

Förslag på åtgärder för att stärka den genetiska situationen för den svenska vargstammen.

Ett uppdrag från Naturvårdsverket

Olof Liberg & Håkan Sand, Sveriges Lantbruksuniversitet, Grimsö Forskningsstation

Pär Forslund, Sveriges Lantbruksuniversitet, Inst. för Ekologi

Linda Laikre & Nils Ryman, Stockholms universitet, Zoologiska Inst./ Populationsgenetik

Mikael Åkesson & Staffan Bensch, Lunds universitet, Ekologiska Inst.

Innehåll

1. Överenskommelse mellan Naturvårdsverket och leverantörerna	2
2. Sammanfattningar av de olika delrapporterna	4
2.1. Den skandinaviska vargstammens invandringshistoria och nuvarande situation	4
2.1.1. <i>Invandringshistoria och demografisk situation</i>	4
2.1.2. <i>Den genetiska situationen</i>	4
2.2. Den genetiska populationsstrukturen hos vargar i Skandinavien, Finland och Ryssland	5
2.3. Simuleringar av prospekten för den skandinaviska vargstammen med olika invandringsscenarier och olika jakttryck	6
2.4. Analys av olika genetiska scenarier	7
2.5. Handlingsalternativ och internationella erfarenheter.	8
2.5.1. <i>Handlingsalternativ</i>	8
2.5.2. <i>Internationella erfarenheter av flyttningar av stora rovdjur och av "genuppfriskningar"</i>	9
3. Rekommendationer	10
3.1 Rekommendationer från Leverantör 1, 2, 4.....	10
3.2 Rekommendationer från Leverantör 3	13
3.3 Överensstämmelser och skiljelinjer i rekommendationerna	15
4. Bilagor	
4.1. Bilaga 1. Rapport från Leverantör 1	18
4.2. Bilaga 2. Rapport från Leverantör 4	41
4.3. Bilaga 3. Rapport från Leverantör 2	46
4.4. Bilaga 4. Rapport från Leverantör 3	60

1. Överenskommelse mellan Naturvårdsverket och leverantörerna

Naturvårdsverket (beställaren) ger uppdrag till Sveriges Lantbruksuniversitet, Grimsö Forskningsstation (leverantör 1), Sveriges Lantbruksuniversitet, Institution för Ekologi (leverantör 2), Stockholms universitet (leverantör 3) och Lunds universitet (leverantör 4) att:

- 1) Föreslå lämpliga åtgärder för att stärka genetiska förutsättningar hos svenska vargstammen.
 - a) Förslag ska lämnas till åtgärder som kan få effekt på såväl kort som lång sikt.
 - b) Förslagen ska ange vilka viktiga förutsättningar för vargstammens utveckling som behövs tillgodoses,
 - c) samt vilka metoder som bedöms vara mest lämpliga för att uppnå en långsiktigt livskraftig vargstam i Sverige
- 2) Analysera förutsättningarna för och konsekvenserna av inplantering av varg i Sverige.
- 3) Göra en bedömning om det är lämpligt att förflytta naturligt invandrade vargar.

Resultatet bör bl.a. behandla storleken av den skandinaviska halvöns vargpopulation, där den svenska utgör en del, effekten av immigration av finska och/eller ryska vargar, samt effekter av jakt. Resultaten bör redovisas i relation till utdöenderisk-kriterierna 10%, 5% och 1% inom 100 år, samt de förväntade genetiska effekterna.

Genetiska förutsättningar ska analyseras i förhållande till IUCN's kriterier, eftersom dessa ligger till grunden till internationella direktiv och konventioner som Sverige har undertecknat. Bästa dokumenterade vetenskapliga kunskapen ska användas vid analyser och förslag.

