksessa ansariippuvuuden olemassaoloa pyritään aluksi havaitsemaan GOF-testien avulla (Lebreton ym., 1992). Ansariippuvuuden oletetaan olevan vahvinta merkintää ja pyyntiä seuraavalla havaintojaksolla (Pradel, 1993). Tämä otetaan malleissa huomioon parametrisoimalla kiinnijäämistodennäköisyys uusiin kategorioihin sen mukaan, että nähtiinkö yksilö edellisellä kerralla vai ei (Lebreton ym., 1992). Näin säilyvyyden ja kiinnijäämistodennäköisyyden estimaateille voidaan saada huomattavasti tarkempia arvoja ansariippuvuudesta huolimatta (Lebreton ym., 1992).

Väliaikainen emigraatio voi tutkimusalueen reuna-alueilla vaikuttaa mallinnuksen tuloksiin samalla tavalla kuin ansariippuvuus eli luoden epätäydellistä havaitsemista (engl. imperfect detection; Sandercock, 2020). Väliaikaisessa emigraatiossa reuna-alueen yksilöt voivat hetkellisesti poistua tutkimusalueelta ja tästä seuraa niiden pienempi kiinnijäämis- tai

havaitsemistodennäköisyys (Royle & Young, 2008). Tämä voidaan ottaa mallinnuksessa huomioon, kun aineisto on muodostettu niin, että jokaiselle merkitylle tai havaitulle yksilölle merkitään ylös niiden tilallinen sijainti tutkimusalueella (Royle & Young, 2008). Nämä tilallisesti eksplisiittiset mallit (engl. spatially explicit models) yhdistävät havaintohistoriat yksilöiden maantieteelliseen sijaintiin ja niiden avulla voidaan arvioida näennäistä säilyvyyttä suhteessa yksilöiden paikalliseen liikkumiseen tutkimusalueella (Sandercock, 2020). Ansariippuvuuden mallintamisen tavoin myös emigraatiosta aiheutuvaa vääristymää voidaan parantaa lisäaineistojen avulla CJS-mallin tilallisilla versioilla (engl. spatial CJS-model; Sandercock, 2020).

4.2 Merkintöjen häviäminen

Eläinten merkintä suoritetaan niin, että merkit ovat myöhemmin helposti luettavissa eläintä häiritsemättä. Merkintä-takaisinpyyntimenetelmät ovat hyvin yleisiä lintujen tutkimisessa ja tavallisesti linnut merkitään värillisillä ja metallisilla jalkarenkailla tai muiden merkkien kuten kaulapantojen avulla (Nichols & Hines, 1993). Käytännöllisistä merkintätavoista huolimatta merkit voivat irrota eläimiltä ajan myötä ja tämä aiheuttaa negatiivisen virheen säilyvyyden analysointiin, kun yksilöä ei voida tunnistaa aiemmin merkityksi (Nichols & Hines, 1993). Merkintöjen häviäminen (engl. tag loss) voi olla ajallisesti tasaista tai riippuvaista merkinnästä kuluneesta ajasta, sekä ikä- tai sukupuolisidonnaista (Nichols & Hines, 1993). Merkintöjen häviämisestä muodostuvaa virhettä varten on kehitetty useita erilaisia malleja ottamaan tämä ilmiö huomioon (Nichols & Hines, 1993). Näiden mallien oletukset perustuvat pitkälti merkintöjen häviämisen laatuun, eli edellä mainittuihin riippuvaisuustekijöihin, kuten merkintöjen häviämisen homo- tai heterogeenisuuteen (Nichols & Hines, 1993).

