

# Dynaaminen populaatiomalli Suomen valkohäntäkauriille

Sovelluskohteena Pöytyän riistanhoitoyhdistys

Tiia Arjoranta

Tilastotieteen pro gradu -tutkielma

Jyväskylän yliopisto  
Matematiikan ja tilastotieteen laitos  
17. lokakuuta 2012



## Esipuhe

Aloitin Pro Gradu -tutkielman suunnittelun syksyllä 2010. En tuolloin tuntenut tutkielmassa käytettyjä menetelmiä tai kohde-eläintä millään tavalla. Aluksi - ja toisinaan myöhemminkin - edessä oleva työmäärä tuntui valtavalta. Oli kuitenkin yksi ajatus, joka sai jatkamaan lähes tilanteessa kuin tilanteessa: vasat ovat somia.

Ilman muiden ihmisten apua tutkielmani ei olisi päässyt alkuun, saati sitten valmistunut koskaan. Haluankin kiittää Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitosta mielenkiintoisen aiheen ja tutkielman tekoon liittyvän harjoittelupaikan tarjoamisesta. Laitoksen hirvieläinten kannanarvioinnin asiantuntija Jyrki Puseniuksen tietämys osoittautui sängen tärkeäksi tutkielman valmistelussa. Kiitokset kuuluvat myös tällä hetkellä sovelluskäytössä olevan kannanlasentamallin kehittäjä Jukka Purhoselle.

Kiitän Tuomas Kukkoa tiedollisista ja taidollisista vinkeistä sekä mahdollisuudesta tarkastella hänen hirville kehittämänsä Alces-mallia esimerkkinä populaatiodynamiikkamallista. Tutkielman ohjaajana Harri Högmänder oli erinomainen: hän kannusti, opasti oikeaan suuntaan ja jaksoi antaa korjausehdotuksia kerta toisensa jälkeen. Olen hyvin kiitollinen myös aikataulujen suhteen saamistani vapauksista.

Jouni Helskeen ja Tuomas Rajalan tavoin monet muutkin Jyväskylän yliopiston matematiikan- ja tilastotieteen laitoksen henkilökunnan jäsenet antoivat oman panoksensa tutkielman saattamiseksi valmiiksi. Kiitos siitä heille. Antti Penttinen auttoi jopa tietämättään.

Kiitän lukuvuoden 2010–2011 tilastotieteen Pro Gradu -seminaarin osallistujia tärkeiden korjausehdotusten tarjoamisesta, ystäviä kannustamisesta ja loputtoman pitkästä pinnasta, sekä kämppekaveria ymmärryksestä huoneeseensa alituisesti linnoittautunutta mörökölliä kohtaan.

Edellisten lisäksi haluan kiittää erityisesti henkilöitä X, Y ja Z, jotka eivät halua nimiään julkisuuteen, mutta ovat olleet vertaansa vailla henkisinä tukijoina, isääni, joka jaksoi uskoa kykyihini myös silloin, kun se oli täysin tarpeetonta ja Joulupukkia, joka sai tiukan paikan tullen minutkin uskomaan mahdolltomaan.

JYVÄSKYLÄN YLIOPISTO

Matematiikan ja tilastotieteen laitos

**Arjoranta, Tiia:** Dynaaminen populaatiomalli Suomen valkohäntäkauriille  
Sovelluskohteena Pöytyän riistanhoitoyhdistys

Tilastotieteen pro gradu -tutkielma, 63 s.

Lokakuu 2012

---

### Tiivistelmä

Valkohäntäkauris (*Odocoileus virginianus*) on Yhdysvalloista Suomeen tuotu vieraslaji. Kauriiden ja autojen yhteentörmäykset ovat lisääntyneet kauriiden määrän kasvaessa. Kolareiden ja muiden kauriista aiheutuvien haittojen vähentämiseksi kannan kokoa säädellään metsästämällä. Vuosittaisten metsästyslupien määrä päätetään kannan koon arvioiden perusteella. Tässä työssä esitellään uusi tapa arvioida Suomen valkohäntäkauriiden kantaa.

Vuosittain metsästettyjen valkohäntäkauriiden lukumäärät tunnetaan metsästäjien ilmoitusten perusteella. Lisäksi metsästäjät antavat oman arvionsa metsästysalueensa metsästyksen jälkeisestä kauriiden kannasta. Tässä tutkielmassa kuvataan näitä tietoja hyödyntävä Bayes-tilastotieteen malli kauriiden määrän estimoimiseksi. Malli huomioi kauriiden elämänkierron eli populaatiodynamiikan aiheuttaman luonnollisen muutoksen kannan kokoon.

Bayes-tilastotieteessä tehdään ennako-oletuksia tuntemattomien muuttujien jakaumista. Muuttujien arvioituja jakaumia sanotaan prioreiksi. Myös tunnettuun aineistoon liitetään jakaumia, joiden avulla muodostetaan uskottavuusfunktio. Yhdistämällä priorijakaumat, aineisto ja uskottavuusfunktio päädytään posteriorijakaumaan. Tässä monimutkaisen mallin muuttujien marginaaliposterioreita on laskennan helpottamiseksi simuloitu Metropolisin-Hastingsin ja Gibbsin algoritmeilla, niihin pohjautuvilla menetelmillä sekä *slice sampling* -menetelmän avulla.

Marginaaliposteriorit paljastavat aineiston sisältämän tiedon tuntemattomista muuttujista. Simulointien myötä saadaan myös arviot kauriiden määrille kunakin vuonna. Mallista saatuja kanta-arvioita voidaan verrata metsästäjien jäävän kannan arvioihin.

Tässä tutkielmassa malli on sovitettu Pöytyän riistanhoitoyhdistyksen aineistolle. Mallin ja metsästäjien kanta-arviot ovat samansuuntaisia, joskin mallin arviot vaihtelevat metsästäjien arvioita vähemmän. Niukallakin aineistolla kauriiden lukumäärän vaihteluvälistä on saatu kohtuullisen kapea.

---

**Avainsanoja:** valkohäntäkauris, valkohäntäpeura, kannanlaskenta, Bayes, populaatiomalli, simulointi, MCMC, riistanhoito

# Sisältö

<b>1</b>	<b>Johdanto</b>	<b>1</b>
<b>2</b>	<b>Suomen valkohäntäkauriista</b>	<b>3</b>
2.1	Lajin levittäytyminen Suomessa . . . . .	3
2.2	Lisääntyminen . . . . .	5
<b>3</b>	<b>Valkohäntäkauriin metsästys</b>	<b>6</b>
<b>4</b>	<b>Aineisto</b>	<b>7</b>
<b>5</b>	<b>Bayes-tilastotieteestä</b>	<b>10</b>
5.1	Bayes-tilastotieteen perusteita . . . . .	10
5.2	Markovin ketjut ja MCMC . . . . .	11
5.3	Metropolis-Hastingsin ja Gibbsin algoritmit . . . . .	13
5.4	Slice sampling . . . . .	15
5.5	Suunnattu sykkitön graafi eli DAG . . . . .	18
<b>6</b>	<b>Dynaaminen populaatiomalli</b>	<b>19</b>
6.1	Matriisiesitys odotusarvoille . . . . .	19
6.2	Tila-avaruusmallit . . . . .	22
<b>7</b>	<b>Mallin konstruointi valkohäntäkauriille</b>	<b>23</b>
7.1	Valkohäntäkauriin dynamiikkamalli . . . . .	23
7.2	Kaurispopulaation alkutila . . . . .	27
7.3	Priorit tuntemattomille parametreille . . . . .	27
7.4	Dynamiikkamalli tiheysfunktioilla esitettynä . . . . .	30
7.5	Uskottavuus valkohäntäkauriille . . . . .	32
7.6	Kaurismallin posteriori . . . . .	32
7.7	Kaurismallin tietokoneajoista . . . . .	33
<b>8</b>	<b>Tuloksia</b>	<b>36</b>

<b>9 Pohdinta</b>	<b>40</b>
<b>Lähteet</b>	<b>43</b>
<b>A Merkintöjä</b>	<b>44</b>
<b>B Koodit</b>	<b>45</b>
<b>C Lisätietoa kauriista</b>	<b>48</b>
C.1 Valkohäntäkauriin ulkomuoto . . . . .	48
C.1.1 Iänmääritys . . . . .	49
C.2 Pedot . . . . .	49
C.3 Ravinto, laumat ja liikkuminen . . . . .	50
C.4 Käyttäytymisestä . . . . .	51
C.4.1 Kauriiden käyttäytyminen auton kohtaamistilanteessa .	51
<b>D Kuvat</b>	<b>52</b>

# 1 Johdanto

Lajin *Odocoileus virginianus* edustajat tunnetaan Suomessa yleisesti peuroina, valkohäntäpeuroina ja valkohäntäkauriina. Tässä tutkielmassa käytettäväksi nimeksi on valittu valkohäntäkauris. Valkohäntäkauris on tuotu Suomeen Yhdysvaltojen Minnesotasta. Ensimmäiset yksilöt saapuivat Vesilahdelle Laukon kartanoon vuonna 1934. Keväällä 1938 elossa olleet uros, kolme naarasta ja kaksi vasaa pääsivät vapauteen. Kanta alkoi kasvaa nopeasti, ja vuonna 1948 kauriita oli jo noin sata. Valkohäntäkauriiden määrä ylitti 10 000:n rajan vuonna 1973, jolloin ne olivat levittäytyneet ainakin Varsinais-Suomeen, Uudellemaalle, Kanta-Hämeen itäosiin ja Satakunnan länsiosiin. (Moilanen ja Vikberg, 1986.) Nykyään Lapin ja Kainuun riistanhoitopiirit ovat Suomen ainoat riistanhoitopiirit, joissa valkohäntäkaurista ei tavata (Kairikko ja Ruola, 2005). Kannan kooksi arvellaan noin 40 000 yksilöä (Orava, 2009).

Valkohäntäkauriit ovat olleet viime vuosina osallisina noin 3000 liikenneonnettomuudessa. Keskimäärin joka sadannessa kolarissa syntyy henkilövahinkoja. Kauriskanta on kasvussa, mikä johtaa myös kolareiden lisääntymiseen. Metsätaloudelle valkohäntäkauriit eivät aiheuta suuria vahinkoja, mutta erikoisviljelmille aiheutuvat vahingot voivat olla taloudellisesti mittavia. (Orava, 2009.) Tuhoa syntyy siitä, että valkohäntäkauriit syövät mansikoiden lehtiä. Ne saattavat myös talloa puhki mustat muovit, jotka on asetettu estämään rikkaruohojen kasvua. Tiheät kaurispopulaatiot voivat talloa viljan oraat kuoliaaksi ja syödä suuren määrän lakoontunutta viljaa. Mikäli maataloudessa käytettyyn viherrehuun kulkeutuu heinän seassa runsaasti papanoita, nautakarja voi kieltäytyä syömästä rehua. (Kairikko ja Ruola, 2005.)

Valkohäntäkauriiden kannan koon arviointi perustuu metsästysseurojen ilmoituksiin. Metsästäjät kirjaavat arvionsa jäljelle jäävästä kannasta. Valkohäntäkauriiden kantaa on arvioitu Keski-Suomen riistanhoitopiirin riistapäällikkö Jukka Purhosen kehittämällä takaisinlaskentamenetelmällä. Menetelmässä lasketaan kuinka paljon kauriita on pitänyt olla, jotta ne ovat voineet tuottaa tunnetun saalismäärän. (Orava, 2009.) Vasatuotolla tarkoitetaan vuoden aikana tuotettujen vasojen määrää sataa aikuista eläintä kohden (MKJ, 2007). Biologisten seikkojen pohjalta valkohäntäkauriin vasatuotoksi on arvioitu 65–75 %. Purhosen menetelmässä ei ole huomioitu muun muassa autojen ja petojen aiheuttamia kuolemia. Sen sijaan käytetty vasatuotolluku, 60 %, on ilmeisesti todellista alhaisempi. Käytetyn menetelmän antamat kanta-arviot eivät näytä enää yli kymmeneen vuoteen kertoneen talvehtivan kauriskannan määrää. Metsästyssaalis on ollut niin runsas, että kyetäkseen tuottamaan saaliin kauriskannan vasatuoton olisi pitänyt olla noin 85 %. Tätä pidetään mahdottomana. (Orava, 2009.)

Tässä työssä esitellään Suomen valkohäntäkauriille kehitetty dynaaminen populaatiomalli. Luvun 2 alkupuolella kuvataan valkohäntäkauriiden Suomen historian pääpiirteitä. Sen jälkeen esitellään kauriin ominaisuuksia, jotka liittyvät lajin populaatorakenteen muuttumiseen. Liitteessä C kerrotaan lisää itse kauriista: niiden ulkomuodosta, elintavoista ja käyttäytymisestä sekä kauriita uhkaavista pedoista. Pidän tietoja mielenkiintoisina ja oleellisina tarkasteltavan eläimen metsästyksen kannalta. Tiedot päätyivät liitteisiin, sillä tutkielman tilastollisiin laskelmiin ne eivät vaikuta. Luvussa 3 esitellään Suomen käytäntöjä valkohäntäkauriiden metsästyksessä. Varsinais-Suomessa sijaitsevaa Pöytyää koskeva tutkielman aineisto esitellään luvussa 4. Populaatiomallien rakennusperiaate esitellään luvussa 6. Valittuun malliin ja sen parametreihin liittyvä epävarmuus voidaan ottaa huomioon esimerkiksi Bayeslähestymistavan avulla. Tämän tutkielman mallin laskennassa käytettäviä Bayes-tilastotieteen menetelmiä esitellään luvussa 5. Mallin kaurisaineistoon sovittamiseen liittyviä valintoja selvitetään luvussa 7. Luvussa 8 kerrotaan millaisia tuloksia mallin simuloinneista saadaan. Tuloksia ja mahdollisia parannusehdotuksia malliin mietitään luvussa 9.

Liitteeseen A on listattu tutkielman oleellisia merkintöjä. Liitteessä B on laskennassa käytetty BUGS-koodi (Spiegelhalter ym., 2003). Liitteessä D esitetään kuvin kauriiden vuosien kierto ja dynaaminen populaatiomalli sekä kauriiden elinalueeseen liittyviä karttoja ja simulointituloksia.



## 2 Suomen valkohäntäkauriista

Lajia *Odocoileus virginianus* (engl. white-tailed deer) on kutsuttu Suomessa muun muassa nimillä virginianpeura, laukonpeura ja punapeura. Yleiseen käyttöön 1960-luvulla vakiintui valkohäntäpeura. (Kairikko ja Ruola, 2005.) Vuonna 2004 nimi muutettiin muotoon valkohäntäkauris (Leppäniemi ja Halla, 2006). Tässä tutkielmassa lajiin viitataan nimityksillä valkohäntäkauris ja kauris.

Valkohäntäkauris elää luonnostaan Amerikassa, jossa se on levinnyt Kanadan eteläosista aina Brasiliaan ja Boliviaan asti (Kairikko ja Ruola, 2005). Kauris jakautuu 30 alalajiin. Suomeen tuodut valkohäntäkauriit kuuluvat pohjoiseen alalajiin *Odocoileus virginianus borealis*. (Moilanen ja Vikberg, 1986.)

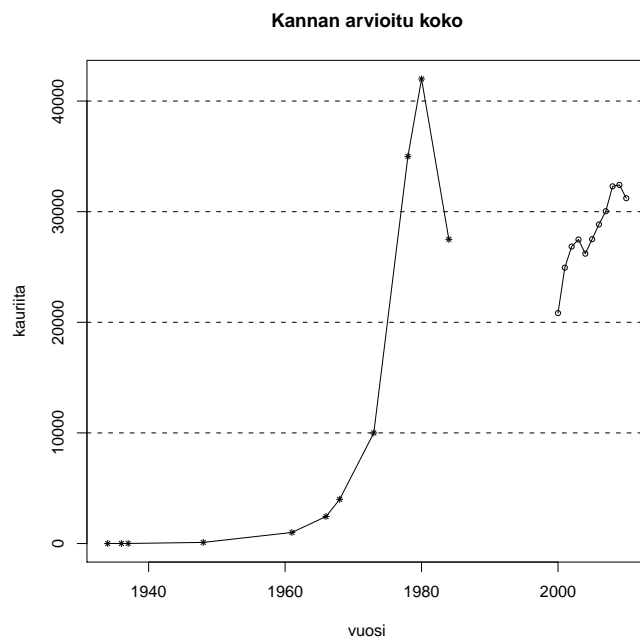
### 2.1 Lajin levittäytyminen Suomessa

Tämä aliluku pohjautuu pääsääntöisesti Moilasan ja Vikbergin (1986) teokseen valkohäntäpeurasta.

Suomen valkohäntäkauriit periytyvät vuosina 1934 ja 1948 Minnesotan osavaltiosta tuoduista kahdesta uroksesta ja kuudesta naaraasta.

Sittemmin kauriit ovat lisääntyneet ja levinneet huomattavasti. Vuonna 1948 niiden kanta oli kasvanut noin sadan yksilön suuruiseksi. Kauriit olivat alkaneet levittäytyä Vesilahden lähikuntiin. 1950-luvulla kanta kasvoi nopeasti. Vuonna 1956 niitä oli noin 200, ja vuonna 1961 kanta oli kasvanut jo tuhanteen yksilöön. Kauriiden määrä ylitti 10 000:n rajan vuonna 1973, jolloin ne olivat levittäytyneet ainakin Varsinais-Suomeen, Uudellemaalle, Kanta-Hämeen itäosiin ja Satakunnan länsiosiin. Nopeaa levittäytymistä on edistetty siirtämällä vuosina 1966–74 yhteensä 99 valkohäntäkaurista uusille alueille. Myöhemminkin on siirretty yksittäisiä kauriita.

Kuvassa 1 esitetään vaihtelevin periaattein määritettyjä kanta-arvioita vuosilta 1934–1984 (Moilanen ja Vikberg, 1986) ja RiistaWebin (2012) jäävän kannan arviot vuosilta 2000–2010. Kuten kuvasta voidaan nähdä, kauriiden kanta on kasvanut 1960- ja 1970-luvuilla lähes eksponentiaalisesti. Vuosien 1980 ja 1981 talvet olivat valkohäntäkauriille ankaria. Kauriit nääntyivät hengiltä, vasatuotanto laski, ja metsästyslupia myönnettiin siihenastinen ennätysmäärä. Vuoden 2000 jälkeen valkohäntäkauriiden kanta on kasvanut jälleen nopeasti.



Kuva 1: Kirjallisuudessa vaihtelevin periaattein määritettyjä kanta-arvioita vuosilta 1934–1984 ja Riistawebin jäävän kannan arviot vuosilta 2000–2010.

Valkohäntäkauriita tavataan kolmessatoista Suomen viidestätoista riistanhoitopiiristä. Vain Lapin ja Kainuun riistanhoitopiireissä ei ole vakituista kanta. (Kairikko ja Ruola, 2005.) Kaurisvasoja on syntynyt niin runsaasti, että metsästyksen jälkeen jäävän kannan arvellaan olevan todellisuudessa virallista kanta-arviota suurempi. Valkohäntäkauriiden lukumääräksi arvellaan noin 40 000 yksilöä (Orava, 2009). Tiheimmillään kanta on Vaasa–Kotka-linjan lounaispuolella (Leppäniemi ja Halla, 2006).

## 2.2 Lisäntyminen

Varhaiskypsät naaraat tulevat kiimaan ensimmäisen elinvuotensa aikana tammikuussa. Suomessa tämä on kuitenkin harvinaista, eivätkä varhaiskypsien naaraiden jälkeläiset tiittävästi vaikuta meillä merkittävästi kannan kasvuun. Valtaosa naaraista ja kaikki urokset tulevat kiimaan ensimmäisen kerran puolitoistavuotiaina. Naaraiden kiima on 2–3 vuorokauden pituinen. Se ajoittuu yleensä marraskuun jälkipuoliskolle. Tiinehtymättömät naaraat tulevat uudelleen kiimaan kuukauden kuluttua. Urosten kiima-aika alkaa syyskuun lopulla tai lokakuussa ja kestää pitkälle lokakuuhun tai jopa tammikuun puolenvälin yli. Kiiman huippuvaihe on marraskuun jälkipuoliskolla (Kairikko ja Ruola, 2005.)

Valkohäntäkauriilla naaraiden tiinehtymisprosentti on 85–90. (Kairikko ja Ruola, 2005). Tiineys kestää 190–220 päivää. Vasat syntyvät toukokuun lopun ja heinäkuun välisenä aikana. Suurin osa syntyy kesäkuussa. Ensimmäistä kertaa vasovat naaraat synnyttävät yhden vasan. Myöhemminä vuosina vasojen lukumäärä on yleensä kaksi, joskus jopa kolme. (Kairikko ja Ruola, 2005.) Vasovista naaraista 14 % saa yhden, 75 % kaksi, 10 % kolme ja 1 % neljä vasaa kerralla (MKJ, 2007). Kuva D.1 liitteessä D havainnollistaa lisääntymiseen liittyvän kierron.

### 3 Valkohäntäkauriin metsästys

Valkohäntäkauriin metsästysaika on vaihdellut runsaasti vuoden 1960 ensimmäisten kaatolupien jälkeen. Aluksi sopivinta metsästyskautta selvitettiin myöntämällä eri pituisia pyyntilupia. Vuodesta 2000 alkaen valkohäntäkauriin metsästyskausi on alkanut syyskuun viimeisenä lauantaina ja päättynyt tammikuun lopussa. (Kairikko ja Ruola, 2005.)

Valkohäntäkauriin metsästyksen tavoitteena on ylläpitää hyväkuntoista ja monihaaraisia sarvia riittävästi tuottavaa kantaa päästämättä kannan kokoa kuitenkaan liian suureksi ympäristön olosuhteisiin nähden. Yhdellä kaatoluvalla saa metsästää yhden aikuisen tai kaksi vasaa. (Leppäniemi ja Halla, 2006.)

Nykyään aikuisia naaraita kaadetaan vähän verrattuna aikuisten urosten ja vasojen kaatomääriin. Metsästäjät arvostavat kaurissaalista ja haluavat sen vuoksi säästellä tuottavinta osaa kannasta. Lisäksi naaraita, joita seuraa alle vuoden ikäinen vasa, ei saa ampua. Kauriit elävät etenkin talvisin perhelaumoissa, joissa vahva naaras ja sen aiemmat tyttäret vasoineen liikkuvat yhdessä. Vasattomia naaraita on siis vaikea tunnistaa varmasti. Kannan pienentämiseksi naaraita tulisi kuitenkin kaataa enemmän. Valkohäntäkauriiden elinalueen riistanhoitoyhdistykset ja -piirit ehdottavatkin vasasuojan poistamista metsästyskauden lopulta, esimerkiksi tammikuulta, jolloin vasat eivät ole enää riippuvaisia emostaan. Silloin ne osaavat jo hankkia talviravintoa, tukeutuvat perhelaumaan ja liikkuvat osan ajasta yksinään. (Orava, 2009.)

Perinteisesti valkohäntäkauriita on metsästetty hirvenmetsästyksen ollessa ohi. Vasattomien naaraiden ja nuorten pukkien valikoiva metsästys olisi kuitenkin helpompaa metsästyskauden alussa iltojen ollessa vielä valoisia. Kauriiden runsaampi kaataminen lokakuussa parantaisi myös liikenneturvallisuutta, sillä kolareiden huippu on marraskuussa. (Orava, 2009.) Suurin osa kolareihin joutuvista valkohäntäkauriista on vasoja tai ylivuotisia eli edellisen vuoden vasoja. Urosvoittoisempi kauriskanta tuottaisi vähemmän jälkeläisiä, jolloin kolareiden määrä vähenisi. (Alhainen, 2009.)