Leverantörerna ska samarbeta. Det är leverantör 1 som ska ansvara att färdigställande och levererande av rapporten sker i tid. I uppdraget ingår för respektive leverantör att:

Leverantör 1:

- ska göra en kort sammanställning om vetenskapliga erfarenheter på inplantering av större rovdjur samt vilka förutsättningar krävs för framgång;
- ska, i samråd med Leverantör 3, bedöma effekterna av inplanteringar;
- ska föreslå alternativ och effekter av olika inplanteringsmetoder, samt bedöma deras kostnader, svagheter och styrkor.
- ska göra en bedömning angående förflyttning av vargar utifrån vargarnas ekologi och beteende;

Leverantör 2:

- ska genomföra en sårbarhetsanalys baserad på SKANDULV-data samt genomföra simuleringar av effekterna av olika invandrings/inplanteringsscenarier med hänsyn på resultatspecifikation angiven ovan.

Sårbarhetsanalysmodellen bör om möjligt valideras i jämförelse med tidigare publicerad VORTEX-modell i samarbete med övriga leverantörer.

Leverantör 2 ska kommunicera med övriga leverantörer angående inputdata i modellen samt med Leverantör 3 angående analysresultat.

Leverantör 3 ska i samarbete med övriga leverantörer, men med ansvar för textskrivningen:

- göra en kortfattad och uppdaterad review över det svenska (svensk-norska) vargbeståndets genetiska situation, och föreslå åtgärder eller strategi som behövs för att få en långsiktigt livskraftig population. Dessa åtgärder/strategi ska ställas i relation:
 - till vilken nivå på inaveln man kan acceptera
 - till det förslag på genetisk MVP som Allendorf & Ryman (2002) föreslog (mindre än 5% förlust av genetisk variationsgrad inom 100 år);
 - till vilken storlek på den svensk (svensk-norska) vargpopulationen som behövs,
 - till effekten av immigration från Finland/Ryssland samt eventuell inplantering av varg från Finland eller annorstädes.

Leverantör 3 ska även kommunicera med Leverantör 2 och granska dennes simuleringsarbete (inputdata rörande genetiska aspekter samt resultaten ur genetiskt hänseende).

Leverantör 4:

- ska förse leverantörer 1, 2 och 3 med nödvändiga data;

Beställaren ska delges en preliminär rapport för kännedom senast 15 januari 2009. En sak- och faktamässigt färdig rapport ska levereras senast den 23 januari 2009. En stilistiskt redigerad färdig slutrapport ska levereras senast den 2 februari 2009.

I rapporten ska framgå på vilka punkter leverantörerna ej är eniga, och olika leverantörer ges möjlighet att ge sina egna synpunkter i sådana fall.

2. Sammanfattningar av de olika delrapporterna

2.1. Den skandinaviska vargstammens invandringshistoria och nuvarande situation

2.1.1. Invandringshistoria och demografisk situation

Sammanfattning av första delen av Bilaga 1.

Leverantör 1: Olof Liberg & Håkan Sand

Den nuvarande skandinaviska vargstammen bygger på endast tre vargindivider som invandrat från den finsk/ryska populationen under 1980- och 90-talen. År 2008 har en fjärde invandrare från samma källa börjat reproducera sig i den skandinaviska vargpopulationen. Utöver dessa fyra vargar har ytterligare tio invandrare från Finland/Ryssland registrerats i Skandinavien sedan 1980. Åtta av dessa har dock inte nått ned till den ynglande populationen utan har dödats eller försvunnit i norra Skandinavien. Invandringsfrekvensen har en ökande tendens, de senaste fyra åren har i snitt 2 invandrare/år registrerats. Förmodligen finns ett samband med att den finska vargstammen f.n. växer snabbt och expanderar västerut.

Den skandinaviska vargstammen har vuxit med i snitt 14 % under de senaste fem åren, och bestod vintern 2007/08 av 188 (\pm 22) vargar. Preliminära siffror för 2008 anger en kraftig ökning av antal föryngringar, från 19 totalt i Skandinavien förra vintern till 27 nu i vinter. Av dessa ligger 24 helt i Sverige eller på gränsen till Norge.

Den finska vargstammen består idag av c:a 200 djur i 33 familjeflockar. Den har vuxit kraftigt under hela 2000-talet och expanderat västerut. Förbindelsen med vargar längre österut har förmodligen minskat något de senaste åren men fortfarande har man ett genetiskt utbyte som uppgår till flera vargar per generation med den östliga metapopulationen som förmodligen uppgår till flera tusen djur.