5. Radio- ja satelliittiseuranta

Teknologian kehittyminen viimeisten vuosikymmenten aikana varsinkin radiotelemetrian alalla on luonut merkintä-takaisinpyyntitutkimuksille uusia mahdollisuuksia. Radio- ja satelliittilähettimien käyttö edes osittain tutkimuksen eläinten merkinnässä voi auttaa säilyvyyden mallintamisessa, vaikka yksilöt muuttaisivat pois tutkimusalueelta (Sandercock, 2020). Osittain lähettimien avulla muodostettua yksilöiden maantieteellisen sijainnin sisältävää

lisäaineistoa voidaan hyödyntää monitilallisten mallien avulla (Sandercock, 2020). Tämä on huomattava etu emigraatiosta muodostuvan virheen korjaamiseen (Sandercock, 2020). Radiotelemetrian hyödyntämisen haitat ovat lähinnä logistisia ongelmia, joita ovat lähettimen koon vaikuttaminen laitteen virtalähteen kestävyyteen ja tutkimuksen budjetin riittävyys välineiden korkeiden hintojen vuoksi (Sandercock, 2020). Toisaalta tutkimuksen rahoitus voi tästä syystä vaikuttaa suoraan tutkimuksen otannan kokoon (Sandercock, 2020). Toinen huomioitava asia tutkimuksen suunnittelussa on se, että lähettimien kiinnitys eläimiin saattaa vaikuttaa eläinten säilyvyyteen (Sandercock, 2020) tai käyttäytymiseen (Cooch, 2017b).

Kokonaan radio- tai satelliittilähettimien avulla muodostettua aineistoa voidaan mallintaa tunnetun kohtalon malleilla (engl. known fate models) ja ne pystyvät nimensä mukaisesti tarkasti arvioimaan eläinyksilöiden kohtalon joko eläväksi tai kuolleeksi (Cooch, 2017b). Nämä mallit keskittyvät havaintojaksojen väliseen yksilöiden säilyvyyden arviointiin ja mallintamisen tulokset ovat erittäin tarkkoja yksilöiden tunnetun kohtalon vuoksi (Cooch, 2017b). Mallintamisessa eläinyksilöiden kiinnijäämistodennäköisyyttä ei tarvitse ottaa huomioon, sillä sen oletetaan olevan täydellistä eli sen parametrit saavat arvon 1,0 (Cooch, 2017b). Mallintaminen yksinkertaistuu tästä syystä huomattavasti (Cooch, 2017b). Tunnetun kohtalon malleja voidaan hyödyntää myös sessiilien organismien, kuten esimerkiksi kasvien tutkimisessa (Cooch, 2017b). Tunnetun kohtalon mallien havaintohistoria eroaa tavallisen CJS-mallin aineistosta niin, että havaintojaksojen koodit ilmoitetaan kahdella peräkkäisellä numerolla yhden sijasta (Cooch, 2017b). Ensimmäinen numero kuvastaa havaintojaksolla tapahtunutta merkintää ja toinen numero yksilön kohtaloa joko elävänä (1) tai kuolleena (0; Cooch, 2017b). Radio- tai satelliittilähettimien käyttöön voi liittyä lähettimien rikkoutuminen tutkimuksen aikana ja tällöin oletus täydellisestä kiinnijäämistodennäköisyydestä (1,0) epäonnistuu (Cooch, 2017b). Tämän vuoksi havaintohistoriaa voidaan joutua sensuroimaan eli tutkimuksen otoskokoa pienennetään, jotta lähettimien epäonnistumisista ei koidu virhearviota analyysille (Cooch, 2017b).

Kanadassa toteutettiin tunnetun kohtalon malleilla radiolähetintutkimus seuraamalla noin 250 karibua/poroa (*Rangifer tarandus*) 30 vuoden ajan (Schmelzer ym., 2020). Tutkimusryhmä seurasi intensiivisesti eläinten liikkumista niihin asennettujen erilaisten radiolähettimien avulla. Lähettäjiä jouduttiin vaihtamaan noin 2,5 vuoden välein paristojen loputtua ja tutkimuksen aikana tapahtuneet lähettimien epäonnistumiset sensuroitiin aineistosta (Schmelzer ym., 2020). Tutkimuksessa havaittiin, että aikuisten naarasporojen säilyvyys laski tutkimusjakson aikana tapahtuneen lumisateen vähenemisen ja jäätyvän sateen lisääntymisen vuoksi.