## 4 Aineisto

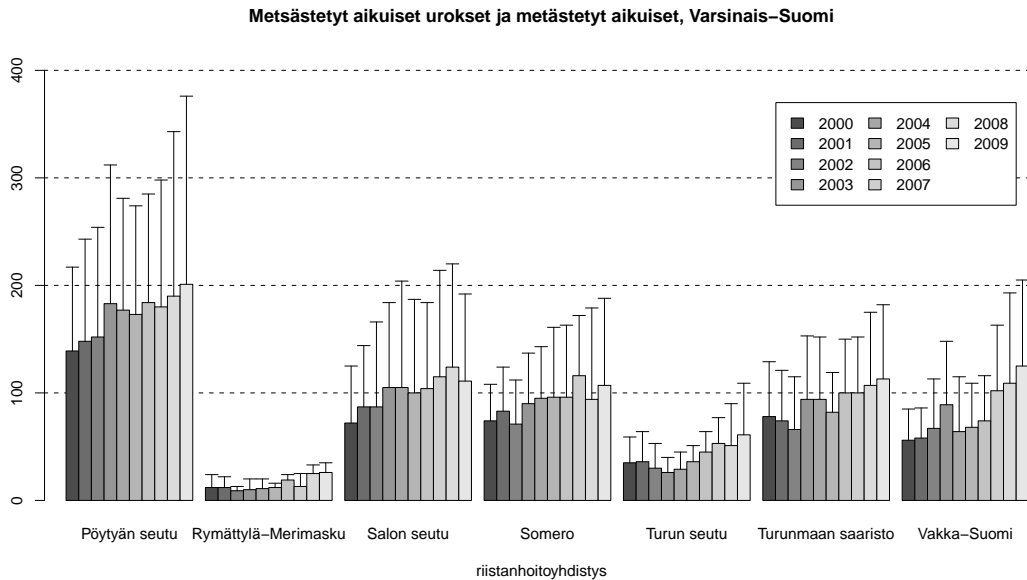
Suomessa on 15 riistanhoitopiiriä, jotka jakautuvat riistanhoitoyhdistyksiin. Valkohäntäkauriita metsästetään Etelä-Hämeen, Etelä-Savon, Keski-Suomen, Kymen, Pohjanmaan, Pohjois-Hämeen, Pohjois-Savon, Ruotsinkielisen Pohjanmaan, Satakunnan, Uudenmaan ja Varsinais-Suomen riistanhoitopiiriesä. Tutkielman aineistoon on koottu vuosilta 2000–2009 vuosikohtaisesti sekä kokonaisilta riistanhoitopiireiltä että kultakin niihin kuuluvilta riistanhoitoyhdistykseltä seuraavien muuttujien arvot:

- Pyyntilupien lukumäärä
- Kaadettujen lukumäärä
  - aikuiset pukit
  - aikuiset naaraat
  - kaikki aikuiset kauriit
  - urosvasat
  - naarasvasat
  - kaikki vasat
  - kaikki kauriit
- Osuudet
  - pyyntilupien käyttöaste
  - vasojen osuus kaikista kaadetuista kauriista
  - urosten osuus kaadetuista aikuisista
  - urosvasojen osuus kaadetuista vasoista
- Arvio jäävän kannan koosta.

Valkohäntäkauriiden kannan koon arviointi perustuu metsästysseurojen ilmoituksiin. Metsästäjät kirjaavat arvionsa jäljelle jäävästä kannasta. (Orava, 2009.)

Aineiston vuosiluvut määräytyvät kalenterivuosien mukaan seuraavasti: Vuodella 2000 tarkoitetaan metsästyskautta, joka on alkoi kalenterivuoden 2000 syksyllä ja jatkui kevättalveen 2001. Vuodesta käytetään myös järjestyslukua 1, sillä kyseessä on aineiston ensimmäinen vuosi. Myöhemmin esiteltävän mallin järjestysluku kattaa ajanjakson vuoden 2000 metsästyskauden alusta seuraavaan metsästyskauteen eli vuoden 2001 metsästyskauteen. Muut vuosiluvut määräytyvät vastaavalla tavalla.

Tässä tarkastellaan Varsinais-Suomen riistanhoitopiirin kauriita. Kuvassa 2 esitetään aakkosjärjestyksessä viimeisten kahdeksan riistanhoitoyhdistyksen metsästettyjen aikuisten urosten ja kaikkien metsästettyjen aikuisten kauriiden lukumäärät.

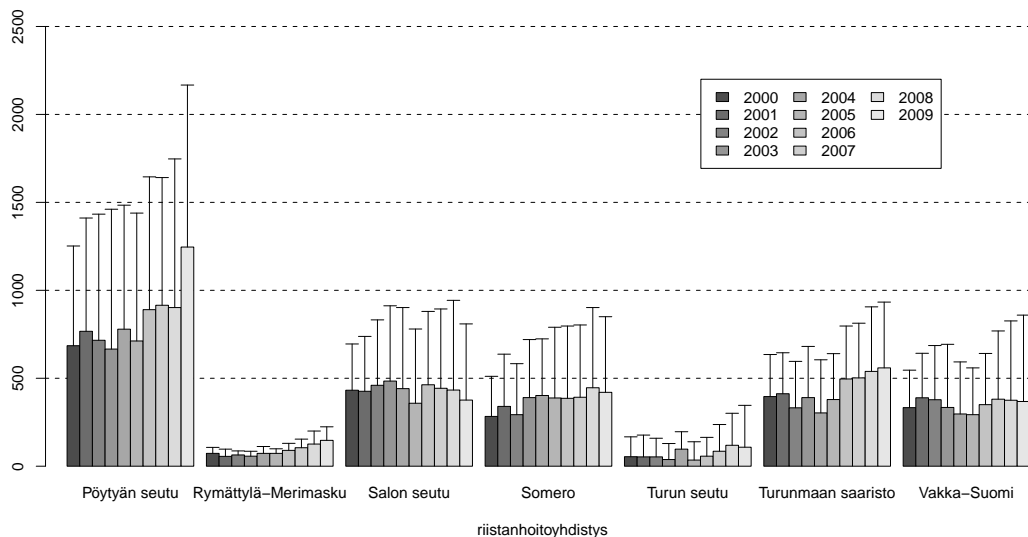


Kuva 2: Pylväät kuvaavat metsästettyjen aikuisten urosten ja ”viikset” kaikkien metsästettyjen aikuisten lukumääriä. Valikoima Varsinais-Suomen riistanhoitoyhdistyksistä. Vuodet 2000–2009.

Kuvasta 2 voidaan huomata, että metsästettyjen aikuisten kauriiden määrät vaihtelevan yhdistyksittäin, mutta yleistrendi on ollut kasvava. Siitä huolimatta kuvasta 3 huomataan valkohäntäkauriiden kannan pysyneen metsästäjien arvioiden mukaan jokseenkin samana tai jopa kasvaneen.

Pöytyän seudun riistanhoitoyhdistyksen alueella kauriita on runsaasti ja trendi on kasvava. Tässä tutkielmassa sovitetaan malli Pöytyän seudun aineistolle. Mallin sovittamisessa käytetty aineisto esitetään taulukossa 1.

Jäävän kannan arvio ja arvio koko kannasta, Varsinais-Suomi



Kuva 3: Pylväät kuvaavat arvioita kauriiden jäävästä kannasta. ”Viikset” esittävät kannan arvioita ennen metsästyskautta. Niihin on summattu jäävän kannan arviot ja metsästetyt kauriit. Valikoima Varsinais-Suomen riistanhoitoyhdistyksistä. Vuodet 2000–2009.

Taulukko 1: Pöytyän riistanhoitoyhdistyksen alueella metsästetyt naaras- ja urosvasat (h.yf ja h.ym), aikuiset naaraat (h.f) ja aikuiset urokset (h.m) sekä metsästäjien arvio metsästyksen jälkeen jäävästä kannasta. Vuodet 2000–2009.

vuosi	h.yf	h.ym	h.f	h.m	jaava.kanta
1 (2000)	155	195	78	139	685
2 (2001)	188	213	95	148	767
3 (2002)	230	233	102	152	716
4 (2003)	220	263	129	183	666
5 (2004)	197	227	104	177	779
6 (2005)	232	221	101	173	712
7 (2006)	220	250	101	184	890
8 (2007)	218	210	118	180	915
9 (2008)	241	261	153	190	902
10 (2009)	240	305	175	201	1246

## 5 Bayes-tilastotieteestä

Tässä luvussa esitellään Bayes-tilastotieteen perusteita, Markovin ketju sekä kolme Markovin ketjujen simuloinnissa käytettävää algoritmia: Metropolis-Hastingsin algoritmi, Gibbsin algoritmi ja *Slice sampling*. Tutkielman simuloinneissa käytetty BUGS-ohjelma hyödyntää näitä algoritmeja ja niiden muunnelmia (Spiegelhalter ym., 2003). Luvun 5 teoria pohjautuu Carlinin ja Louisin (1997), Nealin (2003), Davisonin (2009) sekä Besbeas ym. (2009) tilastomenetelmiä kuvaaviin teoksiin.

### 5.1 Bayes-tilastotieteen perusteita

Oletetaan, että satunnaismuuttujan  $Y$  jakauma tunnetaan ehdolla  $\theta = \{\theta_1, \dots, \theta_k\}$ . Havaittu aineisto  $\mathbf{y} = \{y_1, \dots, y_n\}$  on otos muuttujan jakaumasta. Aineisto voidaan esittää uskottavuusfunktiona  $p(\mathbf{y}|\theta)$ , joka on diskreetille aineistolle pistetodennäköisyysfunktio ja jatkuvalla aineistolle tiheysfunktio.

Bayes-tilastotieteessä määritellään uskottavuusfunktion lisäksi priorijakaumat  $\pi(\theta)$ , jotka käsittävät ennakkotiedon tuntemattomista parametreista. Priorijakaumat määrätään ennen aineiston keruuta tai analysointia. Ennakkotieto parametrien  $\theta$  todennäköisyyksistä on subjektiivista, joten Bayes-tilastotieteen sanotaan perustuvan subjektiivisiin todennäköisyyksiin. Priorijakaumien sisältämiä ennakkotietoja muokataan uskottavuusfunktion  $p(\mathbf{y}|\theta)$  ja aineiston avulla, jolloin päädytään tarkasteltavien parametrien posteriorijakaumaan.

Posteriorijakauma on ehdollinen todennäköisyysjakauma  $p(\theta|\mathbf{y})$ , joka voidaan määrittellä Bayesin kaavalla

$$p(\theta|\mathbf{y}) = \frac{\pi(\theta)p(\mathbf{y}|\theta)}{p(\mathbf{y})} = \frac{\pi(\theta)p(\mathbf{y}|\theta)}{\int \pi(\theta')p(\mathbf{y}|\theta')d\theta'}.$$

Posteriorissa esiintyvän skaalaustermin  $p(\mathbf{y})$  laskeminen on usein haastavaa tai jopa mahdotonta. Sen voidaan kuitenkin todeta olevan vakiotermi, jolloin posteriori on suoraan verrannollinen priorin ja uskottavuuden tuloon

$$p(\theta|\mathbf{y}) \propto \pi(\theta)p(\mathbf{y}|\theta).$$



Valitsemalla prioriksi uskottavuusfunktion  $p(\mathbf{y} | \theta)$  **konjugaattijakauma** päädytään posteriorijakaumaan, joka kuuluu samaan jakaumaperheeseen kuin itse priori. Eksponenttiseen perheeseen kuuluvilla jakaumilla on olemassa konjugaattipriori (Carlin ja Louis, 1997). Esimerkiksi binomijakauman konjugaattipriori on beta-jakauma. Olkoon uskottavuusfunktio binomijakauman tiheysfunktio muotoa

$$p(k|n, p) = \binom{n}{k} p^k (1-p)^{n-k}$$

ja priorijakauma beta-jakauma muotoa

$$\pi(p) \propto p^a (1-p)^b .$$

Tällöin posteriorille pätee

$$\begin{aligned} p(p|k, n) &\propto \pi(p) p(k|n, p) \\ &\propto p^{k+a} (1-p)^{n+b-k} . \end{aligned}$$

## 5.2 Markovin ketjut ja MCMC

Posterioria voidaan estimoida verrattain tarkasti Monte Carlo -integroinnin avulla. Tässä luvussa hahmotellaan Monte Carlo -integroinnin, Markovin ketjujen ja MCMC-menetelmien perusteita. Luvussa 5.3 esitellään kaksi ja luvussa 5.4 yksi tapa toteuttaa Monte Carlo -integrointia.

Monte Carlo -integroinnissa estimoidaan integraalia jakamalla integroitava lauseke kahteen osaan  $\beta = \int g(x) dx = \int \phi(x) f(x) dx$ . Jakaumasta  $f(x)$  simuloidaan  $N$  arvoa, jotka muodostavat Monte Carlo -otoksen  $X_i, i = 1, \dots, N$ . Estimaatti alkuperäiselle integraalille saadaan laskemalla keskiarvo

$$\hat{\beta} = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^N \phi(X_i).$$

Estimaatti on harhaton niin riippumattomalla kuin riippuvalla otoksella. Suurten lukujen lain nojalla integraalin arvio tarkentuu Monte Carlo -otoksen eli simulointien lukumäärän  $N$  kasvaessa.

Sovelletaan Monte Carlo -integrointia Bayes-tilastotieteeseen. Nyt  $x = \theta$ ,  $\phi(x) = \phi(\theta)$ ,  $f(x) = p(\theta|\mathbf{y})$  ja parametrivektori  $\theta \sim p(\theta|\mathbf{y})$ . Monte Carlo -integroinnin avulla voidaan laskea estimaatti esimerkiksi posteriorijakauman keskiarvolle tai varianssille.

Markovin ketjuihin perustuvissa Monte Carlo -menetelmissä (*Markov Chain Monte Carlo*, *MCMC*) luodaan Markovin ketju, joka edetessään konvergoi kohti toivottua raja- eli tasapainojakaumaa. Tämä jakauma on posteriorijakauma  $p(\theta|\mathbf{y})$ , joka tunnetaan normalisointivakiota vaille. Riittävän pitkälle edetessään ketju siis suorittaa otantaa posteriorista. Määritellään seuraavaksi Markovin ketju, ketjun pituus  $N$  ja lämmittelyjakso  $B$ .

Markovin ketjut voidaan määritellä diskreetti- tai jatkuva-aikaisille muuttujille. Käytännössä tämän tutkielman tilat ovat jatkuvia, mutta ne voidaan diskretisoida. Määritellään yksinkertaisuuden vuoksi Markovin ketjut diskreettiaikaisille muuttujille.

Olkoon  $S$  diskreettiaikainen stokastinen prosessi, jonka tila-avaruus on diskreetti, ja olkoot prosessin  $S$  tilat numeroituvia. Olkoon prosessin alkujakauma  $P(X_0 = s_0)$ . Alkujakauma ja siirtymätodennäköisyydet yhdessä määräävät prosessin. Siirtymätodennäköisyys tilasta  $s_{l-1}$  tilaan  $s_l$  eli todennäköisyys siirtyä tilasta  $s_{l-1}$  tilaan  $s_l$  askeleella  $l$  on  $P(X_l = s_l | X_0 = x_0, \dots, X_{l-1} = s_{l-1})$ . Prosessilla on Markovin ominaisuus, mikäli

$$P(X_l = s_l | X_0 = x_0, \dots, X_{l-1} = s_{l-1}) = P(X_l = s_l | X_{l-1} = s_{l-1}).$$

Siirtymätodennäköisyyksiä voidaan kuvata siirtymämatriiseilla

$$\mathbb{P} = \begin{pmatrix} p_{11} & p_{12} & \cdots & p_{1k} \\ p_{21} & p_{22} & \cdots & p_{2k} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ p_{k1} & p_{k2} & \cdots & p_{kk} \end{pmatrix},$$

missä  $p_{ij} = P(i, j) = P(X_l = j | X_{l-1} = i)$ .

Mikäli ketjun siirtymätodennäköisyydet säilyvät samanlaisina kaikissa askelissa  $l = 1, \dots, N$ , kutsutaan ketjua homogeeniseksi. Tasavälisin ajanhetkin havainnoitua Markovin mallia kutsutaan Markovin ketjuksi.

**Ketjun pituus  $N$ :** Monte Carlo -otoksen koko voidaan määritellä posteriorin tunnuslukujen Monte Carlo -virheen avulla. Voidaan esimerkiksi simuloida useita ketjuja, ja vertailla niiden 0.05-prosenttipisteitä parametrille  $\theta$ . Mikäli ketjujen välinen vaihtelu eli Monte Carlo -vaihtelu ei ole liian suuri,  $N$  on riittävän kokoinen.

**Lämmittelyjakso  $B$ :** Ketjua joudutaan simuloimaan lämmittelyjakson  $B$  ("burn-in") ajan ennen kuin se konvergoi. Iteroiduista arvoista voidaan piirtää aikasarja, josta tutkitaan, vaihtuvatko simuloitut arvot suhteellisen nopeasti indeksin  $i$  kasvaessa. Ketju on hyvin sekoittuva, jos posteriorista simuloitavat arvot saattavat vaihdella vähillä askelilla posteriorin kantajan laidasta toiseen. Tällöin posteriorista simuloitavat arvot eivät jää "junnaamaan" useiksi askeliksi samoihin lukuarvoihin. Oletetaan, että  $\theta$ :n arvoilla on nouseva trendi luvusta 0.1 lukuun 0.4, kun  $i=1, \dots, 100$ . Kun  $i > 100$ ,  $\theta$ :n arvot vaihtelevat välillä (0.2, 0.6) siten, että keskiarvo vaihtelee pysytellen kuitenkin kaiken aikaa hyvin lähellä lukua 0.4. Tällaisessa tapauksessa lämmittelyjaksoksi voidaan määritellä 100. Lisätietoa konvergenssista ja konvergenssidiagnostiikasta on esimerkiksi SAS-käyttöohjeessa (2012) ja artikkelissa Cowles ja Carlin (1996).

### 5.3 Metropolis-Hastingsin ja Gibbsin algoritmit

Posteriorin simulointi monimutkaisista ja moniulotteisista jakaumista voi osoittautua haasteelliseksi. Tämän tutkielman simuloinneissa käytetty BUGS-ohjelma hyödyntää laskelmissaan muun muassa Metropolis-Hastingsin algoritmia ja Gibbsin algoritmia, sekä näiden muunnelmia (Spiegelhalter ym., 2003). Tässä esitellään Metropolis-Hastingsin ja Gibbsin algoritmien perusajatukset. Gibbsin algoritmilla posteriorin lausekkeessa esiintyvä  $n$ -ulotteinen integraali redusoituu  $n$ :ksi yksiulotteiseksi integraaliksi.

**Metropolis-Hastingsin** menetelmä on iteratiivinen. Menetelmän avulla generoidaan otos  $\theta$ :n posteriorista eli  $p(\theta|y)$ :stä seuraavasti: Muuttujalle  $\theta$  valitaan alkuarvo  $\theta_0$  mielivaltaisesti. Markovin ketjun nykyistä arvoa  $\theta_i$  päivitetään generoimalla arvo  $\theta'$  ehdotusjakaumasta  $q(\theta'|\theta_i)$ . Ehdotusjakaumaksi kelpaavat sellaiset jakaumat, joille  $q(\theta'|\theta_i) > 0$  jos, ja vain jos  $q(\theta_i|\theta') > 0$ . Ehdotetusta arvosta  $\theta'$  on siis kyettävä aina siirtymään takaisin arvoon  $\theta_i$ . Muistetaan, että  $\pi(\theta)$  on tuntemattoman parametrin prior. Ehdotusjakaumasta generoitu arvo  $\theta'$  asetetaan arvoksi  $\theta_{i+1}$  (hyväksymis)todennäköisyydellä  $\min\{a(\theta_i, \theta'), 1\}$ , missä

$$a(\theta_i, \theta') = \frac{\pi(\theta')q(\theta_i|\theta')}{\pi(\theta_i)q(\theta'|\theta_i)}.$$

Mikäli  $\theta'$  ei valikoidu arvoksi  $\theta_{i+1}$ , saa  $\theta_{i+1}$  arvon  $\theta_i$ . Ensimmäiset  $B$  iteraatiota ovat ns. lämmittelyjaksoa, jonka aikana ketju hakeutuu kohti tasapainojakaumaa. Lämmittelyjakson jälkeen simuloitut  $N$  iteraatiota ovat approksimatiivinen otos posteriorista ja päätelmät tehdään niiden perusteella.

Valitsemalla Metropolis-Hastingsin algoritmiin ehdotusjakaumaksi englantinkielisellä nimellä *full conditionals* kutsutut ehdolliset jakaumat, päädytään **Gibbsin algoritmiin**. Gibbsin algoritmilla ehdotusjakaumasta simuloitun arvon  $\theta'$  hyväksymistodennäköisyys on aina 1. Esitellään seuraavaksi nämä ehdolliset jakaumat ja Gibbsin algoritmi.

Olkoon  $Z = (Z_1, \dots, Z_k)$   $k$ -ulotteinen satunnaismuuttujien vektori, jonka yhteistiheysfunktio  $f(z)$  on tuntematon. Gibbsin algoritmin avulla voidaan simuloida jakauman yhteistiheysfunktioita. Menetelmässä oletetaan, että *full conditionals* -jakaumat  $f_i(z_i|muut)$  voidaan estimoida tuntemattomasta yhteistiheysfunktioista huolimatta. Merkitään  $f_i(z_i|muut) = f_i(z_i|z_{-i})$ , missä  $z_{-i} = (z_1, \dots, z_{i-1}, z_{i+1}, \dots, z_k)$ . Gibbsin algoritmissa simuloinnit tehdään jakaumista  $f_i(z_i|z_{-i})$ . Toisin sanoen tarkasteltavia parametreja estimoidaan komponenteittain niin, että muiden parametrien arvot on kiinnitetty simuloitihetkellä.

1. Asetetaan muuttujille  $Z_1, \dots, Z_k$  alkuarvot  $Z^{(0)} = (Z_1^{(0)}, Z_2^{(0)}, \dots, Z_k^{(0)})$ .
2. Suoritetaan ensimmäinen simuloitikierrös:
  - (a) Simuloidaan muuttujalle  $Z_1$  arvo ehdollisesta jakaumasta  $f(z_1|z_2 = Z_2^{(0)}, z_3 = Z_3^{(0)}, \dots, z_k = Z_k^{(0)})$ . Tulokseksi saadaan  $(Z_1^{(1)}, Z_2^{(0)}, Z_3^{(0)}, \dots, Z_k^{(0)})$ .
  - (b) Simuloidaan muuttujalle  $Z_2$  arvo ehdollisesta jakaumasta  $f(z_2|z_1 = Z_1^{(1)}, z_3 = Z_3^{(0)}, \dots, z_k = Z_k^{(0)})$ . Tulokseksi saadaan  $(Z_1^{(1)}, Z_2^{(1)}, Z_3^{(0)}, \dots, Z_k^{(0)})$ .
  - (c) Simuloidaan muuttujalle  $Z_3$  arvo ehdollisesta jakaumasta  $f(z_3|z_1 = Z_1^{(1)}, z_2 = Z_2^{(1)}, z_4 = Z_4^{(0)}, \dots, z_k = Z_k^{(0)})$ . Tulokseksi saadaan  $(Z_1^{(1)}, Z_2^{(1)}, Z_3^{(1)}, \dots, Z_k^{(0)})$ .
  - ⋮
  - (d) Simuloidaan muuttujalle  $Z_k$  arvo ehdollisesta jakaumasta  $f(z_k|z_1 = Z_1^{(1)}, z_2 = Z_2^{(1)}, z_3 = Z_3^{(1)}, \dots, z_{k-1} = Z_{k-1}^{(1)})$ . Tulokseksi saadaan  $(Z_1^{(1)}, Z_2^{(1)}, Z_3^{(1)}, \dots, Z_k^{(1)})$ .
3. Toistetaan simuloiteja yhteensä  $N$  kierroksen verran.