2.1.2 Den genetiska situationen

Sammanfattning av första delen av Bilaga 4.

Leverantör 3: Linda Laikre & Nils Ryman

Den svenska vargpopulationen är mycket väl studerad i genetiskt hänseende. Inte någon annan vild djurpopulation i Sverige har detaljstuderats genetiskt i motsvarande omfattning, och kunskapsläget är unikt även i ett internationellt perspektiv.

De omfattande studierna har lett till att en stor andel av individerna är pedigree-lagda – det vill säga att det finns information om deras föräldrar och släktskapsförhållanden med andra individer i stammen. Det är ytterst ovanligt att en stambok kan föras över en vild population. Stamboksinformationen förefaller dock underutnyttjad. Det är centralt att den förvaltas och används vetenskapligt och i förvaltningen på ett optimalt sätt. Informationen bör göras enkelt tillgänglig för en bredare grupp forskare och förvaltare.

Den genetiska situationen för dagens vargpopulation i Sverige är långt ifrån sund. Populationen kan inte betraktas som genetiskt livskraftig, och den har en klart ogynnsam bevarandegenetisk status. Den är kraftigt inavlad (i genomsnitt är alla individer väsentligt mer besläktade med

varandra än helsyskon) och har en extremt snäv genetisk bas (i princip härstammar alla dagens c. 200 vargar från endast tre individer). Vargarna uppvisar tydliga tecken på inavelsdepression – ärftliga defekter och nedsatt livskraft till följd av inavel. Vi bedömer situationen som genetiskt akut.

Den svenska vilda vargpopulationen är mer inavlad än den gravt inavelsskadade djurparkspopulationen på 1980-talet, och inavelsnivåerna ligger långt över dem som av Svenska kennelklubben rekommenderas som acceptabla för hund (vargens närmaste släkting). En avgörande orsak till dagens allvarliga läge är att ytterst få av de vargar som faktiskt korsat den svenska gränsen har kunna nå den svenska populationen och reproducera sig (när en individ gjorde det år 2008 var det första gången på närmare 20 år).

Flera defekter som förmodas vara ärftliga förekommer i den vilda svenska vargpopulationen. Exempelvis har flera fall av kryptorchism (som kan leda till sterilitet) och ryggkotsdefekter (som kan leda till förlamning), hjärtfel och njurfel observerats. Frekvensen defekter tycks vara av storleksordningen 2-8%, vilket innebär att flera skadliga anlag har en hög spridning i populationen.

Den allvarliga inaveln behöver brytas snarast. Vi anser att strävan bör vara att reducera dagens genomsnittliga inavelsnivå på $F \approx 0.3$ till en nivå om $F = 0.05-0.10$, och att detta bör ske så snabbt som möjligt.

2.2. Den genetiska populationsstrukturen hos vargar i Skandinavien, Finland och Ryssland

Sammanfattning av Bilaga 2.

Leverantör 4: Mikael Åkesson & Staffan Bensch

För att med större säkerhet kunna uppskatta vilken inverkan framtida immigranter har på den genetiska variationen i den skandinaviska vargstammen behöver vi veta om de finsk-ryska vargarna utgör en stor panmiktisk population eller om genetiska subpopulationer existerar. Om fallet är det senare behöver vi också en idé om varifrån immigranterna kommer samt hur isolerad denna ”källpopulationen” är från omgivande vargpopulationer. Vi har använt oss av en genetiskt markörbaserad metod för att uppskatta populationsstrukturen bland finska och ryska vargar och utifrån dessa resultat analyserat ursprunget för tio vargar som tagit sig över till den skandinaviska gränsen, av vilka två har gått in i aveln.

Den skandinaviska vargpopulationen har en lägre genetisk diversitet än både den finska och karelska vargpopulationen, med i medeltal både lägre heterozygoti och färre antal alleler. Vid en analys av den genetiska differentieringen mellan populationerna fann vi att alla tre populationerna var signifikant skilda åt genetiskt. Skandinavien visade en något högre differentiering med Finland ($\theta = 0,18$) än med Karelen ($\theta = 0,15$). De två östliga populationerna visade dock på en avsevärt lägre differentiering ($\theta = 0,03$), vilket indikerar ett högt genflöde mellan Finland och Karelen.