6. Yhteenveto

Tutkielmassani esitetyt menetelmät ovat muuttuneet yleisiksi käytännöiksi populaatioekologian merkintä-takaisinpyyntitutkimuksissa. Nämä menetelmät ovat kehittyneet vauhdilla niiden alkuperäisestä käyttöönotosta lähtien ja niiden kehittyminen jatkuu edelleen populaatioekologian monipuolistuessa. Teknologian kehittyminen puolestaan kasvattaa tietokoneiden laskentatehoja, minkä avulla merkintä-takaisinpyyntimallinnuksessa voidaan ottaa mukaan yhä useampia parametrejä arvioimaan haluttua ilmiötä.

Merkintä-takaisinpyyntimenetelmät toimivat vahvoina työkaluina tuottaen luotettavia tuloksia silloin, kun tutkimuksen aineisto on muodostettu laadukkaasti noudattaen käytössä olevien mallien oletuksia. Avoimen populaation malleja sovellettaessa tulosten luotettavuuteen vaikuttavat suoraan tutkimuspopulaation emigraatio ja ansariippuvuus, minkä vuoksi nämä ilmiöt on otettava huomioon mallinnuksessa.

Joskus luonnonpopulaatiot saattavat ilmetä erittäin paikkauskollisina ja lähestulkoon suljetun populaation kaltaisena, jolloin emigraation aiheuttama ongelma voi olla mitätön. Tällaisen populaation tutkiminen voi mahdollistaa merkintä-takaisinpyyntimallien tehokkuuden arvioinnin. Samoin tiedettävästi vahvaa emigraatiota ilmentävän populaation tutkiminen antaa mahdollisuuden testata ja kehittää emigraation huomioivia malleja. Emigraation suhteen nämä kaksi edellä mainittua esimerkkiä muodostavat ääripäät, joiden molempien tutkiminen edistää tieteen kehittymistä yhtä paljon. Esimerkiksi Itämeren alueella laikkumaisissa habitaateissa pesivän etelänsuosirrin (*Calidris alpina schinzii*) tutkiminen mahdollistaa uusien merkintä-takaisinpyyntimallien kehitysaskelien testaamisen. Tällä tavoin saatua tietoa voidaan myöhemmin yleistää muissakin merkintä-takaisinpyyntitutkimuksissa tai kohdepopulaatioissa.

Roger Pradelin ja hänen kumppaniensa 2000-luvun alussa kehittämä E-SURGE-ohjelma (Choquet ym., 2009) on kehittynyt suurella nopeudella viimeisen kahden vuosikymmenen aikana. Kyseinen ohjelma mahdollistaa nykyään tutkijoille monipuolisen alustan merkintä-takaisinpyyntiaineistojen analysoinnille. Analysointiohjelmien helppokäyttöisyyden vuoksi tilastotieteen ymmärtäminen ei ole enää mallintamiselle lähtökohta, mutta ohjelmilla pystytään myös itse muodostamaan ja muokkaamaan malleja tutkimusaineiston tarpeiden mukaan. MARK-ohjelmaa kehitetään edelleen jatkuvasti, mutta E-SURGE:lla pystytään esimerkiksi mallintamaan spatiaalisten CJS-mallien maantieteellistä informaatiota helpommin.