Lopputulokseksi saadaan otos  $Z_1^{(1)}, \dots, Z_1^{(N)}, Z_2^{(1)}, \dots, Z_2^{(N)}, \dots, Z_k^{(1)}, \dots, Z_k^{(N)}$ . Simuloinnin onnistuessa arvojen  $Z_1^{(N)}, Z_2^{(N)}, Z_3^{(N)}, \dots, Z_k^{(N)}$  yhteisjakauma lähestyy muuttujien  $Z_1, \dots, Z_k$  yhteisposteriorijakaumaa, kun  $N \rightarrow \infty$ .

## 5.4 Slice sampling

Tämän *slice sampling* -luvun merkinnät koskevat vain kyseessä olevaa lukua, eikä niitä tule sekoittaa muissa luvuissa esiintyviin merkintöihin.

Nealin (2003) mukaan *slice sampling* soveltuu mille vain jakaumalle, kunhan viipaleen tyypilliselle leveydelle voidaan laskea estimaatti  $w$ .

Olkoon  $X$  muuttuja, jonka jakaumasta halutaan suorittaa otantaa osajoukossa  $R^n$ . Olkoon  $X$ :n tiheysfunktio  $f(x)$ . Otanta voidaan suorittaa  $f(x)$ :n alla olevasta  $(n + 1)$ -ulotteisesta alueesta tasajakaumia hyödyntäen. Oletetaan tässä luvussa, että muuttuja  $X$  on yksiulotteinen. Tällöin *Slice samplingin* perusajatus voidaan esittää lyhyesti.

1. Valitaan alkuarvo  $x_0$ .
2. Suoritetaan simulointikierron. Ensimmäisellä kierroksella  $i = 1$ :
  - (a) Simuloidaan muuttujalle  $Y$  arvo  $y_i$  tasajakaumasta väliltä  $[0, f(x_{i-1})]$ .
  - (b) Valitaan viipaleeksi  $S$  ne  $X$ :n arvot, joille pätee  $f(x) > y_i$ .
  - (c) Simuloidaan muuttujalle  $X$  arvo  $x_i$  äsken valitun viipaleen määrittämästä tasajakaumasta.
3. Toistetaan simulointeja yhteensä  $N$  kierroksen verran.

Yksittäisen simulointikierron vaiheet havainnollistetaan kuvassa 4.

Optimaalisessa tilanteessa  $X$ -muuttujan sopivien arvojen etsiminen algoritmin vaiheessa 2 (b) onnistuu ratkaisemalla käänteisfunktio  $f(x)^{-1}$ . Käänteisfunktion ratkaiseminen analyttisesti voi olla haastavaa, joten viipaleen etsintä toteutetaan yleensä muilla keinoilla. Käytännössä ei lasketa suoraan viipaletta, vaan etsitään mahdollisimman suuren osan halutusta viipaleesta  $S$  sisältävä väli  $I$ . Arvo  $x_{i-1}$  kuuluu aina tälle välille. Löydetty väli  $I$  on leveämpi kuin viipale  $S$ .

Sopivan välin  $I$  etsinnässä voidaan käyttää *stepping-out* -menetelmää. Pisteen  $x_i$  ympärille asetetaan satunnaisesti  $w$ -levyinen väli. Tämä väli on ehdotus väliksi  $I$  eli  $I_p$  ( $p = proposed$ ). Väliä  $I_p$  levennetään lisäämällä  $w$ :n levyinen väli aikaisemman välin  $I_p$  jommalle kummalle puolelle satunnaisesti kunnes välin molemmat päätepisteet ovat viipaleen  $S$  ulkopuolella eli kunnes molemmissa päätepisteissä  $f(x) \leq y_i$ . Yhden päätepisteen osuminen viipaleen ulkopuolelle ei estä  $w$ -levyisen lisäyksen sijoittumista välin  $I_p$  kyseiselle

puolelle. Tarvittaessa välin maksimipituudeksi voidaan asettaa  $mw$ , missä  $m$  on jokin luonnollinen luku. Ehdon  $f(x) \leq y_i$  täytyessä molemmissa välin  $I_p$  päätepisteissä asetetaan  $I = I_p$ .

Väliltä  $I$  suoritetaan otantaa tasajakaumasta kunnes löydetään piste, joka kuuluu viipaleeseen  $S$ . Menetelmän tehostamiseksi väliä  $I$  voidaan kutistaa joka kerta osuttaessa viipaleeseen  $S$  kuulumattomaan arvoon. Olkoot  $L$  ja  $R$  välin  $I$  ja vastaavasti  $\bar{L}$  ja  $\bar{R}$  kutistetun välin  $I_s$  ( $s = \textit{shrunked}$ ) vasen ja oikea päätepiste. Merkitään  $A = S \cap I$ . Arvon  $x_i$  etsimiseen liittyvä algoritmi on yksinkertainen.

$$\bar{L} \leftarrow L, \bar{R} \leftarrow R$$

**Toista:**

$$\begin{aligned} U &\sim \textit{Tas}(0, 1) \\ x_i &\leftarrow \bar{L} + U(\bar{R} - \bar{L}) \\ \text{jos } y &< f(x_i) \text{ ja } x_i \in A, \text{ poistu silmukasta} \\ \text{jos } x_i &< x_{i-1}, \text{ niin } \quad \bar{L} \leftarrow x_i \\ &\text{muuten } \quad \bar{R} \leftarrow x_i \end{aligned}$$

Silmukasta saadaan algoritmin kohdassa 2 (c) etsitty arvo  $x_i$ . Simuloidut arvot  $x_1, \dots, x_N$  muodostavat Markovin ketjun.

Jakauman yksihuippisuus yksinkertaistaa välin  $I$  etsintää. Ehdotusvälin  $I_p$  laajentaminen entistä pienempiin arvoihin voidaan lopettaa, kun välin alarajalla täytyy ensimmäisen kerran ehto  $f(x) \leq y_i$ . Vastaavasti väliä  $I_p$  ei ole syytä laajentaa enää suurempiin arvoihin, kun  $f(x) \leq y_i$  ensimmäisen kerran välin ylärajalla. Väli  $I$  on löydetty, kun ehto pätee sekä välin ala- että ylärajalla.

Moniulotteisilla jakaumilla *Slice sampling* -menetelmää voi käyttää samalla periaatteella kuin yksiulotteisilla jakaumilla. Moniulotteisten jakaumien kohdalla parametreja vain päivitetään yksi kerrallaan.



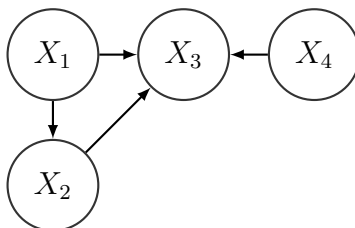
## 5.5 Suunnattu syklitön graafi eli DAG

Muuttujien riippuvuussuhteita voidaan kuvata suunnatuilla syklittömällä graafeilla (*Directed Acyclic Graph, DAG*). Niillä havainnollistetaan usein Bayes-malleja. Graafit koostuvat kärkipisteistä eli solmuista ja nuolista solmujen välillä. Olkoot  $\mathcal{V}$  solmujen muodostama joukko ja  $X = (X_V : V \in \mathcal{V})$  muuttujien muodostama vektori.  $X_{parent(V)}$  on solmun  $X_V$  vanhempisolmu, eli solmu, joka vaikuttaa solmuun  $X_V$ . Muuttujien yhteisjakauma voidaan kirjoittaa ehdollisena tiheysfunktiona

$$p(x) = \prod_{V \in \mathcal{V}} p(x_V | x_{parent(V)}),$$

missä  $x, x_V$  ja  $x_{parent(V)}$  ovat vastaavien muuttujien realisaatioita.

Suunnatussa syklittömässä graafissa ehdolliset todennäköisyydet esitetään solmujen ja nuolten muodostamalla kuvaajalla. Nuolen alkupisteessä kuvattu muuttuja (vanhempisolmu) vaikuttaa nuolen kärkipisteessä kuvattuun muuttuajaan (lapsisolmu). Kokonaisia nuolien muodostamia yhdensuuntaisia syklejä ei sallita. (Consonni ja Leucari, 2001.)



Kuva 5: DAG (*Directed Acyclic Graph*) eli suunnattu syklitön graafi. Ympyrät kuvaavat solmuja, joiden väliset riippuvuussuhteet on esitetty nuolilla.

Kuvassa 5 on esimerkki suunnatusta syklittömästä graafista. Muuttujien  $X_1, X_2$  ja  $X_4$  arvot vaikuttavat muuttujan  $X_3$  arvoon. Lisäksi muuttujan  $X_1$  arvo vaikuttaa muuttujan  $X_2$  arvoon. Tässä tapauksessa muuttujien yhteisjakauma voidaan kirjoittaa tiheysfunktiona

$$p(x) = p(x_1) p(x_2 | x_1) p(x_3 | x_1, x_2, x_4) p(x_4).$$

Tämän tutkielman kaurismallin muuttujien suhteita havainnollistava suunnattu syklitön graafi on liitteessä D.



## 6 Dynaaminen populaatiomalli

Tässä luvussa esitellään dynaamisen populaatiomallin käyttöä. Luvun teoria perustuu käsikirjoitukseen Besbeas ym. (2009) ja artikkeliin Buckland ym. (2007) niiltä osin, kuin erillistä lähdettä ei mainita.

Dynaamisella populaatiomallilla mallinnetaan tietyn ajan kuluessa populaatiossa tapahtuvia lukumäärä- ja rakennemuutoksia. On luontevaa jakaa tarkastelu-aika lisääntymiskausien väliin jäävän jakson mittaisiin paloihin. Tässä aika jaetaan vuoden mittaisiin osiin, mutta tarkasteltavan populaation ominaisuuksista riippuen jakoväli voi olla myös pidempi tai lyhyempi. Kannan kokoon ja rakenteeseen voi vaikuttaa lukematon määrä muuttujia, joista esimerkkeinä toimivat tässä tutkielmassa mallinnetut syntyvyys ja kuolleisuus. Mallintamatta jääviä tapahtumia, jotka saattaisivat osoittautua oleellisiksi, ovat muun muassa muuttoliikkeet populaatioon ja pois populaatiosta. Tässä kuitenkin mallinnetaan vain niitä tapahtumia, joista saadaan tietoa luvussa 4 esitellystä valkohäntäkaurispopulaatiota koskevasta aineistosta.

Populaatiot rakentuvat luonnostaan erilaisista ryhmistä: nuorista ja aikuisista, uroksista ja naaraista. Ryhmien jäsenten sanotaan olevan tiloissa (*state*). Tiloja ovat esimerkiksi nuori naaras ja aikuinen uros. Vuoden aikana kussakin tilassa olevien yksilöiden lukumäärät muuttuvat. Tätä muutosta nimitetään vuosittaiseksi muutosprosessiksi. Vuosittainen muutosprosessi jaetaan erillisiin, lyhyisiin tapahtumiin. Syntyminen lisää nuorten yksilöiden määrää, kun taas selviytymistapahtumassa tiloihin kuuluvien yksilöiden määrät vähenevät. Syntymää, selviytymistä ja muita populaatorakenteeseen vuoden aikana vaikuttavia tapahtumia kutsutaan vuosittaisen muutosprosessin aliprosesseiksi.

Matriisien avulla voidaan ymmärtää ja määritellä monimutkaisiakin malleja liittämällä osia toisiinsa peruslaskutoimituksilla. Hahmotellaan seuraavaksi mallin rakentamista matriisien avulla.

### 6.1 Matriisiesitys odotusarvoille

Dynaamisen populaatiomallin tilojen (esim. vasa, aikuinen naaras) yksilömäärien odotusarvot voidaan esittää matriisien avulla. Vuosi jaetaan tilojen muutoksia selittäviin aliprosesseihin (esim. ikääntymiseen ja syntymiin). Aliprosessit oletetaan peräkkäisiksi diskreetteiksi tapahtumiksi, joille pätee Markovin ominaisuus (katso luku 5.2). Todellisuudessa aliprosessit voivat tapahtua samanaikaisesti. Mallin antamia tuloksia voidaan silti pitää tarkkoina, kunhan osittain samanaikaiset aliprosessit koskevat eri tiloja. Aliprosessien eriaikaisuus pätee tämän tutkielman mallissa.

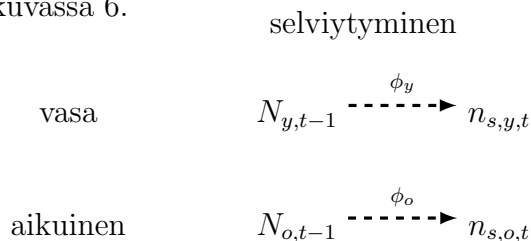
Kutakin aliprosessia varten määritellään matriisi. Yksittäisen matriisin alkiot kertovat miten tilojen yksilöiden lukumäärät muuttuvat aliprosessin (esim. ikääntymisen) vuoksi. Vuoden aikana populaatiossa tapahtuneet muutokset saadaan selville yhdistelemällä aliprosessien matriiseja peruslaskutoimitusten avulla. Matriisilaskujen avulla saadaan selville tilojen yksilömäärien suhteellinen muutos edellisvuoteen verrattuna. Matriisiesitystä käytettäessä tulee siis tuntea muutosprosessia edeltäneet yksilöiden lukumäärät.

Tilojen muutoksia voidaan tarkastella esimerkiksi jakamalla populaatio vasaihin ja aikuisiin. Tällöin yksi matriisin rivi kuvaa vasa ja toinen aikuisia. Kehitysasteelta toiselle siirtyminen tapahtuu jollakin todennäköisyydellä  $\pi_i$ . Kun tarkasteltava tila on vasa,  $i = y$  (*young*). Vastaavasti tarkasteltaessa tilaa aikuinen  $i = o$  (*old*). Merkintää  $a$  (*adult*) ei käytetä, koska  $a$ :lla merkitään populaatiomallin ikääntymisen (*ageing*) jälkeisiä kauriiden tiloja  $n_{a,f}$  ja  $n_{a,m}$ . Matriisin diagonaali-alkiot kertovat kuinka moninkertaiseksi tilan yksilöiden lukumäärä muuttuu prosessin seurauksena. Diagonaalien ulkopuoliset alkiot poikkeavat nolasta, jos osa populaatiosta vaihtaa prosessin vuoksi tilaa.

Oletetaan, että todennäköisyys selviytyä luonnonoloista ei riipu vuodesta  $t$ . Nyt selviytymisprosessia kuvaava matriisi on  $\mathbf{S} = \begin{bmatrix} \phi_y & 0 \\ 0 & \phi_o \end{bmatrix}$ , missä  $\phi_y$  kuvaa vasa ja  $\phi_o$  aikuisten selviytymistodennäköisyyttä. Muuttuja  $n_{s,i,t}$  kertoo tilassa  $i$  olevien yksilöiden lukumäärän vuonna  $t$  aliprosessin  $s$  – eli tässä tapauksessa selviytymisen – jälkeen. Vuodesta  $t$  selviytyneiden odotusarvot voidaan esittää muodossa

$$\begin{bmatrix} \mathbb{E}(n_{s,y,t}) \\ \mathbb{E}(n_{s,o,t}) \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \phi_y & 0 \\ 0 & \phi_o \end{bmatrix} \begin{bmatrix} N_{y,t-1} \\ N_{o,t-1} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \phi_y N_{y,t-1} \\ \phi_o N_{o,t-1} \end{bmatrix},$$

missä  $\mathbb{E}(n_{s,y,t})$  ( $s = survival$ ) on selviytyneiden odotusarvo vuodelle  $t$  tilalle  $y$  eli vasaolle ehdolla, että selviytymistodennäköisyydet  $\phi_y$  vasaolle ja  $\phi_o$  aikuisille sekä vuoden  $t - 1$  yksilömäärät  $N_{y,t-1}$  ja  $N_{o,t-1}$  tunnetaan.  $\mathbb{E}(n_{s,o,t})$  on vastaava odotusarvo tilalle  $o$  eli aikuisille. Selviytymisprosessissa tiloihin kuuluvien yksilöiden lukumäärät muuttuvat, mutta yksikään yksilö ei siirry vasasta aikuiseksi tai aikuisesta vasaksi. Esitetty selviytymisprosessi on havainnollistettu kuvassa 6.



Kuva 6: *Selviytyminen on stokastinen prosessi, jota kuvaa katkoviiva.*

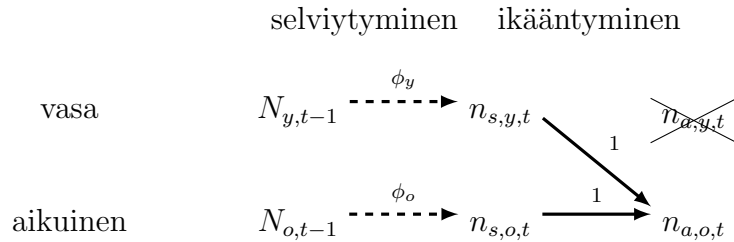
Lisätään tarkasteluun ikääntymisprosessi, jota kuvaa matriisi  $\mathbf{A} = \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 1 & 1 \end{bmatrix}$ . Matriisin  $\mathbf{A}$  ensimmäiseltä riviltä nähdään, että ikääntymisen seurauksena vasojen määrä nollautuu. Sen sijaan kaikki aikuiset säilyvät aikuisina, ja aikuisten lukumäärä lisääntyy edellisvuotisten vasojen lukumäärän verran. Ikääntymisprosessiin ei liity satunnaismuuttujia, vaan kaikki muutokset aiheuttavat vakiolla kertomisen. Ikääntyminen on siis deterministinen prosessi.

Kaksi peräkkäistä aliprosessia yhdistetään kertolaskulla. Matriisit kerrotaan käänteisessä järjestyksessä ajateltuun tapahtumien aikajärjestykseen nähden. Näin saadaan muodostettua kullekin riville yhden kauristason (esim. aikuinen naaras) lukumäärän odotusarvon lauseke niin, että yhdenmukaisuus sarakevektorina ilmaistujen odotusarvojen ja prosessimatriisien tulon välillä säilytetään.

Ajatellaan, että selviytyminen tapahtuu ennen vanhenemista. Tällöin selviytymisen ja ikääntymisen ( $a = ageing$ ) yhdessä muodostaman prosessin odotusarvot voidaan kirjoittaa muotoon

$$\begin{bmatrix} \mathbb{E}(n_{a,y,t}) \\ \mathbb{E}(n_{a,o,t}) \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 0 & 0 \\ 1 & 1 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \phi_y & 0 \\ 0 & \phi_o \end{bmatrix} \begin{bmatrix} N_{y,t-1} \\ N_{o,t-1} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 0 \\ \phi_y N_{y,t-1} + \phi_o N_{o,t-1} \end{bmatrix}.$$

Selviytymisen ja ikääntymisen yhteisprosessi on esitetty kuvan 7 tilakaaviossa. Ikääntymiseen ei liity satunnaisuutta, vaan se on determinististä. Ikääntymisen jälkeen kaikki kuuluvat tilaan ”aikuinen”.



Kuva 7: *Esimerkki populaatiodynamiikkamallin kuvallisesta esityksestä vassoille (y) ja aikuisille (o) kauriille. Stokastiset prosessit on esitetty katkoviivoin, deterministiset prosessit yhtenäisin viivoin.*

## 6.2 Tila-avaruusmallit

Edellä luvussa 6.1 kuvattiin, kuinka populaation tilojen (esim. vasa, aikuinen naaras) odotusarvot voidaan esittää matriisien avulla. Matriisiesityksen pohjalta voidaan muodostaa tilamalli, joka kuvaa populaation dynamiikkaa eli tilojen muutosta hetkestä  $t - 1$  hetkeen  $t$ . Tilamalli muodostaa yhdessä havaintomallin kanssa tila-avaruusmallin (*state-space model*). Tila- ja havaintoprosessit esitetään ehdollisina todennäköisyysfunktioina.

Matriisiesityksen satunnaismuuttujille määritellään jakaumat, joita ne noudattavat. **Tilaprosessi** (*state process*) muodostetaan yhdistelemällä aliprosessien (esim. selviytyminen, ikääntyminen) tiheys- tai pistetodennäköisyysfunktioita  $g$ . Merkitään yhdistettyä funktiota symbolilla  $\circ$ . Nyt

$$g_t(\mathbf{N}_t | \mathbf{N}_{t-1}) = g_{k,t} \circ \cdots \circ g_{2,t} \circ g_{1,t}(\mathbf{N}_{t-1}).$$

Luvussa 6.1 esitetyn selviytymismatriisin  $\mathbf{S}$  muuttujat  $\phi_y$  ja  $\phi_o$  ovat dikotomisissa, sillä kukin populaation jäsen joko selviytyy tai ei selviydy. Tällöin binomijakauma on luonteva valinta. Näin ollen

$$\begin{pmatrix} n_{s,y,t} \sim \text{Bin}(N_{y,t-1}, \phi_y) \\ n_{s,o,t} \sim \text{Bin}(N_{o,t-1}, \phi_o) \end{pmatrix}.$$

Kunkin mallissa esiintyvän välivaiheen jakaumat määritellään edeltävien aliprosessien jakaumien avulla. Ikääntymisen jälkeen

$$\begin{pmatrix} n_{a,y,t} = 0 \\ n_{a,o,t} = n_{s,o,t} + n_{s,y,t} \end{pmatrix}.$$

Nyt aikuisten lukumäärälle ikääntymisen jälkeen voidaan kirjoittaa ehdollinen todennäköisyysfunktio

$$\begin{aligned} g_t(n_{a,o,t} = x | N_{y,t-1}, N_{o,t-1}, \phi_y, \phi_o) &= P(n_{a,o,t} = x | N_{y,t-1}, N_{o,t-1}, \phi_y, \phi_o) \\ &= P(n_{s,y,t} + n_{s,o,t} = x | N_{y,t-1}, N_{o,t-1}, \phi_y, \phi_o) \\ &= \sum_{z=0}^x P(n_{s,y,t} = z | N_{y,t-1}, N_{o,t-1}, \phi_y, \phi_o) P(n_{s,o,t} = x - z | N_{y,t-1}, N_{o,t-1}, \phi_y, \phi_o) \\ &= \sum_{z=0}^x \binom{N_{y,t-1}}{z} \phi_y^z (1 - \phi_y)^{N_{y,t-1}-z} \binom{N_{o,t-1}}{x-z} \phi_o^{x-z} (1 - \phi_o)^{N_{o,t-1}-(x-z)}. \end{aligned}$$

**Havaintomallilla** populaatiosta tehdyt havainnot yhdistetään tiloihin. Havainnoille määritellään jakaumat, joita ne noudattavat. Jakaumien tiheysfunktioissa esiintyvien tuntemattomien parametrien arvoja saadaan säädettyä muuttujien ja havaintojen välisen yhteyden avulla. Luvussa 7.5 muodostetaan havaintoyhtälöt kauriille.

## 7 Mallin konstruointi valkohäntäkauriille

Tässä luvussa sovitetaan valkohäntäkauriille populaatiodynamiikkaa hyödyntävä Bayes-tilastotieteen malli. Bayes-tilastotieteen perusteita ja posteriorin muodostaminen esiteltiin luvussa 5.1. Tämän luvun 7 sovellus on muodostettu käsikirjoituksen Besbeas ym. (2009) sekä artikkeleiden Buckland ym. (2007) ja Trenkel ym. (2000) esimerkkiä mukaillen. Mallin muuttujien riippuvuussuhteita havainnollistava suunnattu sykliton graafi on liitteen D kuvassa D.3.