För att närmare undersöka den genetiska populationsstrukturen i den östliga vargpopulationen använde vi oss av en metod som med genetisk information sammanför individer till ett givet antal subpopulationer, vilka på bästa sätt tillfredställer ett antal genetiska kriterier för en slumpvist parande population. Efter att ha undersökt tre olika modeller med en, två respektive tre subpopulationer fann vi stöd för att Finland och Karelen inte utgör en enda stor population med fritt genflöde. Under antagandet att vargarna grupperade i två subpopulationer fann vi att den ena utgjordes uteslutande av finska vargar med huvudandelen (81 %) bestående av vargar samplade i landskapet Kainuu, i landets centrala del. Den andra subpopulationen utgjordes av alla karelska vargar tillsammans med vargar från framför allt södra Finland, i landskapen Kymi och Pohjois-Karjala (72 %). Antalet samplade individer norr om Kainuu var ganska få ($n = 9$), men av dessa grupperade majoriteten ($n = 6$) till den senare nämnda finsk-karelska populationen. Av tio vargar som tagit sig över till Skandinavien, och från vilka det finns DNA, har åtta med största sannolikhet kommit från den finsk-karelska subpopulationen, medan två kom från den centralfinska. De två individer som gått in i den skandinaviska vargstammens avel och som kunnat analyseras på detta sätt, tillhörde den förra gruppen.

Med reservation för att vi i denna analys saknar genetisk information från flera delar av den finska och väst-ryska vargpopulationen finner vi stöd för att vargarna i Finland och Karelen består av minst två genetiskt differentierade subpopulationer, varav de skandinaviska immigranterna i större utsträckning verkar komma från södra Finland eller Karelen än från centrala Finland.

2.3. Simuleringar av prospekten för den skandinaviska vargstammen, med olika invandringsscenarier och olika jakttryck

Sammanfattning av Bilaga 3.

Leverantör 2 Pär Forslund

Den skandinaviska vargpopulationens utveckling simulerades i en sårbarhetsanalys. Analysen integrerade empirisk kunskap om populationens demografi och genetik från det skandinaviska vargprojektet SKANDULV. Den genetiska aspekt som beaktades i analysen var inavelsdepression på kullstorlek. De frågor analysen inriktade sig på var 1) Vilken utveckling av vargpopulationen kan förväntas med avseende på antal, inavelsnivå och utdöenderisk under olika nivåer på beskattning, invandring och maximal populationsstorlek?, 2) Vilken effekt kan man förvänta sig på inavelsnivån av inflyttning av obesläktade vargar från en finsk/rysk population?, 3) Hur stor är den effektiva populationsstorleken?

Resultaten och slutsatserna från analysen kan sammanfattas som följer:

- Den höga inavelsnivån i populationen ger en försvagad långsiktig livskraft av populationen på grund av inavelsdepression. Förutom den redan nu kända formen av inavelsdepression är risken uppenbar för att fler, fortfarande okända, typer av inavelsdepression kan förekomma, vilket skulle försämra utsikterna ytterligare. Detta syns dock inte direkt i uppskattningen av utdöenderisk i de här föreliggande beräkningarna av utdöenderisk, vilket innebär att de inte är direkt tillämpliga som ett mått på populationens långsiktiga överlevnad.
- Ökad och kontinuerlig invandring är helt nödvändig för att förbättra den genetiska situationen både kort- och långsiktigt. En invandringshastighet på 1 genetiskt effektiv invandrare/år krävs för att sänka inavelsnivån till c. 10% efter 100 år, och en invandringshastighet av 0.5

invandrare/år ger en inavelsnivå på c. 15% efter 100 år. Det krävs alltså uppemot 4-5 genetiskt effektiva invandrare (d v s att de deltar i aveln) per varggeneration på c. 5 år för att sänka inaveln till avsevärt lägre nivåer än den nuvarande. De naturliga invandringsförsök som görs kan eventuellt räcka till för detta under förutsättning att invandrarna överlever och deltar i aveln.