7. Lähteet

- Amstrup, S. C., McDonald, T. L. & Manly, B. F. J. (2005). *Handbook of capture-recapture analysis*. Princeton University Press. <https://doi.org/10.1515/9781400837717>
- Beissinger, S. R. & McCullough, D. R. (toim.). (2002). *Population Viability Analysis*. University of Chicago Press.
- Belda, E. J., Barba, E. & Monrós, J. S. (2007). Resident and transient dynamics, site fidelity and survival in wintering Blackcaps *Sylvia atricapilla*: Evidence from capture-recapture analyses. *Ibis*, 149(2), 396–404. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2007.00657.x>
- Choquet, R., Rouan, L. & Pradel, R. (2009). Program E-Surge: A software application for fitting multievent models. Teoksessa Thomson, D. L., Cooch, E. G. & Conroy, M. J. (toim.), *Modeling demographic processes in marked populations* (s. 845–865). Springer. https://doi.org/10.1007/978-0-387-78151-8_39
- Cilimburg, A. B., Lindberg, M. S., Tewksbury, J. J. & Hejl, S. J. (2002). Effects of dispersal on survival probability of adult yellow warblers (*Dendroica petechia*). *The Auk*, 119(3), 778–789. [https://doi.org/10.1642/0004-8038\(2002\)119\[0778:EODOSP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1642/0004-8038(2002)119[0778:EODOSP]2.0.CO;2)
- Clobert, J., Baguette, M., Benton T. G. & Bullock J. M. (toim.). (2012). *Dispersal ecology and evolution*. Oxford University Press.
- Cooch, E. (2017a). *Program MARK - 'A Gentle Introduction' - Volume I*. Lulu Press. <http://www.phidot.org/software/mark/docs/book/>
- Cooch, E. (2017b). *Program MARK - 'A Gentle Introduction' - Volume II 'Advanced Techniques'*. Lulu Press. <http://www.phidot.org/software/mark/docs/book/>
- Cooper, C. B., Daniels, S. J. & Walters, J. R. (2008). Can we improve estimates of juvenile dispersal distance and survival?. *Ecology*, 89(12), 3349–3361. <https://doi.org/10.1890/08-0315.1>
- Danchin, E., Giraldeau, L. & Cézilly, F. (toim.). (2008). *Behavioural ecology*. Oxford University Press.

- Doligez, B. & Pärt, T. (2008). Estimating fitness consequences of dispersal: a road to 'know-where'? Non-random dispersal and the underestimation of dispersers' fitness. *The Journal of Animal Ecology*, 77(6), 1199–1211. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2008.01446.x>
- Greenwood, P. J. & Harvey, P. H. (1982). The natal and breeding dispersal of birds. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13(1), 1–21. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.13.110182.000245>
- Helcom Red List. (2013). HELCOM Red List of Baltic Sea species in danger of becoming extinct. *Baltic Sea Environment Proceedings*, 140. <https://www.helcom.fi/wp-content/uploads/2019/08/BSEP140-1.pdf>
- Karvonen, J., Orell, M., Rytönen, S., Broggi, J. & Belda, E. (2012). Population dynamics of an expanding passerine at the distribution margin. *Journal of Avian Biology*, 43(2), 102–108. <https://doi.org/10.1111/j.1600-048X.2011.05376.x>
- Lebreton, J., Burnham, K. P., Clobert, J. & Anderson, D. R. (1992). Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: A unified approach with case studies. *Ecological monographs*, 62(1), 67–118. <https://doi.org/10.2307/2937171>
- Martin, A. E. & Fahrig, L. (2018). Habitat specialist birds disperse farther and are more migratory than habitat generalist birds. *Ecology*, 99(9), 2058–2066. <https://doi.org/10.1002/ecy.2428>
- Nichols, J. D. & Hines, J. E. (1993). Survival rate estimation in the presence of tag loss using joint analysis of capture-recapture and resighting data. Teoksessa J. D. Lebreton & Ph. M. North (toim.), *Marked Individuals in the Study of Bird Population* (s. 229–243). Birkhäuser.
- Nichols, J. D., Hines, J. E., Lebreton, J. & Pradel, R. (2000). Estimation of Contributions to Population Growth: A Reverse-Time Capture-Recapture Approach. *Ecology*, 81(12), 3362–3376. <https://doi.org/10.2307/177500>
- Pakanen, V., Lampila, S., Arppe, H. & Valkama, J. (2015). Estimating sex specific apparent survival and dispersal of Little Ringed Plovers (*Charadrius dubius*). *Ornis fennica*, 92(4), 172–186. <https://www.ornisfennica.org/pdf/latest/154Pakanen.pdf>