Aliluvussa 7.1 selitetään kauriiden tilaprosessi, joka on lausuttu tiheysfunktioiden avulla luvussa 7.4. Aliluvussa 7.2 valitaan priorijakaumat kaurispopulaation ikäryhmille sukupuolittain. Aliluvussa 7.3 esitellään malliin valittavat priorit tuntemattomille muuttujille  $\lambda, r, \phi_y$  ja  $\phi_o$  sekä jäävän kannan arvion varianssille  $\sigma^2$ . Aliluku 7.5 esittelee mallin uskottavuusosan. Yhdistämällä edellä mainitut osat saadaan malli, jonka posteriori on esitetty aliluvussa 7.6. Mallin sovittamisesta tietokoneella kerrotaan aliluvussa 7.7. Mallilla estimoituja tuloksia esitellään luvussa 8. Mallin sovittamisessa käytetty BUGS-koodi on liitteessä B.

### 7.1 Valkohäntäkauriin dynamiikkamalli

Kuva D.1 hahmottelee valkohäntäkauriin kannanvaihteluun liittyviä tapahtumia. Vuosittain kauriita metsästetään ja niitä kuolee luonnossa. Hengissä selviytyneet kauriit vanhenevat ja saavat jälkeläisiä. Seuraavaksi tässä esitellään vuosien kiertokulkuun pohjautuvaa populaatiodynamiikkaa mallia valkohäntäkauriille.

Valkohäntäkaurisaineisto (ks. luku 4) on jaettu sukupuolittain kahteen ikäluokkaan: vasoihin ja aikuisiin. Suomen valkohäntäkauriiden malliin valitaan neljä tilaa: naarasvasa, urosvasa, aikuinen naaras ( $\text{♀}$ ) ja aikuinen uros eli pukki ( $\text{♂}$ ).

#### **Selviytyminen (*survival*, $\mathbf{h}$ & $\phi_y$ & $\phi_o$ )**

Valkohäntäkauriiden hengissäsäilymiseen vaikuttaa kaksi asiaa: metsästys ja ympäristöolosuhteet. Metsästettyjen kauriiden lukumäärät  $\mathbf{h}$  ( $h = \textit{hunted}$ ) tunnetaan tarkasti. Metsästyksestä selviytyneet kauriit saadaan vähentämällä metsästyskautta edeltäneistä kauriista metsästetyt yksilöt  $n_{h,y_f,t} = N_{y_f,t-1} - h_{y_f,t}$ ,  $n_{h,y_m,t} = N_{y_m,t-1} - h_{y_m,t}$ ,  $n_{h,f,t} = N_{f,t-1} - h_{f,t}$  ja  $n_{h,m,t} = N_{m,t-1} - h_{m,t}$ . Metsästyksestä tulee kaurismallin ensimmäinen osaprosessi, kun valkohäntäkauriin vuoden alkupisteeksi määritetään hetki välittömästi syntymän jälkeen.

Metsästyksestä selvinneiden kauriiden haasteeksi jää selvitä ympäristöolosuhteista. Valkohäntäkauriiden luonnossa selviytymiseen vaikuttaa kaikkina vuodenaikoina niitä saalistavien ilvesten määrä (Moilanen ja Vikberg, 1986). Vaikutuksen suuruudesta ei kuitenkaan ole vielä kattavaa numeerista tietoa (Wikström, 2009). Talvella kauriiden ravinnonsaantiin vaikuttaa lumipeitteen paksuus: Jo 20–30 cm:n paksuinen lumipeite haittaa vasojen selviytymistä. Aikuisten ravinnonsaanti hankaloituu, kun lunta on vähintään puoli metriä. Valkohäntäkauriiden riittävä ravintoaineiden ja energian saaminen lumioloista riippumatta voidaan varmistaa ruokkimalla niitä. (Moilanen ja Vikberg, 1986.)

Luvussa 4 esitelty aineisto ei anna informaatiota luonnonolojen vaikutuksesta hengissäsäilymiseen. Tämän vuoksi selviytymistä luonnon haasteista mallinetaan binomijakaumilla:  $n_{s,y_f,t} \sim Bin(n_{h,y_f,t}, \phi_{y_f})$  naarasvasoille,  $n_{s,y_m,t} \sim Bin(n_{h,y_m,t}, \phi_{y_m})$  urosvasoille,  $n_{s,f,t} \sim Bin(n_{h,f,t}, \phi_f)$  aikuisille naaraille ja  $n_{s,m,t} \sim Bin(n_{h,m,t}, \phi_m)$  pukeille. Oletetaan sukupuolten selviytymistodennäköisyydet nyt ikäryhmittäin samoiksi:  $\phi_{y_f} = \phi_{y_m} = \phi_y$  ja  $\phi_f = \phi_m = \phi_o$ . Oletus ei ole välttämättä realistinen, sillä naaraiden ja urosten selviytymistodennäköisyydet voivat erota toisistaan. Tässä vaiheessa ei kuitenkaan ole riittävästi ennakkotietoa parametrien erottelemiseksi toisistaan. Selviytymistä luonnonoloista kuvataan matriisilla

$$\mathbf{S}_{4 \times 4} = \begin{bmatrix} \phi_{y_f} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & \phi_{y_m} & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \phi_f & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \phi_m \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \phi_y & 0 & 0 & 0 \\ 0 & \phi_y & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \phi_o & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \phi_o \end{bmatrix}.$$

### Ikääntyminen (*age incrementation*, $\mathbf{a}$ )

Metsästyksestä ja luonnon koitoksista hengissä selviytyneet kauriit ikääntyvät vuoden verran. Ikääntymisprosessi on deterministinen, sillä urosvasoista tulee pukkeja ja naarasvasoista aikuisia naaraita todennäköisyydellä 1. Aikuisille kauriille ei tapahdu mallin kannalta oleellisia muutoksia. Ikääntymisen jälkeen pukkien lukumäärä on  $n_{s,y_m,t} + n_{s,m,t}$  ja naaraiden lukumäärä  $n_{s,y_f,t} + n_{s,f,t}$ . Ikääntymistä kuvaa matriisi

$$\mathbf{A}_{5 \times 4} = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 \\ 1 & 0 & 1 & 0 \\ 0 & 1 & 0 & 1 \end{bmatrix}.$$

### Syntymät (*birth*, **b**)

Alkukesästä naaraat vasovat. Mallin yksinkertaistamiseksi vasojen voidaan ajatella olevan syntyessään sukupuolettomia ja kuuluvan väliaikaisluokkaan  $v = \textit{very young}$ .

Suomessa lähes kaikki vasat tulevat kiimaan vasta noin puolentoista vuoden iässä. Osa naaraista voi tulla kiimaan jo ensimmäisenä elinvuotenaan, mutta varhaiskypsien naaraiden jälkeläisillä ei ole merkittävää vaikutusta kannan kokoon (Kairikko ja Ruola, 2005). Edellisvuotisten vasojen lisääntymispanos on siis käytännössä nolla. Aineistoon ei ole eritelty yksivuotiaita naaraita. Niitä käsitellään aikuisina, joiden jälkeläismäärä on nolla.

Olkoon  $\lambda$  naaraiden synnyttämien vasojen keskimäärää mittaava muuttuja. Se siis kuvaa hedelmällisyyttä. Naaraiden synnyttämien vasojen lukumäärän  $n_{b,v,t}$  on oltava ei-negatiivinen. Kullekin naaraalle syntyy kerrallaan korkeintaan neljä vasaa. Mallinnetaan kaikkien syntyneiden vasojen määrää Poisson-jakaumalla, jonka odotusarvo on naaraiden lukumäärä kertaa keskimääräinen vasatuotto:  $n_{b,v,t} \sim \textit{Poisson}(\lambda n_{a,f,t})$ .

Parametrilla  $\lambda$  kertominen näkyy myös matriisimuotoisessa esityksessä. Syntymäprosessi ei vaikuta naaraiden tai pukkien lukumääriin.

$$\mathbf{B}_{5 \times 5} = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \lambda & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 1 \end{bmatrix}.$$

### Sukupuolen määräytyminen (*gender assignment*, **g**)

Syntyvät vasat ovat joko naarasvasoja tai urosvasoja. Urosten osuutta vasoisista kuvaa muuttuja  $r$ . Urosvasojen lukumäärää mallinnetaan binomiproseksilla,  $n_{g,y_m,t} \sim \textit{Bin}(n_{b,v,t}, r)$ . Loput syntyneistä vasoisista määrätään naarasvasoiksi,  $n_{g,y_f,t} = n_{b,v,t} - n_{g,y_m,t}$ . Sukupuolen määräytymistä kuvaa matriisi

$$\mathbf{G}_{4 \times 5} = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 1-r & 0 & 0 \\ 0 & 0 & r & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 1 \end{bmatrix}.$$

### Kauriiden määrät vuoden lopussa

Oletetaan mallin yksinkertaistamiseksi, että alueiden välisillä muuttoliikkeillä ei ole merkitystä osapopulaatioiden kokoon. Yksittäiseltä alueelta pois muuttaneiden kauriiden tilalle muuttaa vastaava määrä samaan tilaan (esim. aikuinen uros) kuuluvia kauriita toiselta alueelta. Valkohäntäkauriiden lukumäärät määräytyvät edellä esitettyjen vaiheiden perusteella niin, että  $N_{y_f,t} = n_{g,y_f,t}$ ,  $N_{y_m,t} = n_{g,y_m,t}$ ,  $N_{f,t} = n_{a,f,t}$  ja  $N_{m,t} = n_{a,m,t}$ .

Dynaaminen populaatiomalli voidaan kirjoittaa matriisimuodossa

$$\begin{aligned} \mathbb{E}(\mathbf{N}_t) &= \mathbf{GBAS}(\mathbf{N}_{t-1} - \mathbf{h}_{t-1}) \\ &= \begin{bmatrix} 0 & 0 & 1-r & 0 & 0 \\ 0 & 0 & r & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 1 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \lambda & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 1 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 \\ 1 & 0 & 1 & 0 \\ 0 & 1 & 0 & 1 \end{bmatrix} \\ &= \begin{bmatrix} \phi_y & 0 & 0 & 0 \\ 0 & \phi_y & 0 & 0 \\ 0 & 0 & \phi_o & 0 \\ 0 & 0 & 0 & \phi_o \end{bmatrix} \begin{bmatrix} N_{y_f,t-1} - h_{y_f,t-1} \\ N_{y_m,t-1} - h_{y_m,t-1} \\ N_{f,t-1} - h_{f,t-1} \\ N_{m,t-1} - h_{m,t-1} \end{bmatrix} \\ &= \begin{bmatrix} \lambda(1-r)\phi_y(N_{y_f,t-1} - h_{y_f,t-1}) + \lambda(1-r)\phi_o(N_{f,t-1} - h_{f,t-1}) \\ \lambda r\phi_y(N_{y_f,t-1} - h_{y_f,t-1}) + \lambda r\phi_o(N_{f,t-1} - h_{f,t-1}) \\ \phi_y(N_{y_f,t-1} - h_{y_f,t-1}) + \phi_o(N_{f,t-1} - h_{f,t-1}) \\ \phi_y(N_{y_m,t-1} - h_{y_m,t-1}) + \phi_o(N_{m,t-1} - h_{m,t-1}) \end{bmatrix}. \end{aligned}$$

Vuosittainen kannanmuutoksen prosessi on esitetty kuvassa D.2. Metsästyskaudesta ja luonnonoloista selvinneet kauriit ikääntyvät vuoden verran, minkä jälkeen aikuiset naaraat vasovat uuden sukupolven. Osa vassoista on naaraita ja loput uroksia.



## 7.2 Kaurispopulaation alkutila

Ensimmäisen vuoden populaatiokoosta ei saada tietoa luvussa 7.1 esitellyllä ja myöhemmin luvussa 7.4 tiheysfunktioina ilmaistavalla dynamiikkamallilla. Valitaan kauriiden ensimmäisen vuoden lukumäärille muihin ennakkotietoihin pohjautuvat priorijakaumat  $\pi(\mathbf{N}_1)$ .

Poisson-jakauma sopii yksilömäärien mallintamiseen. Lukumäärän kasvaessa Poisson-jakauma lähestyy normaalijakaumaa. Oletetaan kauriiden lukumäärän alkutilan kullakin tasolla  $(y_f, y_m, f$  ja  $m)$  noudattavan normaalijakaumaa. Pöytyän seudun aineistossa vuonna 2000 metsästettyjen kauriiden lukumäärät ovat  $h_{y_f,1} = 155$ ,  $h_{y_m,1} = 195$ ,  $h_{f,1} = 78$  ja  $h_{m,1} = 139$ . Kaikkiaan metsästettyjen kauriiden määrä on siis 567. Metsästäjien antama jäävän kannan arvio on  $d_1 = 685$ . Metsästettyjen kauriiden määrän ja jäävän kannan arvion summa on 1252. Kauriiden ikäryhmiin ja sukupuoliin jakautumisen tarkat suhteelliset osuudet ovat tuntemattomia. Määritetään kullekin tasolle priorijakauman odotusarvoksi pyöreä 300.

Negatiivisia kaurismääriä halutaan välttää. Valitaan keskihajonta siten, että ensimmäisenä vuotena metsästettyjen kauriiden lukumäärä on vähintään kahden keskihajonnan päässä jakauman keskiarvosta. Näin joitakin kauriita jää eloon metsästysten jälkeen hyvin suurella todennäköisyydellä. Asetetaan nuorten tasoille  $y_f$  ja  $y_m$  ja aikuisten tasoille  $f$  ja  $m$  varianssiksi 1000. Kauriiden alkuperäisten lukumäärien jakaumat ovat siis  $N_{y_f,0} \sim N(300, 1000)$ ,  $N_{y_m,0} \sim N(300, 1000)$ ,  $N_{f,0} \sim N(300, 1000)$  ja  $N_{m,0} \sim N(300, 1000)$ .

## 7.3 Priorit tuntemattomille parametreille

Oletetaan tuntemattomat muuttujat  $\lambda$  (naaraiden keskimääräinen jälkeläistuotto),  $r$  (urosten osuus syntyvistä vasoista) sekä  $\phi_y$  ja  $\phi_o$  (selviytyminen luonnonoloista vasoille ja aikuisille) sekä jäävän kannan arvioiden  $d_t$  varianssi  $\sigma^2$  toisistaan riippumattomiksi. Riippumattomuuden nojalla  $\pi(\phi_y, \phi_o, \lambda, r, \sigma^2) = \pi(\phi_y)\pi(\phi_o)\pi(\lambda)\pi(r)\pi(\sigma^2)$ . Määritetään muuttujille priorijakaumat lähdekirjallisuuteen ja muuhun ennakkotietoon perustuen. Muuttujien  $\phi_y, \phi_o, \lambda$  ja  $r$  priorijakaumien kuvaajat esitetään kuvassa 8.

### Naaraiden keskimääräinen jälkeläistuotto $\lambda$

Luvussa 2 todettiin valkohäntäkauriiden saavan Suomessa yhdestä neljään vasaa kerralla. Vasovista naaraista 14 % saa yhden ja 75 % kaksi vasaa. Valitaan priorijakaumaksi sellainen jakauma, jonka todennäköisyysmassa painotuu välille 1–2. Huomioidaan synnyttämättömien yksivuotiaiden naaraiden

runsas osuus aikuisten naaraiden joukossa siirtämällä todennäköisyysmassaa kohti nollaa.

Naaraiden jälkeläistuoton priorijakaumaksi saattaisi soveltua esimerkiksi  $gamma(11, 6)$ -jakauma. Huomataan kuitenkin, että keskimääräiselle vasatuotolle sopii kapeampi jakauma kuin vasatuotolle. Valitaan hedelmällisyysparametrille priorijakaumaksi  $\lambda \sim gamma(144, 80)$ . Jakauman  $gamma(\alpha, \beta)$  odotusarvo on  $\mathbb{E}(\lambda) = \frac{\alpha}{\beta} = \frac{144}{80} = 1.8$ .

#### **Urosten osuus vasoista $r$**

Tarkan ennakkotiedon puuttuessa urosvasojen osuuden syntyvistä vasoista voidaan olettaa olevan keskimäärin 0.5. Valitaan prioriksi  $r \sim beta(15, 15)$ , jolloin urososuudelle  $r$  pätee  $P(0.44 < r < 0.56) \approx 0.5$ .

#### **Aikuisten selviytyminen luonnonoloista $\phi_o$**

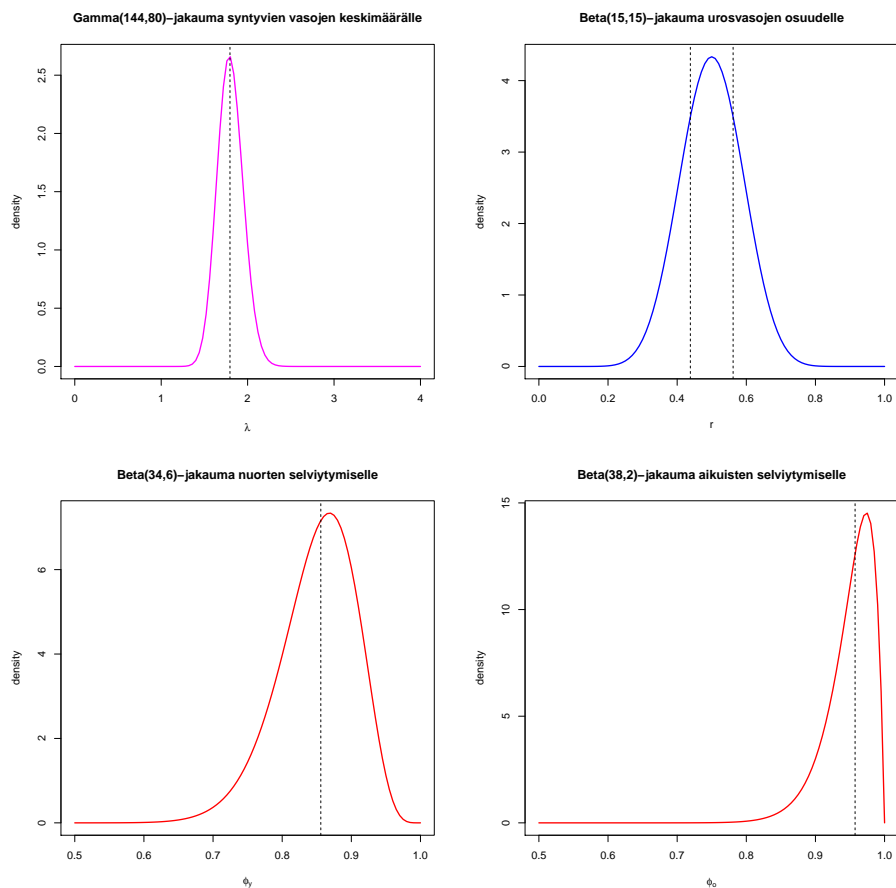
Leppäniemi ja Halla (2006) kertovat, että kauriita voidaan ruokkia metsästyskelpoisen kannan ylläpitämiseksi. Moilanen ja Vikberg (1986) toteavat talviruokintapaikoilla käyvien valkohäntäkauriiden määrän lisääntyvän, kun ravinnon löytäminen hankaloituu keskitalvella. Paksustakin lumipeitteestä huolimatta suuren osan kauriista voidaan arvella selviytyvän riistaruokinnan avulla. Valitaan prioriksi  $\phi_o \sim beta(38, 2)$ . Jakauman odotusarvo on  $\frac{38}{38+2} = 0.95$ . Priorin mukaan puolella aikuisista kauriista selviytymistodennäköisyys  $\phi_o$  on yli 95 %.

#### **Nuorten selviytyminen luonnonoloista $\phi_y$**

Suomessa kauriiden merkittävin luonnonvarainen vihollinen on ilves, joka metsästää runsaasti vasoja (Moilanen ja Vikberg, 1986). Vasat ovat aikuisia alttiimpia myös autokolareille (Alhainen, 2009). Tämän perusteella luonnossa kuolevien vasojen osuus on suurempi kuin aikuisten kauriiden vastaava osuus. Valitaan vasojen selviytymiselle priorijakauma  $\phi_y \sim beta(34, 6)$ , jonka odotusarvo on  $\frac{34}{34+6} = 0.85$ .

#### **Jäävän kannan arvion varianssi $\sigma^2$**

Metsästäjien tekemät jäävän kannan arviot  $d_t$  voivat olla yhtä hyvin liian pieniä kuin liian suuria. Kauriiden todelliselle lukumäärälle sopii prioriksi jakauma, jossa normaalijakautuneet luvut pyöristetään lähimpään kokonaislukuun  $N'_t \sim N(d_t, \sigma^2)$ ,  $N_t = \lfloor N'_t + 0.5 \rfloor$ . Jakauman mukaan kanta-arviot ovat keskimäärin oikeita. Varianssin  $\sigma^2$  tulee olla ei-negatiivinen. Varianssin priorijakaumaksi soveltuu normaalijakauman konjugaattijakaumana tunnettu käänteinen gammajakauma.



Kuva 8: Priorijakaumat parametreille  $\lambda$ ,  $r$ ,  $\phi_y$  ja  $\phi_o$ . Keskimääräisen vasa-  
tuoton  $\lambda$  ja selviytymisen  $\phi_y$ ,  $\phi_o$  priorien katkoviivat jakavat todennäköisyyss-  
massan puoliksi. Urososuuden  $r$  priorissa katkoviivoin on kuvattu ala- ja ylä-  
kvartiilit.

## 7.4 Dynamiikkamalli tiheysfunktioilla esitettynä

Seuraavassa esitellään ehdollisten tiheysfunktioiden muodostuminen kauris-mallin tiloille. Olkoon  $x$  kulloinkin tarkasteltavan tason (nuori naaras, nuori uros, vastasyntynyt, aikuinen naaras tai aikuinen uros) kauriiden määrää vuonna  $t$  kuvaava satunnaismuuttuja. Oletetaan tunnetuksi vuoden  $t - 1$  tilanne eli muuttujien  $\mathbf{N}_{t-1}, \phi_y, \phi_o, \lambda, r$  arvot. Tällöin tilaprosessi (*state process*) eli todennäköisyysjakauma **aikuisten urosten** lukumäärälle mää-  
räytyy seuraavasti:

$$\begin{aligned}
 g_t(N_{m,t} = x | \mathbf{N}_{t-1}, \phi_y, \phi_o, \lambda, r) &= g_t(N_{m,t} = x | \mathbf{N}_{t-1}, \phi_y, \phi_o) & (7.1) \\
 &= P(N_{m,t} = x | \mathbf{N}_{t-1}, \phi_y, \phi_o) = P(n_{g,m,t} = x | \mathbf{N}_{t-1}, \phi_y, \phi_o) \\
 &= P(n_{b,m,t} = x | \mathbf{N}_{t-1}, \phi_y, \phi_o) = P(n_{a,m,t} = x | \mathbf{N}_{t-1}, \phi_y, \phi_o) \\
 &= P(n_{s,y_m,t} + n_{s,m,t} = x | \mathbf{N}_{t-1}, \phi_y, \phi_o) \\
 &= \sum_{z=0}^x P(n_{s,y_m,t} = z | \mathbf{N}_{t-1}, \phi_y, \phi_o) P(n_{s,m,t} = x - z | \mathbf{N}_{t-1}, \phi_y, \phi_o) \\
 &= \sum_{z=0}^x \binom{n_{h,y_m,t-1}}{z} \phi_y^z (1 - \phi_y)^{n_{h,y_m,t-1} - z} \binom{n_{h,m,t-1}}{x - z} \phi_o^{x-z} (1 - \phi_o)^{n_{h,m,t-1} - (x-z)},
 \end{aligned}$$

missä  $n_{h,y_m,t-1} = N_{y_m,t-1} - h_{y_m,t-1}$  ja  $n_{h,m,t-1} = N_{m,t-1} - h_{m,t-1}$ .