- Invandrande vargar behöver skyddas eftersom de bidrar starkt till att förbättra den genetiska situationen.
- Inflyttning av obesläktade individer kan ge kortvarig stor genetisk effekt, men ger långvarig effekt endast om den naturliga invandringen kan öka avsevärt från dagens mycket låga nivåer. Analyserna visade till exempel att en inflyttning av totalt 22 genetiskt effektiva vargar under en period av 15-20 år kan ge en inavelsnivå på c. 13%, men att inavelsnivån sedan återigen kommer att stiga om det inte i fortsättningen finns en hög och kontinuerlig invandring.
- Skydds jakt i populationen måste hållas på en låg nivå om populationen visar tecken på att stagnera eller minska i storlek eftersom utdöenderisken annars kan öka avsevärt.
- Den effektiva populationsstorleken för en vargpopulation på 230 individer beräknades till $N_e=55$, vilket innebär att kvoten $N_e/N=0.24$. Underlag för beräkningen utgjordes av simulerade värden av inavelskoefficienten F . Den här beräknade kvoten N_e/N är lägre än tidigare beräkningar.
- Resultaten från denna modell bör valideras med analyser med annan, liknande programvara samt jämförelser med teoretiska förväntningar. Det bör övervägas om miljövariation skall inkluderas i modellen eftersom sådan variation i allmänhet ger högre skattningar av utdöenderisken.

2.4. Analys av olika genetiska scenarier

Sammanfattning av senare delen av Bilaga 4.

Leverantör 3: Linda Laikre & Nils Ryman

Det råder stor vetenskaplig enighet kring att det krävs en effektiv populationsstorlek om 500-5000 för att en isolerad population ska betraktas som långsiktigt livskraftig i genetiskt hänseende. Med ”lång sikt” avses hundratals år eller mer. En långsiktig genetisk livskraft – som också benämns ”bibehållen evolutionär potential” - innebär att populationen måste vara så stor att minskningen av genetisk variation beroende på begränsad populationsstorlek måste kunna kompenseras av tillskott genom mutationer. För en isolerad vargpopulations del krävs en verklig populationsstorlek av tusentals eller tiotusentals djur för att uppnå genetisk livskraft och därmed möjlighet till fortsatt evolution och anpassning till miljöförändringar.

Ett genetiskt kriterium för kortsiktig livskraft hos en isolerad population är att 95% av den genetiska variationen mätt som heterozygositet ska bevaras under 100 år. En population kan uppfylla ett kortsiktigt kriterium men samtidigt vara för liten och för isolerad för att vara långsiktigt livskraftig.

Vi har angripit frågan om hur mycket inflöde av genetiskt material (immigranter) som behövs för att uppnå en acceptabel bevarandegenetisk situation för den svenska vargstammen via analytisk modellering. Vi fokuserar på vad som krävs för att uppnå kortsiktig genetisk livskraft. Detaljerna kring analyserna beskrivs i Bilaga 4.

Utan invandring krävs en genetiskt effektiv populationsstorlek om $N_e=200$ för att uppfylla kriteriet 95% kvarvarande heterozygositet efter 100 år. Detta motsvarar en verklig populationsstorlek om c. 1000 vargar.

Vid lägre genetiskt effektiva populationsstorlekar behövs mer eller mindre omfattande invandring. Under antagandet att invandring sker från en mycket stor vargpopulation behövs 4-5 genetiskt effektiva immigranter per generation för att 95%-kriteriet ska uppfyllas. Med genetiskt effektiv avses individer som deltar i aveln. Om invandringen sker från en liten isolerad population är det inte möjligt att nå 95%-kriteriet om inte den effektiva storleken är minst $N_e=100$ (motsvarar c. 500 vargar).