- Pakanen, V., Orell, M., Votka, E., Rytönen, S. & Broggi, J. (2016). Different Ultimate Factors Define Timing of Breeding in Two Related Species. *PloS one*, 11(9), e0162643. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0162643>
- Pakanen, V. & Thorup, O. (2016). Apparent adult survival of the critically endangered Baltic Dunlin *Calidris alpina schinzii* during a period of strong population decline. *Bird study*, 63(3), 293–302. <https://doi.org/10.1080/00063657.2016.1214812>
- Pakanen, V., Koivula, K., Flodin, L., Grissot, A., Hagstedt, R., Larsson, M., Pauliny, A., Rönkä, N. & Blomqvist, D. (2017). Between-patch natal dispersal declines with increasing natal patch size and distance to other patches in the endangered Southern Dunlin *Calidris alpina schinzii*. *Ibis*, 159(3), 611–622. <https://doi.org/10.1111/ibi.12463>
- Pakanen, V., Koivula, K., Doligez, B., Flodin, L., Pauliny, A., Rönkä, N. & Blomqvist, D. (2022). Natal dispersal does not entail survival costs but is linked to breeding dispersal in a migratory shorebird, the southern dunlin *Calidris alpina schinzii*. *Oikos*, 2022(8), e08951. <https://doi.org/10.1111/oik.08951>
- Paradis, E., Baillie, S. R., Sutherland, W. J. & Gregory, R. D. (1998). Patterns of natal and breeding dispersal in birds. *The Journal of Animal Ecology*, 67(4), 518–536. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.1998.00215.x>
- Pradel, R. (1993). Flexibility in survival analysis from recapture data: handling trap-dependence. Teoksessa J. D. Lebreton & Ph. M. North (toim.), *Marked Individuals in the Study of Bird Population* (s. 29–37). Birkhäuser.
- Pradel, R. (1996). Utilization of capture-mark-recapture for the study of recruitment and population growth rate. *Biometrics*, 52(2), 703–709. <https://doi.org/10.2307/2532908>
- Pradel, R., Hines, J. E., Lebreton, J. D. & Nichols, J. D. (1997). Capture-recapture survival models taking account of transients. *Biometrics*, 53(1), 60–72. <https://doi.org/10.2307/2533097>
- Pradel, R. & Sanz-Aguilar, A. (2012). Modeling trap-awareness and related phenomena in capture-recapture studies. *PloS one*, 7(3), e32666. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0032666>

- Royle, J. A., & Young, K. V. (2008). A hierarchical model for spatial capture-recapture data. *Ecology*, 89(8), 2281–2289. <https://doi.org/10.1890/07-0601.1>
- Sandercock, B. K. (2020). Mark-recapture models for estimation of demographic parameters. Teoksessa Murray, D. L. & Sandercock, B. K. (toim.), *Population Ecology in Practice* (s. 157–190). Wiley-Blackwell.
- Schmelzer, I., Lewis, K. P., Jacobs, J. D. & McCarthy, S. C. (2020). Boreal caribou survival in a warming climate, Labrador, Canada 1996–2014. *Global ecology and conservation*, 23, e01038. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2020.e01038>
- Swift, R. J., Anteau, M. J., Ellis, K. S., Ring, M. M., Sherfy, M. H. & Toy, D. L. (2021). Dispersal distance is driven by habitat availability and reproductive success in Northern Great Plains piping plovers. *Movement ecology*, 9(1), 59. <https://doi.org/10.1186/s40462-021-00293-3>
- Thorup, O. (toim.). (2006). *Breeding waders in Europe 2000*. International Wader Study Group.
- White, G. C. & Burnham, K. P. (1999). Program MARK: Survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study*, 46(sup1), 120–139. <https://doi.org/10.1080/00063659909477239>
- White, G. C., Burnham, K. P. & Anderson, D. R. (2001). Advanced features of Program Mark. Teoksessa Field, R., Warren, R. J., Okarma, H. & Sievert, P. R. (toim.), *Proceedings of the Second International Wildlife Management Congress* (s. 368–377). The Wildlife Society.