Oletetaan nyt, että myös aikuisten urosten määrä  $N_{m,t}$  tunnetaan. Tällöin **aikuisten naaraiden** todennäköisyysjakauma muodostetaan vastaavalla tavalla. Naaraille siis pätee

$$\begin{aligned}
 g_t(N_{f,t} = x | \mathbf{N}_{t-1}, N_{m,t}, \phi_y, \phi_o, \lambda, r) &= g_t(N_{f,t} = x | \mathbf{N}_{t-1}, \phi_y, \phi_o) & (7.2) \\
 &= P(N_{f,t} = x | \mathbf{N}_{t-1}, \phi_y, \phi_o) = P(n_{a,f,t} = x | \mathbf{N}_{t-1}, \phi_y, \phi_o) \\
 &= \sum_{z=0}^x P(n_{s,y_f,t} = z | \mathbf{N}_{t-1}, \phi_y, \phi_o) P(n_{s,f,t} = x - z | \mathbf{N}_{t-1}, \phi_y, \phi_o) \\
 &= \sum_{z=0}^x \binom{n_{h,y_f,t-1}}{z} \phi_y^z (1 - \phi_y)^{n_{h,y_f,t-1} - z} \binom{n_{h,f,t-1}}{x - z} \phi_o^{x-z} (1 - \phi_o)^{n_{h,f,t-1} - (x-z)},
 \end{aligned}$$

missä  $n_{h,y_f,t-1} = N_{y_f,t-1} - h_{y_f,t-1}$  ja  $n_{h,f,t-1} = N_{f,t-1} - h_{f,t-1}$ .

Ajatellaan aikuisten urosten ja naaraiden lukumäärät vuonna  $t$  tunnetuiksi **vasojen määrää** selvittäessä. Syntyvien vasojen keskimäärä naarasta kohden on  $\lambda$ . Vastasyntyneiden vasojen lukumäärän alustava estimaatti saadaan kertolaskulla  $n_{b,v,t} = \lambda n_{a,f,t}$ . Luku  $n_{b,v,t}$  voidaan nyt olettaa tunnetuksi. Vasoja syntyy kullekin naaraalle korkeintaan neljä, joten vuonna  $t$  syntyneiden vasojen lukumäärää voidaan approksimoida Poisson-jakaumalla  $N_{b,v,t} \sim \text{Poisson}(n_{b,v,t})$ . Vasojen lukumäärän todennäköisyysjakauma on

$$\begin{aligned}
g_t(N_{b,v,t} = x | \mathbf{N}_{t-1}, N_{m,t}, N_{f,t}, n_{b,v,t}, \phi_y, \phi_o, \lambda, r) \\
&= g_t(N_{b,v,t} = x | n_{b,v,t}) \\
&= P(N_{b,v,t} = x | n_{b,v,t}) \\
&= \frac{n_{b,v,t}^x}{x!} e^{-n_{b,v,t}}.
\end{aligned}$$

Oletetaan nyt myös vastasyntyneiden vasojen lukumäärä vuonna  $t$  tunnetuksi. **Urosvasojen** lukumäärän ehdollinen todennäköisyysjakauma on

$$\begin{aligned}
g_t(N_{y_m,t} = x | \mathbf{N}_{t-1}, N_{m,t}, N_{f,t}, N_{b,v,t}, \phi_y, \phi_o, \lambda, r) &= g_t(N_{y_m,t} = x | N_{b,v,t}, r) \\
&= P(N_{y_m,t} = x | N_{b,v,t}, r) = P(n_{g,y_m,t} = x | N_{b,v,t}, r) \\
&= \binom{N_{b,v,t}}{x} r^x (1-r)^{N_{b,v,t}-x}.
\end{aligned}$$

**Naarasvasojen** lukumäärä voidaan ilmaista deterministisesti urosvasojen lukumäärän avulla  $N_{y_f,t} = n_{g,y_f,t} = N_{b,v,t} - n_{g,y_m,t}$ .

## 7.5 Uskottavuus valkohäntäkauriille

Kaurismallin uskottavuusosassa yhdistetään havaintojen  $d$  (jäävän kannan arviot) ja  $\mathbf{h}$  (metsästettyjen kauriiden määrät) sekä dynaamisessa populaatiomallissa (katso aliluvut 7.4 ja 7.6) esiintyvien stokastisten muuttujien jakaumat. Uskottavuusosa säätää tuntemattomien muuttujien  $r$  ja  $\sigma^2$  arvoja aineiston avulla. Jäävän kannan arvio  $d_t \sim N(n_{h,tot,t}, \sigma^2)$  ja metsästettyjen nuorten urosten lukumäärä  $h_{y_m,t} \sim Bin(h_{y,t}, r)$ , missä  $h_{y,t}$  on kaikkien vuonna  $t$  metsästettyjen vasojen lukumäärä. Havaintojen ja tuntemattomien muuttujien väliset yhteydet voidaan kirjoittaa auki seuraavasti:

$$f_{1,t}(d_t|\sigma^2, \sum_j n_{h,j,t}) = \frac{1}{\sqrt{2\pi}\sigma} e^{-\frac{\left(d_t - \sum_j n_{h,j,t}\right)^2}{2\sigma^2}}, \text{ missä } j \in \{y_f, y_m, f, m\}$$

$$f_{2,t}(h_{y_m,t}|r, h_{y,t}) = \binom{h_{y,t}}{h_{y_m,t}} r^{h_{y_m,t}} (1-r)^{h_{y,t}-h_{y_m,t}}.$$

Kaurismallin uskottavuusfunktio on

$$\begin{aligned} & \prod_{t=1}^T f_t(d_t|\mathbf{N}_t, \sigma^2) f_t(h_{y,t}|r) \\ &= \prod_{t=1}^T f_{1,t}(d_t|\sigma^2, \sum_j n_{h,j,t}) f_{2,t}(h_{y_m,t}|r, h_{y,t}). \end{aligned}$$

Muuttujia  $\lambda$ ,  $\phi_y$  ja  $\phi_o$  ei voida lisätä mallin uskottavuusosaan, sillä niistä ei saada lisätietoa havaintojen perusteella.

## 7.6 Kaurismallin posteriori

Luvuissa 7.2–7.5 esiteltiin priorijakaumat  $\pi(\phi_y, \phi_o, \lambda, r, \sigma^2)$  ja  $\pi(\mathbf{N}_1)$ , populaatiodynamiikkamallin tilafunktio  $g_t(\mathbf{N}_t|\mathbf{N}_{t-1}, \phi_y, \phi_o, \lambda, r)$  sekä havaintoihin liittyvät uskottavuusfunktiot  $f_t(d_t|\mathbf{N}_t, \sigma^2)$  ja  $f_t(\mathbf{h}_{y,t}|r)$ . Kaurismallin posteriori voidaan kirjoittaa niiden avulla muotoon

$$\begin{aligned} & p(\mathbf{N}_{1,\dots,T}, \phi_y, \phi_o, \lambda, r, \sigma^2 | \mathbf{h}_{2,\dots,T}, d_{2,\dots,T}) \\ & \propto p(\mathbf{N}_{1,\dots,T}, \phi_y, \phi_o, \lambda, r, \sigma^2, \mathbf{h}_{2,\dots,T}, d_{2,\dots,T}) \\ & \propto \pi(\phi_y, \phi_o, \lambda, r, \sigma^2) \pi(\mathbf{N}_1) \prod_{t=2}^T g_t(\mathbf{N}_t | \mathbf{N}_{t-1}, \phi_y, \phi_o, \lambda, r) \\ & \prod_{t=1}^T f_t(d_t | \mathbf{N}_t, \sigma^2) f_t(\mathbf{h}_{y,t} | r). \end{aligned} \tag{7.3}$$

## 7.7 Kaurismallin tietokoneajoista

Mallin sovittamisessa käytettiin apuna BUGS-ohjelmaa, jota ajettiin R-ohjelmiston kautta. Simuloinneissa käytettiin 100 000 iteraatiota, joista 20 000 ensimmäistä hylättiin niin sanottuna burn-in-jaksona (ks. luku 5.2). Jäljelle jääneistä 80 000 iteraatiosta tarkasteluun valittiin systemaattisesti joka neljäs. Yksittäisestä tietokoneajosta tarkasteltiin siis 20 000 iteraatiota.

Jäävän kannan arvioiden  $d_t$  varianssille  $\sigma^2$  ei tässä annettu priorijakaumaa. Varianssin arvoksi asetettiin yksinkertaisuuden vuoksi kiinteä luku 1000, joka sallii suurenkin eron todellisen ja arvioidun kannan välille.

Populaatiomallin simuloiminen vaati alkuarvot stokastisille muuttujille. Priorisille muuttujille arvot annettiin niiden priorijakaumista. Alkuarvoiksi annettiin selviytymistodennäköisyyksille  $\phi_y$  ja  $\phi_o$  luku 0.9, keskimääräiselle vasatuotolle  $\lambda$  luku 1.8 ja urososuudelle  $r$  luku 0.5.

Kauriiden alkuperäisten lukumäärien  $N_{y_f,0}$ ,  $N_{y_m,0}$ ,  $N_{f,0}$  ja  $N_{m,0}$  jakaumien alkuarvoiksi asetettiin niiden odotusarvoa 300 suurempi luku 400, jotta dynamiikkamallin iteraatioketjut eivät saisi negatiivisia arvoja.

Edellisten muuttujien lisäksi annettiin alkuarvot luonnossa selviytyneiden kauriiden lukumäärille kunakin vuonna eli muuttujille  $n_{s,y_f,t}$ ,  $n_{s,y_m,t}$ ,  $n_{s,f,t}$  ja  $n_{s,m,t}$ . Etsittäessä malliin ja aineistoon sopivia alkuarvoja hyödynnettiin dynaamista populaatiomallia. Tässä laskelmassa asetettiin arvoiksi kauriiden lukumäärien alkutiloilille  $N_{y_f,0}$ ,  $N_{y_m,0}$ ,  $N_{f,0}$  ja  $N_{m,0}$  luku 400, sekä selviytymistodennäköisyyksille  $\phi_y$  ja  $\phi_o$  luku 0.9.

Negatiivisia kauriiden lukumääriä haluttiin välttää, joten laskettaessa alkuarvoja muuttujille  $n_{s,y_f,t}$ ,  $n_{s,y_m,t}$ ,  $n_{s,f,t}$  ja  $n_{s,m,t}$  kaikkien kauriiden metsästyksen ulkopuolisiksi selviytymistodennäköisyyksien arvoiksi vuoteen  $t - 1$  asti asetettiin yksi. Urososuuden  $r$  arvoksi annettiin muuttujan priorijakauman odotusarvo eli 0.5.

Asettamalla vastaavasti vasatuoton  $\lambda$  arvoksi muuttujan priorijakauman odotusarvo 1.8 saataisiin vuodelle  $t$  vuotta  $t - 1$  suuremmat lukuarvot kauriiden määrille, sillä tämä laskelma ei huomioi lainkaan luonnossa selviytymisen stokastista luonnetta. Yhdeksännelle ja kymmenennelle vuodelle muuttujien  $n_{s,y_f,t}$ ,  $n_{s,y_m,t}$ ,  $n_{s,f,t}$  ja  $n_{s,m,t}$  alkuarvot olisivat jo kymmenien tuhansien suuruusluokkaa. Asetettiin keskimääräisen vasatuoton  $\lambda$  alkuarvoksi 1.2, jotta kauriiden lukumäärien alkuarvot saataisiin pysymään kohtuullisella tasolla.

Alkuarvot saatiin R-koodilla

```
# Asetetaan kauriiden lukumäärät ennen ensimmäistä metsästystä
N.yf.eka<-400
N.ym.eka<-400
N.f.eka<-400
N.m.eka<-400

# Luodaan vektorit alkuarvoja n_s varten.
y.f<-vector(length=10)
y.m<-vector(length=10)
o.f<-vector(length=10)
o.m<-vector(length=10)

# Ensimmäisenä vuonna vain metsästys ennen n_s:ää.
y.f[1]<- N.yf.eka -h.yf[1]
y.m[1]<- N.ym.eka -h.ym[1]
o.f[1]<- N.f.eka -h.f[1]
o.m[1]<- N.m.eka -h.m[1]

# Edellisen vuoden vasat ja aikuiset ovat tänä vuonna aikuisia.
# Naaraat saavat n. 1.2 vasaa, joista puolet on naaraita ja puolet uroksia.
# Vasojen lukumääristä vähennetään metsästetyt yksilöt.
# Aikuisten lukumääristä vähennetään tänä vuonna metsästetyt yksilöt.
for(i in 2:10){
y.f[i]<-1.2*(y.f[i-1] + o.f[i-1])* 0.5 - h.yf[i]
y.m[i]<-1.2*(y.f[i-1] + o.f[i-1])* 0.5 - h.ym[i]
o.f[i]<-(y.f[i-1] + o.f[i-1])- h.f[i]
o.m[i]<-(y.m[i-1] + o.m[i-1])- h.m[i]
}

# Pyöristetään lukumäärä ylöspäin kokonaisluvuksi.
y.f<-ceiling(y.f)
y.m<-ceiling(y.m)
o.f<-ceiling(o.f)
o.m<-ceiling(o.m).
```

Muuttujien vuosittaiset alkuarvot on esitetty taulukossa 2.



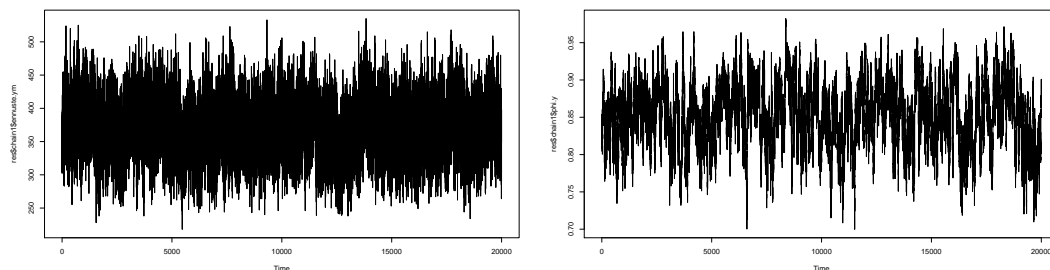
Taulukko 2: Dynaamisen mallin avulla lasketut alkuarvot Pöytyän kauriiden lukumäärille luonnonoloista selviytymisen jälkeen.

	$y_f (y.f)$	$y_m (y.m)$	$f (o.f)$	$m (o.m)$
$n_{s,,1}$	245	205	322	261
$n_{s,,2}$	153	128	472	318
$n_{s,,3}$	145	142	523	294
$n_{s,,4}$	181	138	538	252
$n_{s,,5}$	234	204	614	212
$n_{s,,6}$	277	288	747	243
$n_{s,,7}$	394	364	922	346
$n_{s,,8}$	572	580	1198	530
$n_{s,,9}$	821	801	1616	919
$n_{s,,10}$	1222	1157	2262	1519

Mikäli posteriori ei vaikuta konvergoivan vielä ensimmäisellä 100 000 iteraation ajolla, voidaan kustakin muuttujasta tallentaa ajokerran viimeiset iteraatiot. Näitä arvoja voidaan käyttää toisen ajokerran alkuarvoina. Tallennetut arvot sopivat paremmin posteriorijakaumaan kuin itse annetut alkuarvot. Simulointiin perustuvia alkuarvoja käyttämällä jakaumat saadaan siis konvergoimaan nopeammin. Simulointia ja viimeisten arvojen käyttämistä seuraavan ajokerran alkuarvoina toistetaan kunnes jakaumat konvergoivat. Pöytyän aineiston tapauksessa ei ollut tarvetta käyttää useampia ajokertoja, vaan itse määritellyt alkuarvot riittivät konvergenssin saavuttamiseen.

## 8 Tuloksia

Liitteessä B esitellyllä koodilla saadaan kaurismallille posteriori, jonka muuttujien marginaalijakaumat konvergoivat kohti rajajakaumiaan. Kuvassa 9 on vasemmalla puolella ketju mallin antamalle ennusteelle nuorten urosten määrästä vuonna 2010 ja oikealla nuorten kauriiden selviytymistodennäköisyydelle  $\phi_y$ . Ketjuilla ei ole selvää nousevaa tai laskevaa trendiä, vaan ne pysyttelevät suunnilleen samalla tasolla. Ennusteen ketjun peräkkäisten arvojen vaihtelu on lisäksi suurta, joten ketju on hyvin sekoittuva. Liitteessä D esitetään kuvissa D.9–D.12 ketjut kauriiden alkutiloille, vuoden 2010 ennusteille, keskimääräiselle vasatuotolle  $\lambda$ , urosuudelle  $r$ , selviytymistodennäköisyyksille  $\phi_y$  ja  $\phi_o$  sekä kauriiden metsästyksen jälkeisille lukumäärille.

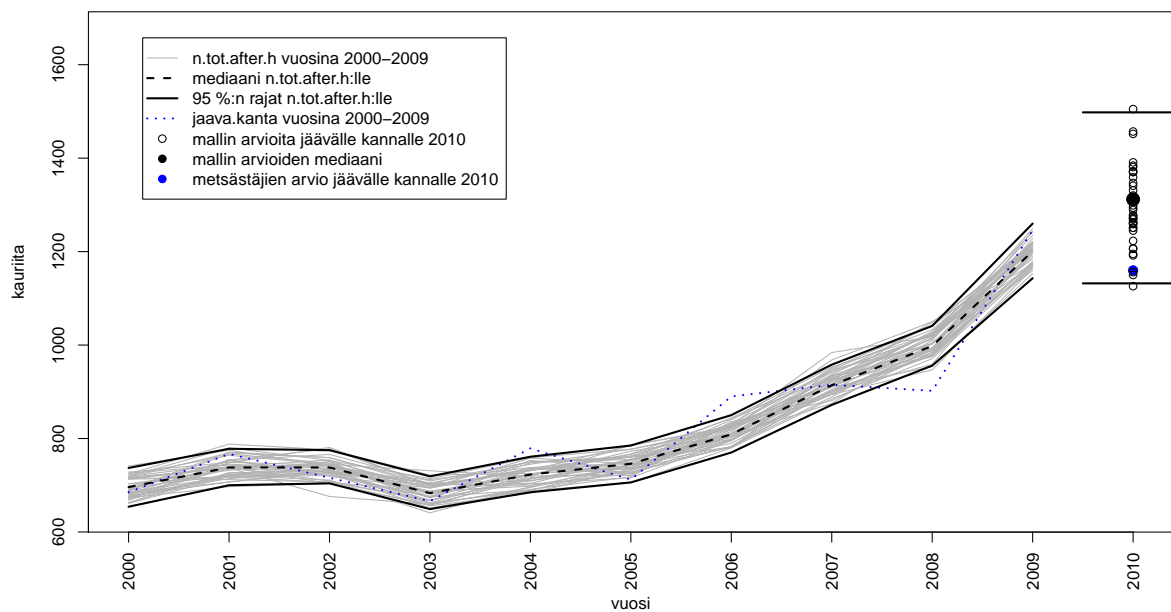


Kuva 9: Ketjut nuorten urosten lukumäärän ennusteelle vuonna 2010 ja nuorten kauriiden selviytymistodennäköisyydelle  $\phi_y$ .

Kuvissa D.13–D.16 vertaillaan sukupuolittain ja ikäryhmittäin jaoteltuna kaurismallin simulaatioita kauriiden lukumäärille ennen ja jälkeen metsästyksen sekä metsästettyjen kauriiden lukumääriä vuosina 2000–2010. Nuorien naaraiden, nuorien urosten ja aikuisten naaraiden kuvaajista nähdään kasvavat trendit niin hengissä säilyvien kuin metsästettyjen kauriiden määrissä. Aikuisia uroksia on metsästetty reilummin kuin aikuisia naaraita, joten niiden määrä on käynyt hyvin alhaisissakin lukemissa. Ketjujen hajonnoissa ei ole suurta eroa.

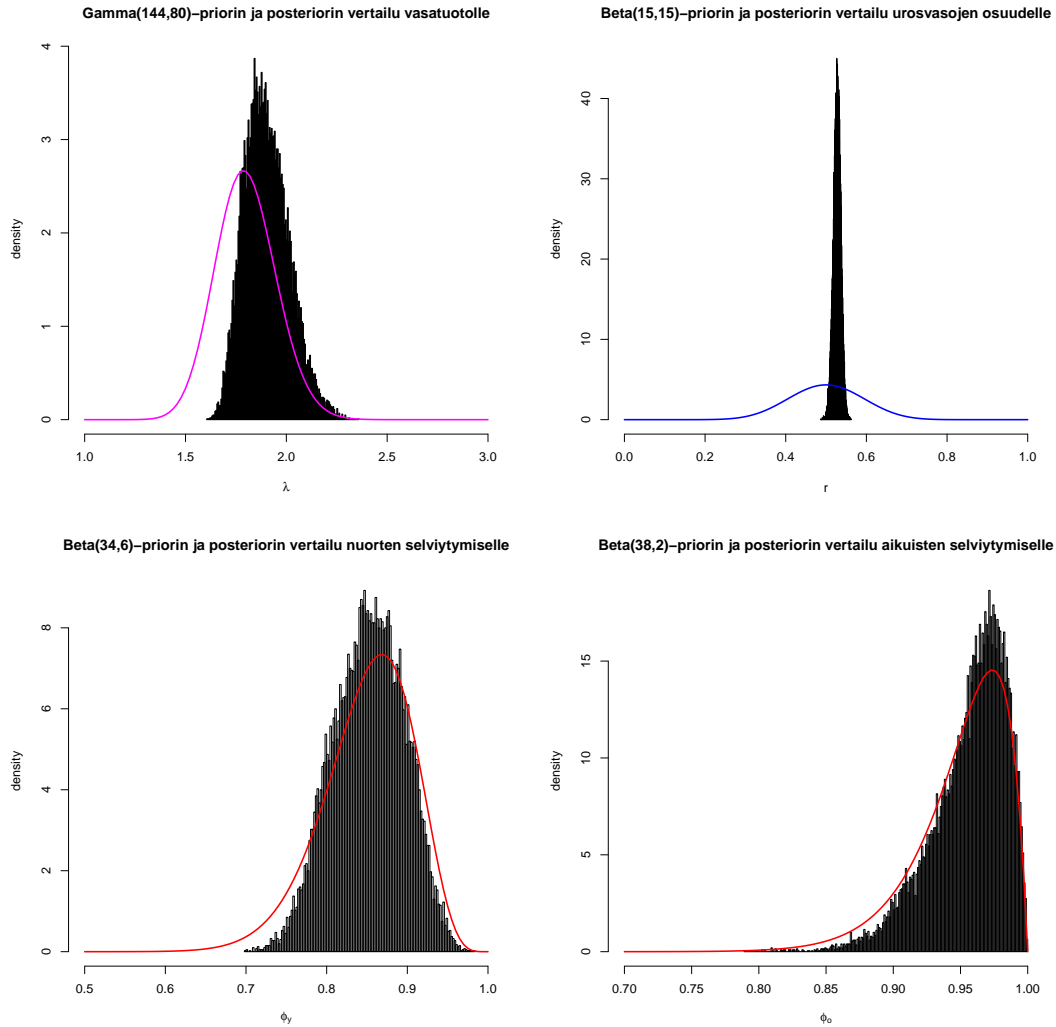
Kuvassa 10 esitetään simulaatioita Pöytyän vuosittaiselle kauriskannan koolle metsästyskauden jälkeen (harmaat viivat). Metsästäjien jäävän kannan arviot (sininen katkoviiva) ovat suurelta osin simulaatioiden kanssa samassa linjassa. Metsästäjien arviot kuitenkin vaihtelevat simulaatioita voimakkaammin. Vuoden 2010 metsästäjien jäävän kannan arvio (sininen piste) on mallin mukaisten ennusteiden (mustavalkeat täplät) muodostamalla vaihteluvälillä. Metsästäjien arvio jää ennusteiden keskimmäisten 95 %:n muodostaman välin (lihavoitetut viivat) alarajalle. Kuvaajasta voidaan päätellä, että kaurismallin antamat lukemat ovat järkevää suuruusluokkaa.