Den nuvarande genomsnittliga inavelsnivån är mycket hög och ligger på c. 30% ($F=0.30$). Målsättningen bör vara att inavelsnivån reduceras till under 10% ($F<0.10$) snarast möjligt. För att uppnå detta mål inom 10 år krävs i storleksordningen 10-20 genetiskt effektiva immigranter per generation från en stor population. Detta motsvarar 2-4 genetiskt effektiva individer per år. För att nå målet under en period på 30 år (lika länge som det tagit att bygga upp dagens höga inavelsgrad) behövs minst 7-8 genetiskt effektiva individer per generation (c. 1.5 per år). Om immigration endast kan ske från en genetisk liten population ($N_e \leq 50$) kan målet inte nås oavsett vilken tidsperioden som betraktas.

Om den svenska vargpopulationen fortsätter att vara liten kan vi förvänta oss en ökad spridning av enskilda, negativa anlag som leder till sjukdomar och skador. För att sannolikheten att skadliga recessiva arvsanlag ökar i frekvens ska vara rimligt låg (t.ex. mindre än 25%) krävs en genetisk effektiv storlek om c. 100-200, vilket motsvarar c. 500-1000 vargar.

2.5. Handlingsalternativ och internationella erfarenheter.

Sammanfattning av senare delen av Bilaga 1.

Leverantör 1: Olof Liberg & Håkan Sand

2.5.1. Handlingsalternativ

Vi presenterar här de olika handlingsalternativ som står till buds för att förstärka den genetiska situationen för den skandinaviska vargstammen. Inget av de föreslagna alternativen utesluter något annat, utan två eller fler åtgärder kan valfritt kombineras.

Sannolikheten att *spontant få in nya vargar utan någon aktiv åtgärd* utöver de som redan vidtas är mycket svår att beräkna, men den ökning av vargar både som invandrat till norra Skandinavien, och ned till det nuvarande vargområdet i mellersta Skandinavien under de senaste åren ger hopp om ökat genetiskt tillskott de närmsta åren spontant utan några aktiva åtgärder. Det är dock osäkert om det kommer att räcka.

Om alla invandrade vargar som registrerats i norra Skandinavien de senaste åren, och de som förväntas komma in dit framöver, hade nått ned till den skandinaviska vargstammen hade problemet förmodligen varit löst. Tyvärr försvinner de flesta på vägen, i många fall förmodligen illegalt dödade (tre av de åtta som registrerats har dock dödat efter tillstånd). Att skapa en *skyddad korridor* längs norrlandskusten, i renskötselns s.k. vinterbetesmarker där vargar gör

minst skada för renskötseln, skulle kanske underlätta denna process. Redan idag är dock vargar skyddade här, så detta skydd måste i så fall förstärkas, vilket är problematiskt och kräver stöd från renskötseln.

En utvidgning av korridorlösningen är att söka skapa en *kontinuerlig förbindelse med den finska populationen*, genom att tillåta ett glest pärlband av vargrevir längs norrlandskusten. Detta är på sikt den bästa lösningen ur bevarandesynpunkt, men är synnerligen problematisk. Även om det skulle lyckas kommer det att ta ett eller flera decennier innan vargar etablerat sig i hela korridoren. Skadorna på renskötseln skulle bli mycket stora även i de så kallade året-runt-markerna (Norrlands inland och fjälltrakter) genom ett konstant inflöde dit av ungvargar, vilket skulle ge permanenta stora kostnader för skadeersättningar och återkommande skyddsjakter.

En aktiv *flyttning av vargar som redan invandrat till norra Skandinavien* skulle lösa problemet med skador på renskötseln, men är mer kontroversiellt opinionsmässigt och skulle innebära vissa etiska problem. Svåraste problemet skulle vara att få acceptans i de områden där vargarna skulle släppas. Tekniskt sett är åtgärden enkel. Kostnaden skulle ligga runt 0,5 miljoner per varg.