Kaikki kauriit: arviot metsästyksen jälkeen jäävälle kannalle metsästäjiltä ja mallista



Kuva 10: Harmaat viivat kuvaavat kaurismallin mukaisia simulaatioita kauriiden kannalle metsästyksen jälkeen 2000–2009. Esitykseen valittuna systemaattisesti 40 ketjua simulointikerran 20 000 ketjusta. Lihavoitettujen viivojen rajaaman alueen sekä ylä- että alapuolelle jää 2.5 % simuloituista arvoista. Mustavalkoiset pallot kuvaavat esitettyjen ketjujen pohjalta laskettuja ennusteita vuoden 2010 jäävälle kannalle. Sininen viiva ja pallo esittävät metsästäjien jäävän kannan arvioita 2000–2010.

Kuvasta 11 voidaan nähdä, että selviytymistodennäköisyyksien  $\phi_y$  ja  $\phi_o$  posteriorit muistuttavat muuttujille asetettuja priorijakaumia. Syntyvien vasojen urososuuden  $r$  posteriori on huomattavasti kapeampi kuin sen priori. Posteriori keskittyy luvun 0.53 tietämiin priorin moodin luvun 0.50 sijaan.



Kuva 11: Priorit ja posteriorit seuraaville muuttujille: keskimääräinen vasatuotto  $\lambda$ , urosuus syntyville vasoille  $r$ , selviytyminen luonnonoloista vasoille  $\phi_y$  ja aikuisille  $\phi_o$ . Priorit on kuvattu yhtenäisinä käyriä, posteriorit histogrammeina.

Vasatuottomuuttujan  $\lambda$  posteriori saa keskimäärin hieman suurempia arvoja kuin prioria valitessa oletettiin. Priorin odotusarvo on 1.8, mutta posteriorin moodi on ajokerrasta riippuen noin 1.9–2.1.

Lasketaan seuraavaksi yksivuotiaiden (eli varmasti lisääntymättömien) naaraiden osuus niistä naaraista, jotka on kaurismallissa luokiteltu lisääntyvien naaraiden luokkaan. Suoritetaan liitteessä B esitetyle kaurismallille yksi simulointiajo. Valitaan selviytymistodennäköisyyttä kuvaavien muuttujien  $\phi_y$  ja  $\phi_o$  sekä metsästystä edeltävää kantaa kuvaavien muuttujien  $N_{yf,t-1}$  ja  $N_{f,t-1}$  estimaateiksi simuloinneista saadut muuttujien marginaaliposteriorien mediaanit. Muodostetaan näin saatujen estimaattien ja metsästettyjen kauriiden lukumäärien avulla vektorit  $\mathbf{m}_y, \mathbf{m}_o$  ( $m = mother$ ) synnyttäväiksi laskettujen yksivuotiaiden ja vanhempien naaraiden lukumäärille seuraavasti:

$$\begin{aligned} m_{y,t} &= \hat{\phi}_y \left[ (\hat{N}_{yf,t-1}) - h_{yf,t-1} \right] \\ m_{o,t} &= \hat{\phi}_o \left[ (\hat{N}_{f,t-1}) - h_{f,t-1} \right]. \end{aligned}$$

Vuosittainen yksivuotiaiden osuus synnyttäväiksi lasketuista naaraista saadaan nyt yksinkertaisella jakolaskulla  $m_{y,t} / (m_{y,t} + m_{o,t})$ . Näin laskettu yksivuotiaiden naaraiden osuus lisääntyväksi luokitelluista kaurisnaaraista vaihtelee noin 30–40 %:n välillä.

Luvussa 2.2 todettiin, että naaraiden tiinehtymisprosentti on 85–90 %. Voidaan siis arvella, että lisääntyvien naaraiden luokkaan lasketuista naaraista korkeintaan  $0.85 \cdot 60 - 0.9 \cdot 70 \approx 51 - 63$  % lisääntyy. Loput naaraat eivät vasota. Luvussa 2.2 todettiin myös, että lisääntyvistä naaraista 14 % saa yhden, 75 % kaksi, 10 % kolme ja 1 % neljä vasaa kerralla. Toisin sanoen, kaikista naaraista noin 9 % saa yhden vasan, 38–47 % saa kaksi vasaa, 5–6 % saa kolme vasaa ja noin 0.5 % saa neljä vasaa. Näiden lukemien valossa keskimääräisen vasatuoton  $\lambda$  posteriorin moodi vaikuttaa hieman liian suurelta.

## 9 Pohdinta

Valkohäntäkauriiden kannan koon nykyinen arviointi perustuu suurelta osin metsästäjien antamiin arvioihin. Tässä tutkielmassa on esitetty tilastolliseen mallinnukseen perustuva menetelmä kannan arviointiin. Lopullista ratkaisua päivänpolttavaan kysymykseen valkohäntäkauriiden määrästä ja sen muutoksista tässä esitetty malli ei tarjoa. Käytäntöön soveltamisen kannalta riittävän tarkkojen tulosten saavuttamiseksi mallia tulee vielä kehittää.

Jäävän kannan arvioiden tarkkuudesta ei todellisuudessa ole tietoa. Kanta-arvioiden varianssille  $\sigma^2$  voisi tässä asetetun kiinteän luvun 1000 sijaan kokeilla priorijakaumia. Tutkielman kirjoittamisen aikana kokeiltiinkin luvussa 7.3 ehdotettuja käänteisiä gammajakaumia. Tulokset eivät suinkaan parantuneet, vaan joidenkin vuosien kohdalla kauriiden lukumäärien vaihteluvälit näyttivät kasvavan. Lisäinformaatio saattaisi mahdollistaa priorin asettamisen varianssille  $\sigma^2$ .

Luvussa 8 todettiin, että urososuuden  $r$  jakauma tarkentuu simulointien myötä annettua prioria kapeammaksi keskittyen luvun 0.53 tietämiin. Muutos tuntuu mielekkäältä. Vaikuttaa siltä, että aineisto antaa lisätietoa urososudesta.

Mallia voidaan muokata ja tarkentaa lisäämällä siihen relevantteja lisätiedon lähteitä. Tutkielman kirjoittamisen aikana kokeiltiin lineaaristen regressiomallien sovittamista. Merkitään alkuarvausta suhteelliselle kannan muutokselle vuodesta  $t$  vuoteen  $t + 1$  seuraavasti:  $\Delta_t = \frac{N_t - N_{t-1}}{N_{t-1}}$ , missä  $N_t$  on kauriskannan koko vuonna  $t$ . Muuttujaa  $\Delta_t$  selittäväksi muuttujaksi valittiin vuorotellen yksi seuraavista saalisosuuksien indeksimuuttujista:

- metsästetyt pukit/metsästetyt aikuiset
- metsästetyt pukit/metsästetyt kauriit
- metsästetyt vasat/metsästetyt naaraat
- metsästetyt vasat/metsästetyt kauriit.

Regressiomallinnus ei tuottanut toivottuja tuloksia, sillä indeksien ja  $\Delta_t$ :n väliltä ei löydetty vuosien 2000–2009 aineistolla informatiivisia lineaarisia yhteyksiä. Indeksimuuttujien selitysasteet jäivät alhaisiksi.

Etenkin runsaslumisina talvina kauriiden perhelaumat kulkevat peräkkäin samaa vanaa pitkin. Lumijälkilaskennoilla ei siten ole mahdollista saada kovin luotettavia tuloksia lauman jäsenten määrästä. Varteenotettavana vaihtoehtona voitaneekin pitää lentolaskentojen suorittamista, ja niiden tuottamien kanta-arvioiden lisäämistä malliin.

Luvussa 8 todettiin luonnossa selviytymiseen liittyvien parametrien  $\phi_y$  ja  $\phi_o$  priorien ja posteriorien muistuttavan toisiaan. Jakaumien yhtäläisyys liittyy siihen, että luvussa 4 esitellystä aineistosta ei saada informaatiota selviytymistodennäköisyyksistä. Muuttujien priorien ja posteriorien välille saattaisi syntyä eroa lisäämällä selviytymiseen liittyviä taustamuuttujia.

Teoriassa lisätietoa kauriiden kuolleisuudesta voitaisiin saada peurakolariaineistoista. Valitettavasti nykyisissä tilastoissa valkohäntäkauriit kuitenkin summataan yhteen ainakin kolareissa kuolleiden metsäkauriiden kanssa. Erittelemällä lajit saataisiin tärkeää informaatiota.

Kaurismallin kehittämisessä hyödyksi voisivat olla myös ilvestiheyden ja ilvesten aiheuttaman hävikin tunteminen sekä muuttoliikkeiden huomiointi. Lisäksi lumensyvyuden, ruokintapaikkojen sijainnin, ruokinnan määrän ja muiden elinympäristön kelpaavuuteen vaikuttavien tekijöiden huomiointi toisi oman lisänsä mallin toimivuuteen.

Luvussa 7.7 etsittäessä alkuarvoja muuttujille  $n_{s,y_f,t}$ ,  $n_{s,y_m,t}$ ,  $n_{s,f,t}$  ja  $n_{s,m,t}$  käytettiin hedelmällisyysparametrin  $\lambda$  arvona lukua 1.2, joka eroaa selvästi  $\lambda$ :n priorijakauman odotusarvosta 1.8. Arvo valittiin riittävän suureksi säilyttämään kannan hengissä, mutta samalla riittävän pieneksi pitämään kannan kohtuullisella tasolla. Tällaisenaan mallin soveltaminen vaatii tilannekohtaista alkuarvojen ja jakaumien säätämistä.

Laskenta-aika kasvaa iteraatioiden määrän lisääntyessä. Optimoimalla etenkin dynaamisen mallin avulla laskettuja alkuarvoja voitaisiin lyhentää laskentaan kuluva aikaa. Tässä tarkempi optimointi sivuutetaan tutkielman kannalta epäoleellisena.

Tässä tutkielmassa on esitelty kaurismallin toimintaa Pöytyän riistanhoitoyhdistyksen aineistolla. Alustavien tietokoneajojen perusteella vaikuttaa siltä, että malli voidaan saada toimimaan myös Pöytyän ulkopuolella. Muokkaamalla jakaumia ja lisäämällä iteraatioiden määrää nykyinen malli on saatu ajettua ainakin koko Varsinais-Suomen riistanhoitopiirin aineistolla.

## Lähteet

- Alhainen, M. (2009), Valkohäntäpeuraa pyytämään, *Metsästäjä*, 5, 11–12.
- Besbeas, P. T., Borchers, D. L., Buckland, S., Gimenez, O., King, R., Morgan, B. J. T., Newman, K. B. ja Thomas, L. (2009), *Estimating Animal Abundance. Open Populations*, käsikirjoitus.
- Buckland, S., Newman, K., Fernández, C., Thomas, L. ja J. Harwood (2007), Embedding Population Dynamics Models in Inference, *Statistical Science*, 22, 44–58.
- Carlin, B. P. ja Louis, T. A. (1997), *Bayes and Empirical Bayes Methods for Data Analysis*, Monographs on Statistics and Applied Probability, Englanti, Suffolk: Chapman & Hall.
- Consonni, G. ja Leucari, V. (2001), Model Determination for Directed Acyclic Graphs, *Journal of the Royal Statistical Society. Series D (The Statistician)*, 50, 243–256.
- Cowles, M. K. ja Carlin, B. (1996), Markov Chain Monte Carlo Convergence Diagnostics: A Comparative Review, *Journal of the American Statistical Association*, 883–904.
- Davison, A. C. (2009), *Statistical Models*, Cambridge Series in Statistical and Probabilistic Mathematics, USA, New York: Cambridge University Press.
- Kairikko, J. K. ja Ruola, J. (2005), *Valkohäntäpeura*, Jyväskylä: Suomen metsästäjälitto - Finlands jägarförbund ry., toinen painos.
- Lehtimäki, R. (1979), *Auton valojen ja muiden tekijöiden vaikutus valkohäntäpeuran käyttäytymiseen kohtaamistilanteessa: alkuperäisseloste*, Helsinki: Liikenneturva.
- Leppäniemi, J. ja Halla, T. (2006), *Hirvieläimet ja metsästys*, Helsinki: Kustannusosakeyhtiö perhemediat Oy.
- MKJ (2007), *Metsäkauris*, Metsästäjien keskusjärjestön oppaita, Jyväskylä: Kopijyvä Oy, kahdeksas painos.
- Moilanen, P. ja Vikberg, P. (1986), *Valkohäntäpeura: elintavat, metsästys, riistanhoito*, Helsinki: Otava.
- Neal, R. M. (2003), Slice Sampling, *The Annals of Statistics*, 31, 705–741.



- Orava, R. (2009), Tavoitteeksi viidenneksen lisäys peurasaaliseen, *Metsästäjä*, 5, 6–10.
- RiistaWeb (2012), Suomen riistakeskuksen ja RKTL:n ylläpitämä sähköinen riistatietokanta, URL: <http://riistaweb.riista.fi/>.
- SAS (2012), *SAS/STAT(R) 9.2 User's Guide, Second Edition*, SAS Institute Inc. URL: [http://support.sas.com/documentation/cdl/en/statug/63033/HTML/default/viewer.htm#statug\\_introbayes\\_sect008.htm](http://support.sas.com/documentation/cdl/en/statug/63033/HTML/default/viewer.htm#statug_introbayes_sect008.htm).
- Smith, W. P. (1991), *Odocoileus virginianus*, *Mammalian species*, 388, 1–13.
- Spiegelhalter, D., Thomas, A., Best, N. ja Lunn, D. (2003), *WinBUGS User Manual*.
- Trenkel, V., Elston, D. ja Buckland, S. (2000), Fitting Population Dynamics Models to Count and Cull Data Using Sequential Importance Sampling, *Journal of the American Statistical Association*, 95, 363–374.
- Wikström, M. (2009), Valkohäntäpeurat gps-seurannassa, *Metsästäjä*, 6, 30–33.

# Liitteet

## A Merkintöjä

### Dynamiikkamallin tuntemattomia muuttujia

$r$  - urosten osuus syntyvistä vassoista

$\phi_y$  - vassojen selviytyvyys luonnonoloissa

$\phi_o$  - aikuisten selviytyvyys luonnonoloissa

$\lambda$  - keskimääräinen vasaluku naarasta kohden

### Tiloja

$y_f$  - nuoret naaraat eli naarasvasat

$y_m$  - nuoret urokset eli urosvasat

$v$  - vastasyntyneet, sukupuolettomat vasat

$f$  - aikuiset naaraat

$m$  - aikuiset urokset

$j \in \{y_f, y_m, f, m\}$  - tila

### Tilamallin vaiheita

$n_{h,j,t}$  - kauriit metsästyksen jälkeen

$n_{s,j,t}$  - luonnonoloista selvinneet kauriit

$n_{a,f,t}, n_{a,m,t}$  - aikuistuneet kauriit

$n_{b,v,t}$  - vastasyntyneet kauriit

$n_{g,y_m,t}$  - nuoret urokset sukupuolen määräytyttyä

$N_{j,t}$  - kauriit luokassa  $j$  vuonna  $t$

### Variansseja

$\sigma^2$  - metsästäjien jäävän kannan arvioiden varianssi

### Funktioita ja jakaumia

$\pi()$  - priori

$g_0()$  - populaation alkutila

$g_t()$  - tilaprosessi eli populaation tilan muutos vuodesta  $t - 1$  vuoteen  $t$

$f_t()$  - uskottavuusfunktio

$p()$  - posteriori

### Muuta

$d_t$  - jäävän kannan arvio vuodelle  $t$

$h$  - metsästettyjen kauriiden lukumäärä

$m_y$  - lisääntyväksi luokitellut yksivuotiaat naaraat

$m_o$  - lisääntyväksi luokitellut yli yksivuotiaat naaraat

## B Koodit

```
#### BUGS-koodi kaurismallille ####

model{

## priorit

# tuntemattomat muuttujat
  lambda ~ dgamma(144,80)
  r ~ dbeta(15,15)

  phi.o ~ dbeta(38,2)
  phi.y ~ dbeta(34,6)
  phi.yf <- phi.y
  phi.ym <- phi.y
  phi.f <- phi.o
  phi.m <- phi.o

# alkuarvot populaatiolle
  N.yf.ekaa ~ dnorm(300, 0.001)
  N.yf.eka <- round(N.yf.ekaa)
  N.ym.ekaa ~ dnorm(300, 0.001)
  N.ym.eka <- round(N.ym.ekaa)
  N.f.ekaa ~ dnorm(300, 0.001)
  N.f.eka <- round(N.f.ekaa)
  N.m.ekaa ~ dnorm(300, 0.001)
  N.m.eka <- round(N.m.ekaa)

## havainnoista
  jaava.kanta[1] ~ dnorm(n.tot.after.h[1], 0.001)
  h.y[1] ~ dbin(r, h.young[1])
  for(t in 2:T){
    jaava.kanta[t] ~ dnorm(n.tot.after.h[t], 0.001)
    h.y[t] ~ dbin(r, h.young[t])
  }

## tilamalli
  # rajoite, voi ampua vain elossa olevien verran
  h.yf[1] ~ dunif(0, N.yf.eka)
  h.y[1] ~ dunif(0, N.ym.eka)
  h.f[1] ~ dunif(0, N.f.eka)
  h.m[1] ~ dunif(0, N.m.eka)
  # metsästetyt vasat
  h.young[1] <- h.yf[1] + h.y[1]
```

```

# ei-ammutut vuonna 1
  n.h.yf[1] <- N.yf.eka - h.yf[1]           # metsästyksestä selviytyvät yf
  n.h.ym[1] <- N.ym.eka - h.ym[1]           # metsästyksestä selviytyvät ym
  n.h.f[1] <- N.f.eka - h.f[1]             # metsästyksestä selviytyvät f
  n.h.m[1] <- N.m.eka - h.m[1]             # metsästyksestä selviytyvät m
  n.tot.after.h[1] <- n.h.yf[1] + n.h.ym[1] + n.h.f[1] + n.h.m[1]

# selviytyneet vuonna 1
  surv.yf[1] ~ dbin(phi.yf, n.h.yf[1])     # selviytyvät yf
  surv.ym[1] ~ dbin(phi.ym, n.h.ym[1])     # selviytyvät ym
  surv.f[1] ~ dbin(phi.f, n.h.f[1])        # selviytyvät f
  surv.m[1] ~ dbin(phi.m, n.h.m[1])        # selviytyvät m

# aikuiset vuonna 1
  n.a.f[1] <- surv.yf[1] + surv.f[1]        # aikuistuneet naaraat
  n.a.m[1] <- surv.ym[1] + surv.m[1]        # aikuistuneet urokset

# syntyvät vasat
  n.b.vee[1] <- lambda * n.a.f[1]
  n.born[1] ~ dpois(n.b.vee[1])

# lukumäärät vuonna 1
  ym.t[1] ~ dbin(r, n.born[1])             # uroksiksi valikoituvat vasat
  N.ym[1] <- ym.t[1]
  N.yf[1] <- n.born[1] - N.ym[1]           # loput vasat naaraiksi
  N.f[1] <- n.a.f[1]
  N.m[1] <- n.a.m[1]
  N.total[1] <- N.ym[1] + N.yf[1] + N.m[1] + N.f[1]

for(t in 2:T)
{
  # rajoite, voi ampua vain elossa olevien verran
  h.yf[t] ~ dunif(0, N.yf[t-1])
  h.ym[t] ~ dunif(0, N.ym[t-1])
  h.f[t] ~ dunif(0, N.f[t-1])
  h.m[t] ~ dunif(0, N.m[t-1])

  # metsästetyt vasat
  h.young[t] <- h.yf[t] + h.ym[t]

  # ei-ammutut vuonna t
  n.h.yf[t] <- N.yf[t-1] - h.yf[t]
  n.h.ym[t] <- N.ym[t-1] - h.ym[t]
  n.h.f[t] <- N.f[t-1] - h.f[t]
  n.h.m[t] <- N.m[t-1] - h.m[t]
  n.tot.after.h[t] <- n.h.yf[t] + n.h.ym[t] + n.h.f[t] + n.h.m[t]

  # selviytyneet vuonna t
  surv.yf[t] ~ dbin(phi.yf, n.h.yf[t])
  surv.ym[t] ~ dbin(phi.ym, n.h.ym[t])
  surv.f[t] ~ dbin(phi.f, n.h.f[t])
  surv.m[t] ~ dbin(phi.m, n.h.m[t])

  # aikuiset vuonna t
  n.a.f[t] <- surv.yf[t] + surv.f[t]
  n.a.m[t] <- surv.ym[t] + surv.m[t]

```

```

# syntyneet
  n.b.vee[t] <- lambda * n.a.f[t]
  n.born[t] ~ dpois (n.b.vee[t])
# lukumäärät vuonna t
  ym.t[t] ~ dbin(r, n.born[t])
  N.ym[t] <- ym.t[t]
  N.yf[t] <- n.born[t] - N.ym[t]
  N.f[t] <- n.a.f[t]
  N.m[t] <- n.a.m[t]

  N.total[t] <- N.ym[t] + N.yf[t] + N.m[t] + N.f[t]
}
ennuste.yf <- N.yf[10] - hunted.yf
ennuste.ym <- N.ym[10] - hunted.ym
ennuste.f <- N.f[10] - hunted.f
ennuste.m <- N.m[10] - hunted.m
ennuste.total <- ennuste.yf + ennuste.ym + ennuste.f + ennuste.m
}

```

## C Lisätietoa kauriista

Suomeen ensimmäiset valkohäntäkauriit tuotiin meriteitse alkusyksystä 1934 Minnesotan osavaltiota läheltä Virginian kaupunkia. Matkaan lähteneistä kolmesta uroksesta ja neljästä naaraasta Suomeen Vesilahden Laukon kartanoon selvisi hengissä yksi uros ja kaikki naaraat. Myöhemmin yksi naaraista lopetettiin pedon raadeltua sitä pahoin.

Kesällä 1937 kahdelle naaraalle syntyi urosvasa. Maaliskuussa 1938 aitauksen verkko luhistui kaatuneen puun alle ja kauriit karkasivat. Naaraat ja vasat saatiin houkuteltua takaisin, mutta uros ei palannut. Myöhemmin keväällä kaurisnaaraat ja niille syntyneet vasat päästettiin vapauteen.

Vuonna 1937 Suomeen tuotiin kaksi naarasta ja kaksi urosta, jotka kuuluivat hieman itäisempään valkohäntäkauristyyppiin. Tietävästi näillä kauriilla ei ole ollut lainkaan vaikutusta nykyiseen kantaan, vaan viimeisetkin aidatut kauriit teurastettiin vuonna 1940. Täyttä varmuutta ei ole, sillä kauriit tuotiin aluksi Korkeasaareen, jonka arkistot näiltä ajoilta ovat tuhoutuneet. Vuonna 1948 kannan kasvettua noin sadan yksilön suuruiseksi tuotiin Laukkoon jälleen alalajin *borealis* kolme urosta ja kolme naarasta vähentämään kannan sisäsiittoisuutta. Näistä kaksi urosta kuoli ennen kuin ne ehdittiin vapauttaa seuraavana keväänä. Suomen valkohäntäkauriskanta on siis periytynyt Minnesotasta tuoduista kahdesta uroksesta ja kuudesta naaraasta.

Kuten luvussa 2 kerrottiin, vapauteen päästyään kauriit ovat lisääntyneet ja levittäytyneet voimakkaasti.

### C.1 Valkohäntäkauriin ulkomuoto

Syntyessään valkohäntäkauriit painavat 2,5–3,5 kg. Paino kolminkertaistuu ensimmäisen elinkuukauden aikana. Naaraat tulevat täysikasvuiseksi 2,5–3 vuoden iässä. Urokset kasvavat vielä viisi-kuusivuotiaiksi asti. Täysikasvuiset naaraat painavat 60–110 kg ja urokset 100–170 kg. Yksilöiden paino vaihtelee perimän, vuodenajan ja yleisen ravintotilanteen mukaan. Täysikasvuisen yksilön säkäkorkeus on 85–130 cm. (Kairikko ja Ruola, 2005.)

Vasat ovat punaruskeita ja niillä on valkeita täpliä selässä. Kesän kuluessa täplikkyys vähenee. Joillekin yksilöille jää pysyvästi hieman laikkuja. Kauriin yleisväritys on kesällä punaruskea ja talvella harmahtava. Kesäkarva vaihtuu toukokuussa, talvikarva elo–syyskuussa. Vuoden ympäri karvapeite on valkoinen vatsan seudulla, jalkojen sisäpinnoilla, kaulan ”leukalapussa” sekä silmien ja karvattoman turvan ympärillä. (Kairikko ja Ruola, 2005.)

Uroksilla on vuosittain joulutammikuussa pudotettavat luusarvet. Yleensä suomalaisten valkohäntäkauriiden sarvet ovat tulppaanimaiset, mutta joskus myös avonaisemmat. Välimuotoja esiintyy melko usein. Tavallisesti naarailla ei ole sarvia. Silti Suomessa on ainakin parikymmentä kertaa kaadettu naaras, jolla on ollut tappimaiset tai ohuet ja vähähaaraiset sarvet. (Kairikko ja Ruola, 2005.)

Suomessa elää kaksi muuta kaurislajia, joihin valkohäntäkauriin voi sekoittaa. Metsäkauris on valkohäntäkaurista pienempi, vain 50–70 cm korkea. Se painaa noin 30 kg. Valkohäntäkauriin vasa on metsäkaurista raskastekoisempi. Valkohäntäkauriin lisäksi myös kuusipeura (ts. täpläkauris) on Suomeen istutettu hirvieläinlaji. Kuusipeura on samaa kokoluokkaa kuin valkohäntäkauris. Täysikasvuiset urokset painavat noin 100–120 kg ja naaraat 80–120 kg. Yleisimmin kuusipeura on väritykseltään punaruskea. Sen selkäpuolella on pysyvästi valkoisia täpliä. Häntä on musta ja lyhytkarvainen. (Leppäniemi ja Halla, 2006.)

### C.1.1 Iänmääritys

Yleensä vasan tunnistaa naaraasta sillä, että vasalla on lyhyempi kuono. Joillakin naaraila voi kuitenkin olla lyhyt kuono, jolloin tunnistus on vaikeampaa. Urosvasan tunnistaa 1–2 cm:n pituisista sarventyngistä. Varmin keino määrittää ikä on kauriin hampaiden tarkastelu. Vastasyntyneellä vasalla on alaleuassa neljä etuhammasta ja kolme paria maitoposkihampaita. Maitohampaat vaihtuvat vähitellen pysyviksi hampaiksi, ja syntyessä puhkeamaisillaan olleet takimmaisesta pysyvät poskihampaat kasvavat. Jos poskihampaita on alaleuan puoliskossa neljä, on kyseessä vasa. Ylivuotisella eli vuoden täyttäneellä vasalla on vähintään viisi paria poskihampaita. Viimeistään kolmevuotiaana peuralla on etuhampaita neljä paria ja poskihampaita kuusi paria. Hampaiden lukumäärää ei kuitenkaan aina osata laskea oikein, sillä hampaat ovat erikokoisia. (Kairikko ja Ruola, 2005.)

Varmin keino aikuisen kauriin iänmääritykseen on pyydystetyn eläimen hampaan leikkien tutkiminen. Sorkkaeläimillä kulutuksessa heikenneen hammasmateriaalin tilalle kasvaa kaiken aikaa uutta luuta ja hammassementtiä. Kasvusta voi nähdä vuodenaikojen vaihtelun kuten puiden vuosirenkaista. Kesällä kasvu on selvästi voimakkaampaa kuin talvella. Ensimmäinen pysyvä poskihampaat kuvaa parhaiten eläimen todellista ikää. (Kairikko ja Ruola, 2005.)

## C.2 Pedot

Pohjois-Amerikassa valkohäntäkauriita saalistavia petoeläimiä ovat puuma, susi, kojootti, punailves ja kanadanilves. Suomessa kauriiden merkittävin luonnonvarainen vihollinen on ilves, joka metsästää runsaasti vasa. Ilveksen hampaat eivät sovi jäätyneen ravinnon syömiseen, joten se syö kauriista vain parhaat ja rasvaisimmat osat. (Moilanen ja Vikberg, 1986.) Maakotkan, karhun, suden ja ahman arvellaan myös pyytävän kauriita, mutta niiden vaikutusta kannan kokoon ei pidetä toistaiseksi kovin merkittävänä. Ketut, korpit ja varikset voivat koitua pienen vasan kohtaloksi. (Kairikko ja Ruola, 2005.) Valkohäntäkauriit puolustautuvat saalistajilta juoksemalla pakoon tai potkimalla saalistajaa sorkillaan (Moilanen ja Vikberg, 1986).

### C.3 Ravinto, laumat ja liikkuminen

Valkohäntäkauriit muodostavat kahdenlaisia ryhmiä: Perhelaumat koostuvat vahvasta matriarkkanaaraasta, sen edeltävien vuosien naarasjälkeläisistä ja näiden vasoista. Aikuiset urokset ja vuoden täyttäneet pukit muodostavat puolestaan 2–5 yksilön veljellisiä laumoja. Perhelaumat kulkevat yhdessä vuoden ympäri lukuun ottamatta kesän vasomiskautta. Kesällä nuoret naaraat ja edellisesäiset vasat ruokailevat sekaryhmissä. Tällöin perheryhmit koostuvat naaraasta ja tämän uusista vasoista. (Smith, 1991.)

Ensimmäiset viikot vasa viettää lähinnä makoillen yksin paikoillaan. Välillä se ottaa muutamana askeleen. Emo imettää vasaan noin neljän tunnin välein. Runsaan kuukauden ikäisenä vasa alkaa seurata emoaan. Tällöin se alkaa käyttää maidon lisäksi ruohoa ravinnokseen. (Kairikko ja Ruola, 2005.) Kahdeksan viikon iässä vasat kuuluvat jo vakinaisesti perhelaumaan. Syksyllä vuoden täyttäneet naaraat liittyvät jälleen perhelaumaan, mutta vuotiaat urokset muodostavat oman lauman tai liittyvät yhteen aikuisten pukkien kanssa. Urokset kulkevat yhdessä etenkin talvella ja kesällä. Kiima-aikana ne liikkuvat pääasiassa yksin. Valkohäntäkaurisnaaraiden muodostamissa laumoissa arvojärjestyksen määrää ikä. Uroslaumoissa myös koko ja fyysinen kunto vaikuttavat arvoasteikkoon. (Smith, 1991.) Syntymää seuraavan huhtikuun lopulla osa vasoista kulkee emon mukana, osa elää itsenäisesti (Kairikko ja Ruola, 2005).

Aikuisten kauriiden ravinto koostuu puiden lehdistä, mesiangervosta, heinä- ja ruohokasveista, naavasta, jäkälistä, varvuista ja viljan oraista. Syksyllä valkohäntäkauriit kerryttävät rasvavarastojaan syömällä puiden oksia, runkoja ja juuria, joihin kasvien hiilihydraatit ja rasvahapot kertyvät. Lisäksi kauriille maistuvat omenat ja mansikat. Lumen määrän lisääntyessä puiden oksien merkitys korostuu. Suosituimmat puut ovat kataja, männyntaimet ja haapa. Kuusenhavuja kauriit syövät vain erittäin huonoissa olosuhteissa säästääkseen liikkumiseen kuluva energiaa. Valkohäntäkauriit viettävät kaikkina vuodenaikoina suurimman osan ajastaan makoillen ja märehkien. Mikäli kauriiden on välttämättä lähdettävä etsimään ravintoa, käyttävät ne mieluiten valmiiksi tallomiaan ja lajikumppaneiden muovaamia polkuja. Myös metsäautotiet kelpaavat kulkureiteiksi. (Kairikko ja Ruola, 2005.)

Paksu lumipeite aiheuttaa hyvin nopeasti valkohäntäkauriiden nälkiintymisen. Kauriit eivät pysty kunnolla liikkumaan tai kaivamaan ravintoa lumen alta. Vähintään puolimetritäinen lumipeite haittaa aikuisten ravinnonsaantia, mutta vasat kärsivät jo 20–30 cm:n lumikerroksesta. Nälkiintyneen eläimen luusto näkyy ihon alta, karva takkuuntuu ja luut huokoistuvat. Paksulumisina talvina vasojen luusto ei kehity lainkaan, vaan kasvu jatkuu vasta vihreän ravinnon ilmestyessä. (Moilanen ja Vikberg, 1986.)

Valkohäntäkauriita voidaan ruokkia metsästyskelpoisen kannan ylläpitämiseksi. Sijoittamalla nuolukivet, ruokintalaitteet ja riistapelot etäälle ihmisasumuksista, erikoisviljelmistä ja suurista teistä voidaan myös vähentää kauriiden aiheuttamien vahinkojen määrää. Eläinten pysyessä enemmän aloillaan niiden tarkkailu metsästysajan ulkopuolella helpottuu. (Leppäniemi ja Halla, 2006.)



Amerikan pohjoisten alueiden kauriit vaelsivat aiemmin kylmiä ja runsaslumisia talvia pakkoon jopa 80–120 km:n matkan. Pohjoisten alalajien siirtymä on kutistunut 10–30 km:n mittaiseksi asutuksen leviämisen ja riistanhoidon tuomien uusien ruokalähteiden ansiosta. (Moilanen ja Vikberg, 1986.) Suomessa valkohäntäkauriiden liikkeitä on yritetty kartoittaa radiolähetinpannoilla jo 60-luvulta alkaen. Tulokset ovat olleet kehoja. Vuonna 2008 RKTL ja Metla alkoivat varustaa kauriita gps-lähettimillä niiden vaelluskäyttäytymisen tutkimiseksi. Tietoa kerätään Uudenmaan, Hämeen ja Savon riistanhoitopiireistä yhteensä 30 kauriilta. Seurannalla halutaan kartoittaa ilmastonmuutoksen vaikutuksia liikkumiseen, levinneisyyteen ja populaatiodynamiikkaan, parantaa kannanlaskumenetelmää sekä hankkia tietoa elinympäristöjen ja ravinnon valinnasta. Lisäksi halutaan selvittää suurpedoista erityisesti ilvesten lukumäärän kasvun merkitys kauriiden kantaan. (Wikström, 2009.)

## C.4 Käyttäytymisestä

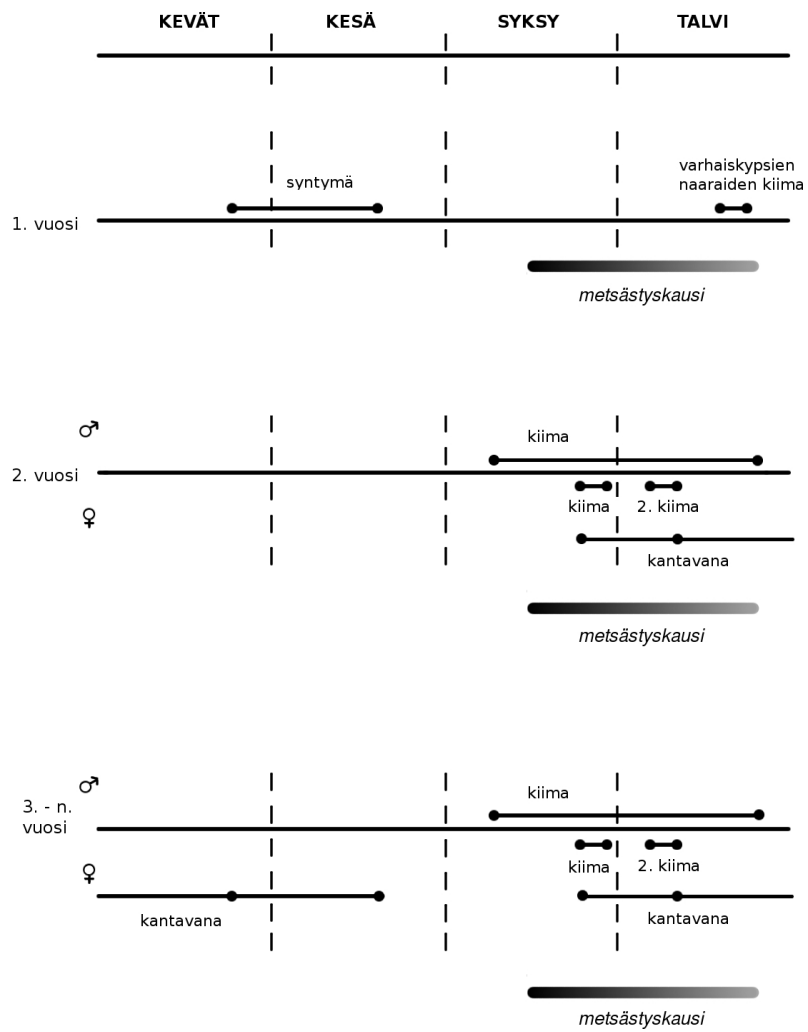
Naaraat ja vasat kommunikoiivat lyhyillä äännähdyksillä. Kiima-aikana urokset päästelevät narahdusmaisia puhahduksia ja röhkäisyjä. Lisäksi kauriit viestivät polkemalla äänekkäästi, puhahtelemalla voimakkaasti vaistotessaan vaaran ja jättämällä hajumerkkejä. Kuullessaan vieraan äänen valkohäntäkauriit pakenevat nopeasti. Paetessaan kauriit nostavat 20–35 cm:n pituisen häntänsä pystyyn, jolloin ne voivat seurata toisiaan hämärässäkin. Ne paikallistavat ruokalähteet pelkän hajuaistinsa avulla. Kauriiden näköaisti on kuitenkin heikohko. Ne eivät erota liikkumatonta kohdetta, jollei se näy selväpiirteisenä. Kauris ei erota esimerkiksi punaisiin tai oransseihin vaatteisiin pukeutunutta paikallaan seisovaa ihmistä.

Ravatessaan valkohäntäkauris näyttää ontuvan. Kävellessä sen askellus on kuitenkin siro, ja laukka kulkee sulavasti. Hyppyjen pituus on usein jopa viidestä kuuteen metriä ja vaaran uhatessa vieläkin enemmän. Hyväkuntoinen aikuinen ylittää helposti 2,5 m korkean aidan. (Kairikko ja Ruola, 2005.)

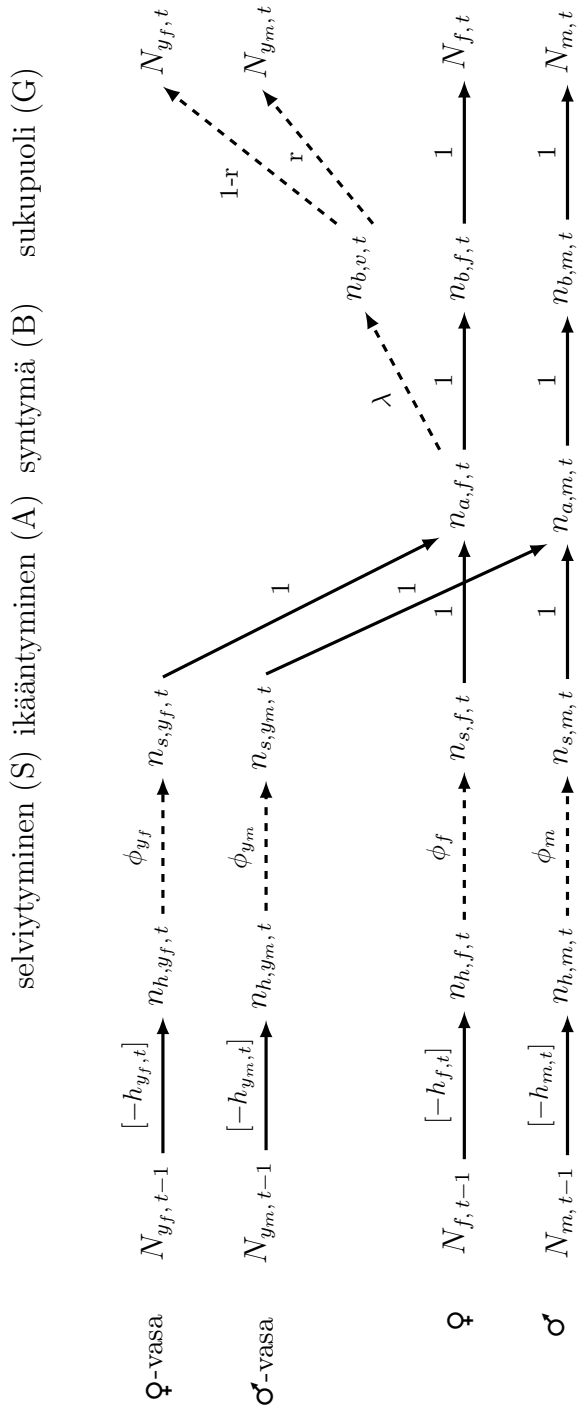
### C.4.1 Kauriiden käyttäytyminen auton kohtaamistilanteessa

Valkohäntäkauriit reagoivat herkästi autoihin. Tiellä valmiiksi oleillut tai sille pyrkimässä ollut kauris käyttäytyy arvaamattomasti kohtaamistilanteessa: se voi kulkea tien poikki tai sen suuntaisesti tai jopa törmätä autoon. Mikäli kauris on ollut alle kymmenen metrin päässä tiestä huomattaessaan auton, se lähtee loittonemaan tiestä. Yli kymmenen metrin päässä tiestä oleillut kauris ei tule tielle, mutta se ei lähde loittonemaankaan havaitessaan auton. Säätilalla, valoisuudella, kauriin sijainnilla valokiilaan nähden, ajoneuvon nopeudella, valaistuksen puutteilla tai muulla liikenteellä ei ole havaittu tilastollisesti merkitsevää vaikutusta valkohäntäkauriiden käyttäytymiseen kohtaamistilanteessa. (Lehtimäki, 1979.)

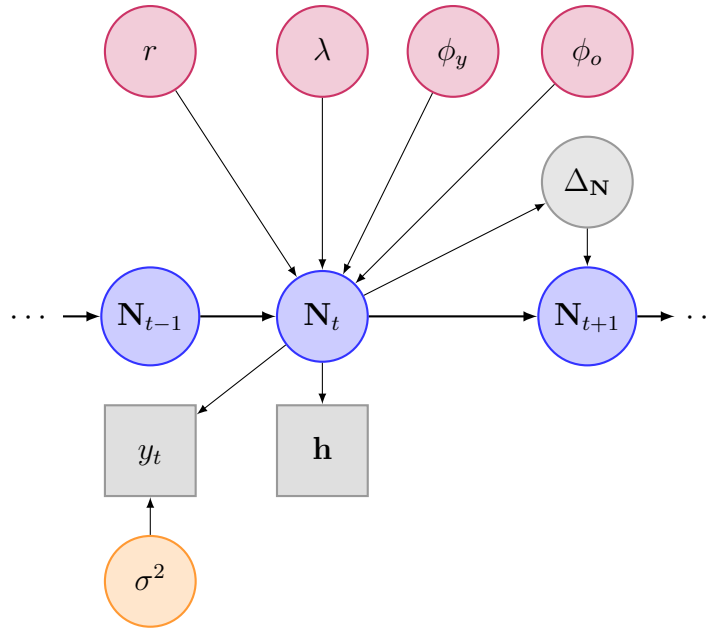
## D Kuvat



Kuva D.1: Valkohäntäkauriin vuosien kiertokulku

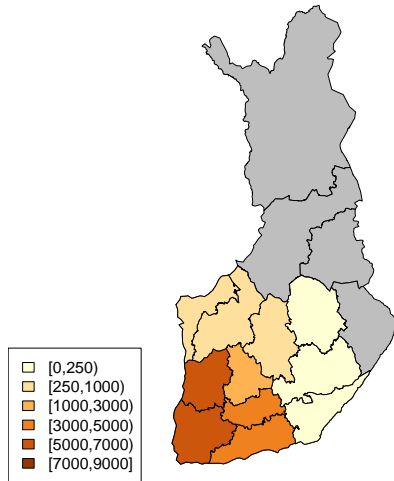


Kuva D.2: Valkohäntäkauriiden populaatiodynamiikka. Deterministiset prosessit on esitetty yhtenäisin viivoin, stokastiset prosessit katkoviivoin. Haka-sulkujen termi lisätään edelliseen lukumäärään, muut kerrotaan.



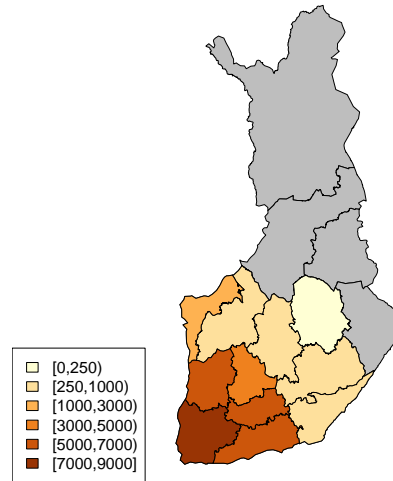
Kuva D.3: DAG (Directed Acyclic Graph) eli suunnattu syklitön graafi kaurismallista. Ylimmällä rivillä urosvasojen osuus syntyneistä vazoista  $r$ , naaraiden keskimääräinen jälkeläistuotto  $\lambda$  ja selviytyminen luonnonoloista vazoille  $\phi_y$  ja aikuisille  $\phi_o$ . Toisella rivillä vuodesta  $t$  vuoteen  $t + 1$  tapahtuva populaatiokoon muutos  $\Delta_{\mathbf{N}}$ . Kolmannella rivillä populaation koko kunakin vuonna. Neljännellä rivillä laatikoissa havaintoaineisto eli metsästäjien jäävän kannan arviot  $d_t$  ja metsästettyjen kauriiden lukumäärät  $\mathbf{h}$ . Alimmalla rivillä varianssi.

Jäävän kannan arviot vuonna 2002



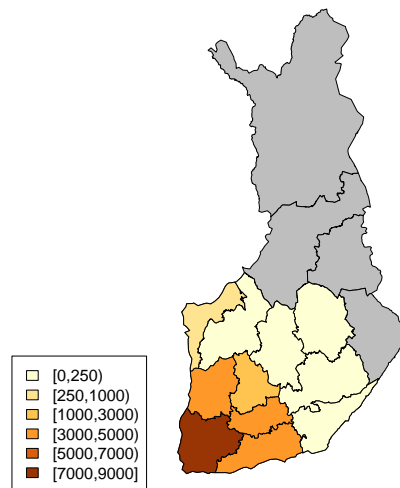
Kuva D.4: Riistanhoitopiirien jäävän kannan arviot vuonna 2002.

Jäävän kannan arviot vuonna 2009



Kuva D.5: Riistanhoitopiirien jäävän kannan arviot vuonna 2009.