En mer drastisk och förmodligen ännu mer kontroversiell åtgärd vore att *inplantera vargar från annat land*, till exempel Finland. Tekniskt skiljer den sig inte från flyttning inom landet, men den har större juridiska/administrativa implikationer. Man kan välja mellan att flytta vuxna djur eller små valpar som introduceras i spädd ålder till befintliga kullar. Valp-alternativet är både billigare och tekniskt enklare, och ger dessutom en större garanti för att de nya inflyttade djuren integreras i mottagarpopulationen. Det medför dock vissa andra problem, t.ex. ges inte tid för screening av sjukdomar. Största problemet med flyttning av varg är acceptansen av åtgärden, särskilt lokalt där vargarna släpps. Kostnaden för flyttning av ett större antal vuxna vargar (5-10) vid ett tillfälle skulle förmodligen gå på minst ett par miljoner kronor. Dessutom måste en uppföljning under 5-10 år finansieras, med förmodligen ytterligare 1-2 miljoner per år.

Ett sista alternativ är *artificiell insemination* av skandinaviska vargtikar med sperma från en givarpopulation. Alternativet är tilltalande genom den naturliga integration de nya individerna skulle få, och att man förmodligen skulle erhålla flera ”genuppfriskade” individer för varje insemination. Alternativet bedöms ändå som det sämsta på grund av att praktisk erfarenhet från vilda djur saknas, och ingreppet är ut etisk och djurskyddsskäl synnerligen tveksamt.

2.5.2. *Internationella erfarenheter av flyttning av stora rovdjur och av ”genuppfriskningar”*

Det finns goda internationella erfarenheter av flyttning av varg i stor skala. I nordvästra USA återintroducerades under 1990-talet totalt 66 vargar, som togs från sydvästra Kanda, till Yellowstone National Park och till centrala Idaho. Samtliga vargar som släpptes blev kvar i de avsedda mottagarområdena. Idag har man en stor livskraftig stam på över 1000 djur. Ett par andra stora projekt med att återintroducera varg pågår för närvarande, och båda visar goda resultat så här långt, men är ännu inte färdiga för en slutlig utvärdering.

Det finns inga erfarenheter av att förstärka den genetiska situationen hos befintliga vargpopulationer, men väl från ett par andra projekt gällande stora rovdjur. Det ena gäller en isolerad och hårt inavlad underart av puma i Florida (s.k. floridapanter) det andra en isolerad och inavlad lejonpopulation i Sydafrika. I båda fallen har införsel av vardera ett tiotal djur haft en

mycket positiv effekt på den genetiska och demografiska situationen. Lika goda erfarenheter finns från en genetisk förstärkning av en svensk huggormspopulation vid Smygehuk i Skåne.

3. Rekommendationer

Eftersom rekommendationerna från de olika leverantörerna skiljer sig i viss mån, och uppdragen ligger lite olika, presenterar vi här två separata rekommendationer. Det mesta är dock gemensamt och detta presenteras i ett avslutande avsnitt, där också skiljaktigheterna noteras.

3.1. Rekommendationer från Leverantör 1, 2 och 4.

Den skandinaviska vargstammen är liten, isolerad, grundad av endast fyra individer och kraftigt inavlad med fastställda negativa effekter av inaveln, s.k. inavelsdepression. Vi anser därför att populationen är i stort behov av nytt genetiskt material. Med tanke på hur oerhört kontroversiell vargförvaltningsfrågan är i landet, förordar vi en s.k. ”adaptiv förvaltning”, där man börjar med försiktigare och mindre kontroversiella åtgärder, kontinuerligt avläser effekterna av dessa och vidtar sedan ytterligare, eventuellt mer radikala åtgärder, för att korrigera oönskade eller uteblivna resultat, och fortsätter så en växelverkan mellan nya resultat och anpassade åtgärder.

Vi anser således inte att situationen är så akut att man omedelbart behöver artificiellt tillföra genetiskt material, t.ex. genom inflyttning av vargar från annan population eller artificiell insemination av skandinaviska vargtikar med sperma från annan population. Vi anser således inte heller att det är nödvändigt att mycket snabbt få ned inaveln till mycket låga nivåer, utan anser att det är tillräckligt att säkra att nivån snarast börjar minska och fortsätter att minska kontinuerligt. Vi bygger denna bedömning på följande fakta:

- Den skandinaviska vargstammen tillväxer fortfarande med 10 -15 % per år i genomsnitt trots en exceptionellt hög nivå på den illegala jakten
- Förlusten av genetisk variation går långsammare än förväntat pga. naturlig selektion
- Frekvensen av missbildningar och depressionen av demografiska variabler ligger långt under de nivåer som rapporterats för andra inavlade populationer, där man ändå lyckats vända den negativa trenden.