Metsästettyjen kauriiden lukumäärät 2009



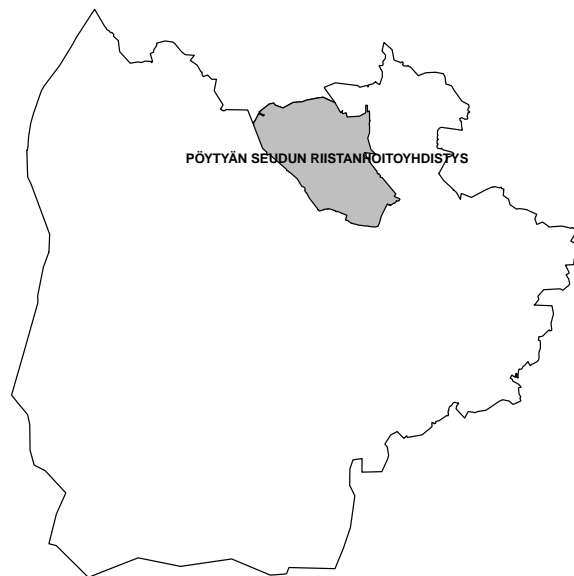
Kuva D.6: Metsästettyjen kauriiden lukumäärät vuonna 2009.

### Kauriiden elinalueen riistanhoitopiirit

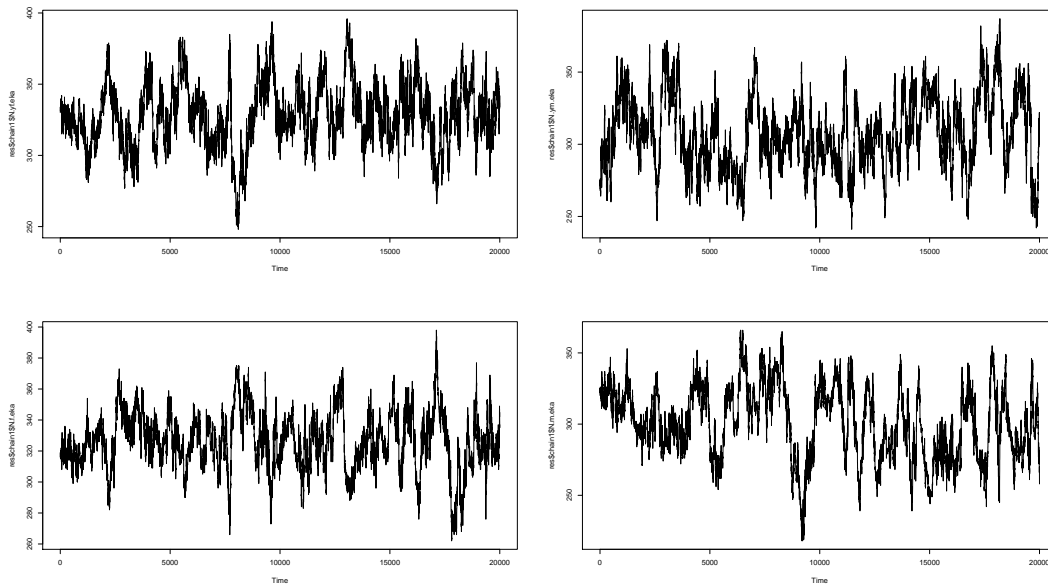


Kuva D.7: Riistanhoitopiirit, joissa valkohäntäkauriita metsästetään.

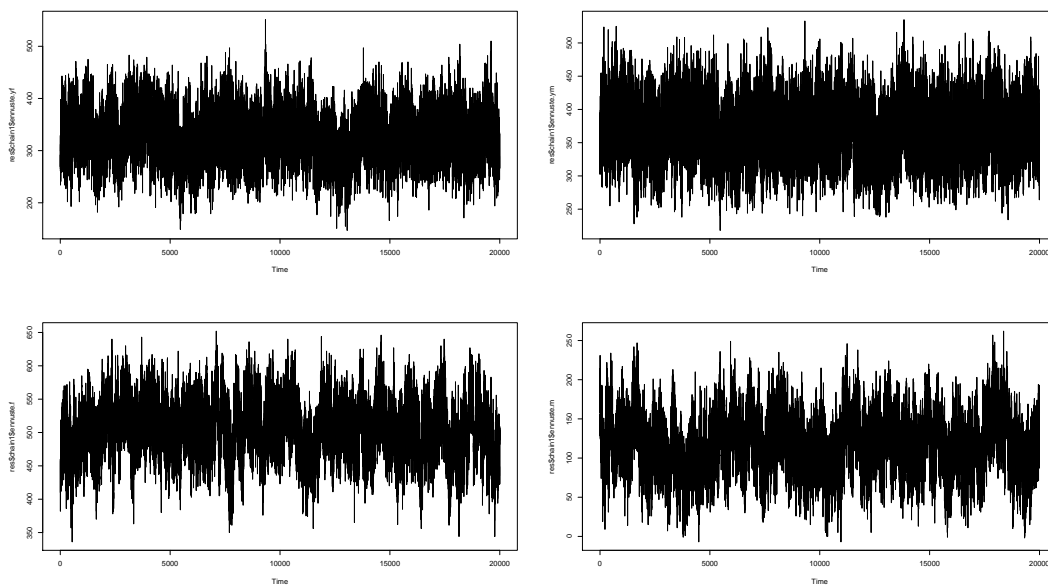
**Varsinais-Suomen riistanhoitopiiri**



*Kuva D.8: Pöytyän riistanhoitoyhdistyksen sijainti Varsinais-Suomen riistanhoitopiirissä.*

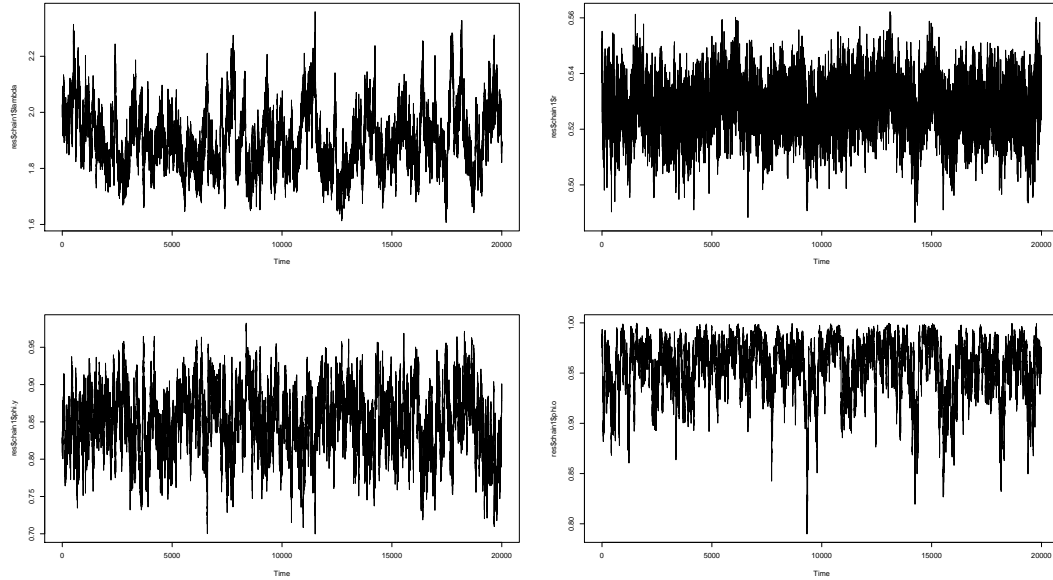


Kuva D.9: Ketjut alkutiloille syksyllä 2000. Ylärivillä ketjut nuorille naaraille ja nuorille uroksille, alarivillä aikuisille naaraille ja aikuisille uroksille.

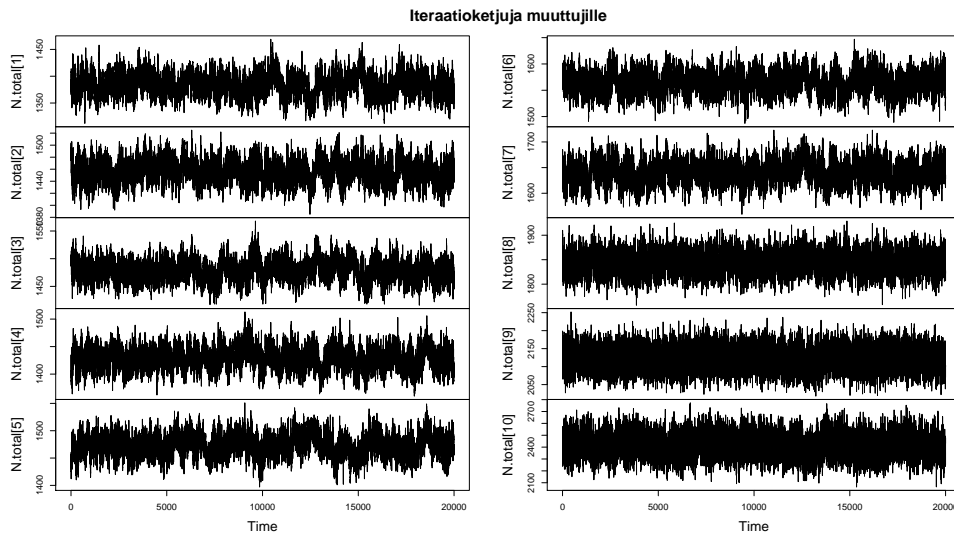


Kuva D.10: Ketjut kauriiden ennusteille 2010. Ylärivillä ketjut nuorille naaraille ja nuorille uroksille, alarivillä aikuisille naaraille ja aikuisille uroksille.

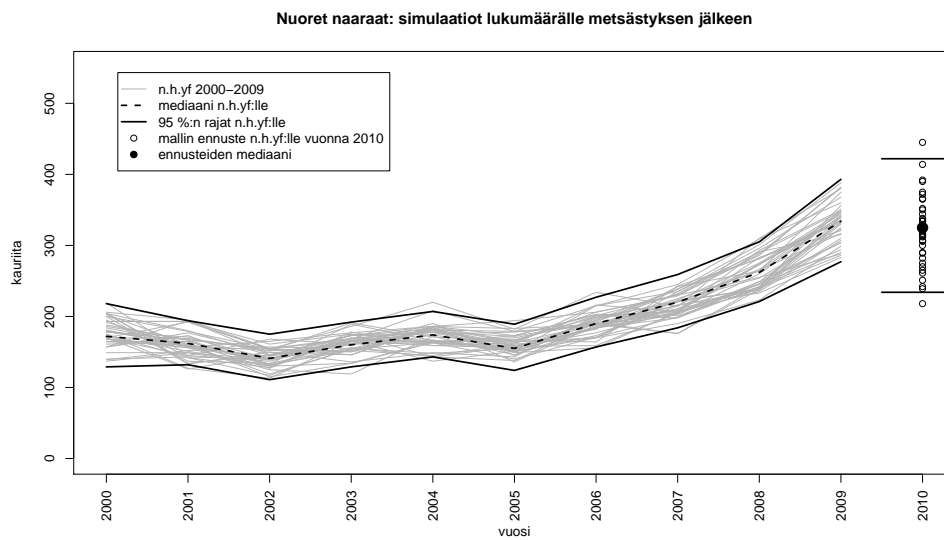
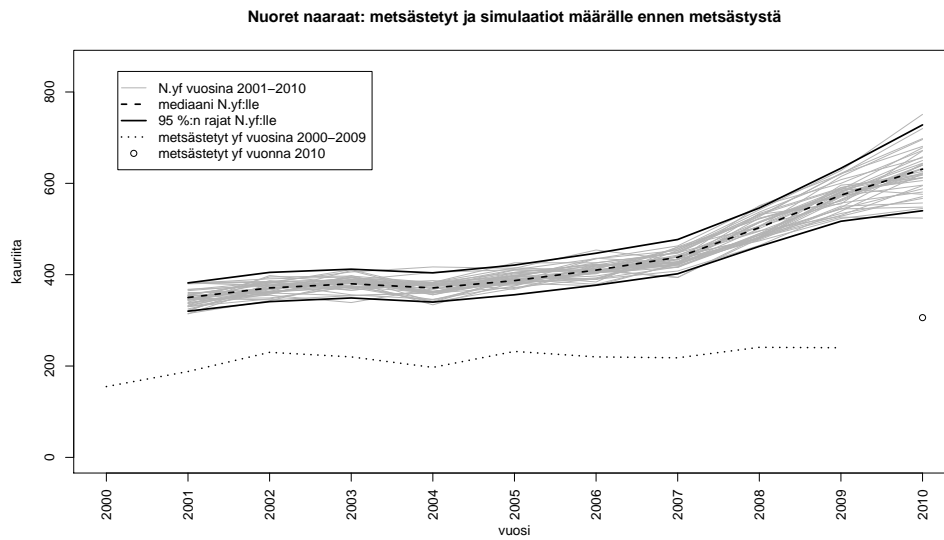




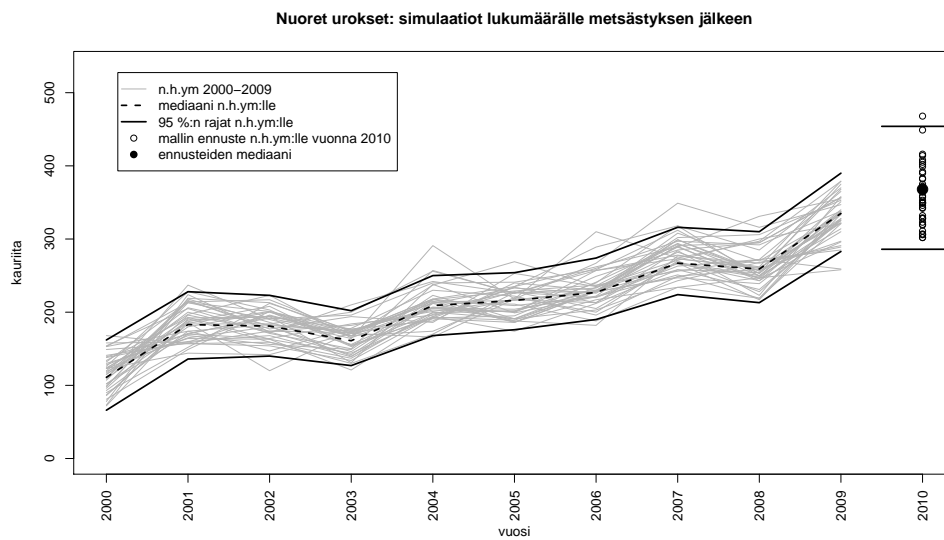
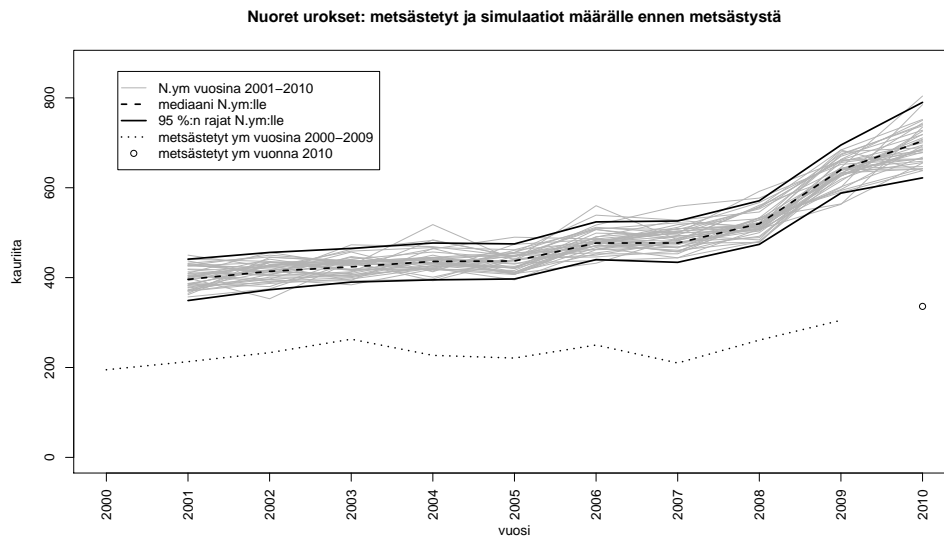
Kuva D.11: Ketjut vuosittain vakioina pysyville muuttujille. Ylärivillä keskimääräinen vasatuotto  $\lambda$  ja urosten osuus syntyville vassoille  $r$ , alarivillä selviytymisdennäköisyydet  $\phi_j$  vassoille ja  $\phi_o$  aikuisille.



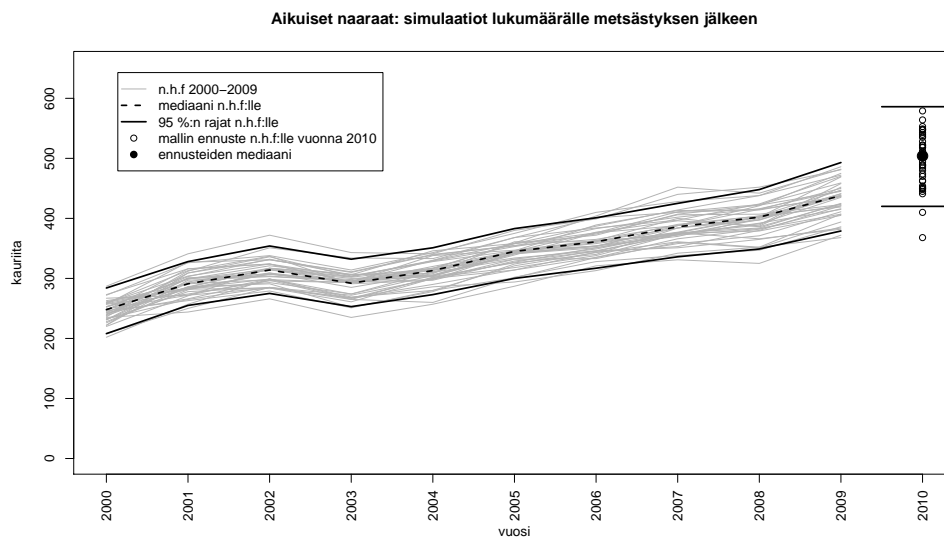
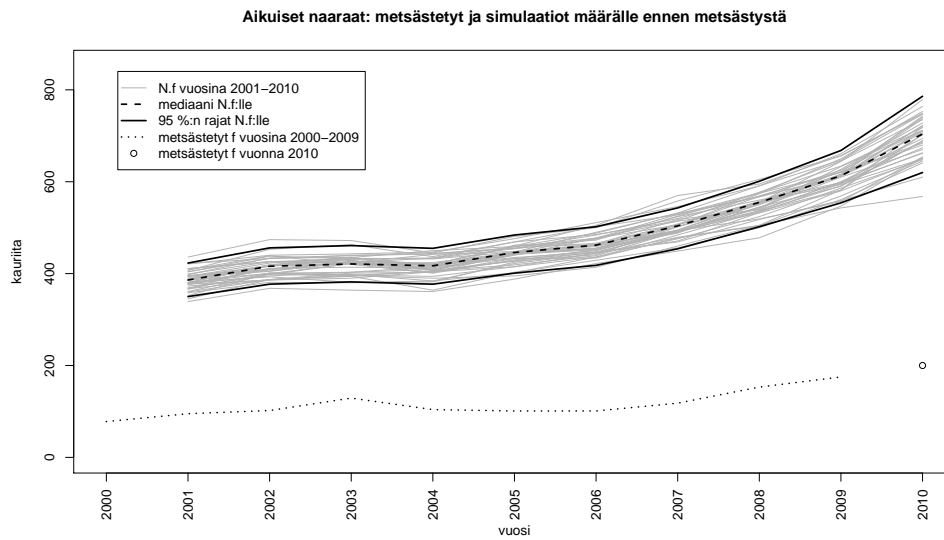
Kuva D.12: Iteraatioketjut muuttujalle  $N.total$  eli kauriiden lukumäärälle metsästyksen jälkeen 2000–2009.



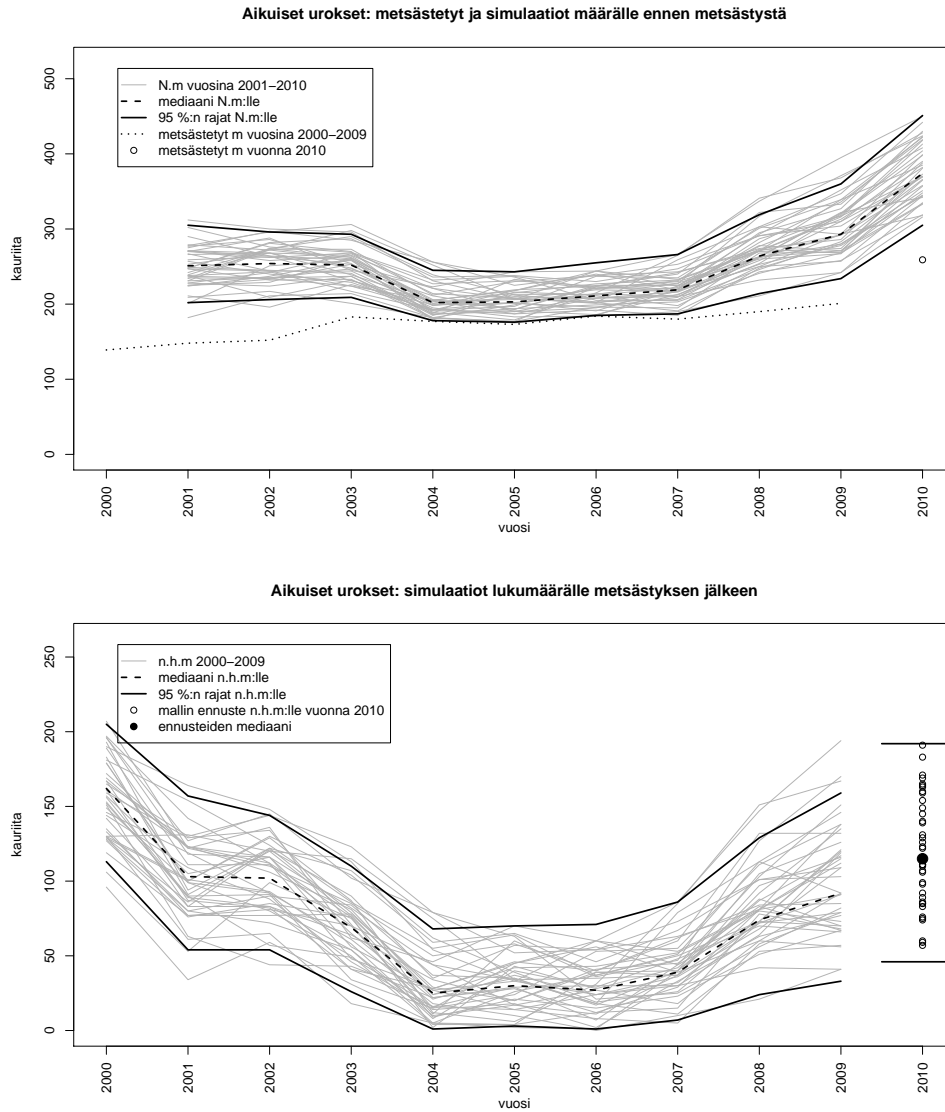
Kuva D.13: Nuorille naaraille simulaatioita lukumäärälle ennen metsästystä 2001–2010, metsästettyjen lukumäärät 2000–2010 ja simulaatioita lukumäärälle metsästyksen jälkeen 2000–2010.



Kuva D.14: Nuorille uroksille simulaatioita lukumäärälle ennen metsästystä 2001–2010, metsästettyjen lukumäärät 2000–2010 ja simulaatioita lukumäärälle metsästyksen jälkeen 2000–2010.



Kuva D.15: Aikuisille naaraille simulaatioita lukumäärälle ennen metsästystä 2001–2010, metsästettyjen lukumäärät 2000–2010 ja simulaatioita lukumäärälle metsästyksen jälkeen 2000–2010.



Kuva D.16: Aikuisille uroksille simulaatioita lukumäärälle ennen metsästystä 2001–2010, metsästettyjen lukumäärät 2000–2010 ja simulaatioita lukumäärälle metsästyksen jälkeen 2000–2010.