På basis av de analyser och simuleringar som gjorts av leverantörerna 2 och 3 finner vi att man snarast måste säkerställa minst 2 genetiskt effektiva invandrare (dvs. sådana som går in i aveln) per varggeneration (5 år), vilket ger ett snitt på 0,4 vargar/år. Självklart är en snabbare invandringstakt önskvärd, men utifrån tidigare observationer anser vi det inte realistiskt att förvänta sig fler än två naturligt inkommande effektiva immigranter per 5-årsperiod inom det närmaste decenniet. Eftersom det finns ett mycket stort egenvärde i att invandrarna kommer ”för egen maskin”, vill vi inte lägga det kortsiktiga minimimålet högre än att det kan uppnås utan artificiell inflyttning.

Vi bedömer att vi har fem år på oss att vänta på den första spontana invandringen. För att underlätta invandringen förordar vi att man ser till att få ett fungerande skydd för vargar i en minst 5 mil bred korridor längs med norrlandskusten, från finska gränsen till sydgränsen av

renskötselområdet. I denna korridor, som blir c:a 30 mil lång, tillåts ingen skydds jakt på invandrade vargar, och upp till fyra etableringar av vargrevir bör tillåtas inom korridoren, dock inga revir närmare varandra än 8 mil (mätt från gräns till gräns) för att minimera de lokala effekterna på renskötseln.

Skulle vi inom de närmsta fem åren inte ha fått in minst två effektiva invandrare anser vi att man måste överväga mer aktiva åtgärder. Vi förordar då att man i första hand flyttar ned vargar som invandrat till norra Sverige. Skulle inga invandrade vargar finnas där heller, rekommenderar vi att de tas direkt från annan population, i första hand Finland. Exakta antalet bör utredas vid den aktuella tidpunkten på basis av den då rådande situationen. Skulle det efter ytterligare en varggeneration fortfarande inte ha skett någon spontan invandring får åtgärden upprepas. För att ge garantier till omvärlden, t.ex. Europeiska Unionen, att man avser att följa denna förvaltningspolicy måste den skrivas in i en förvaltningsplan för den svenska vargstammen.

I övriga renskötselområdet, utanför korridoren, är man ytterst restriktiv med skydds jakt på invandrade vargar, som tillgrips endast vid mycket allvarliga skador. Detta innebär att inget skydds jakttillstånd utfärdas innan den aktuella vargen är DNA-testad. Ett nytt läge inträffar om och när man har börjat flytta vargar på grund av för låg spontan invandring. Då, när isen så att säga är bruten, finns inte längre någon anledning att skjuta invandrade vargar i renskötselområdet som orsakar skada. Då kan man istället flytta dem till den befintliga populationen.

Målet med minst 2 effektiva invandrare per varggeneration kan höjas efterhand, särskilt om man tvingats börja flytta vargar. Då spelar det ur förtroendesynpunkt inte längre någon större roll om man flyttar 2, 3 eller flera vargar, utan antalet får avgöras av den kunskap man har då det blir aktuellt. Vi anser dessutom att det finns goda utsikter till att den spontana invandringen också ökar efterhand.

Utvecklingen av inavelssituationen i vargstammen är nästan oberoende av hur stor stammen är så länge man säkrar ett tillräckligt stort kontinuerligt inflöde av nya individer, vilket vi alltså anser man gör med målsättningen minst 2 per generation. Men förvaltningen måste också beakta att den genetiska variationen (som ger s.k. evolutionär potential) i vargstammen säkras på lång sikt (100 år eller mer), och här spelar även storleken på stammen en roll. Det finns viss konsensus bland bevarandebiologer att man inom detta tidsperspektiv bör bevara minst 95 % av befintlig genetisk variation. Om man endast har 2 invandrare per generation krävs, enligt en analys av leverantör 3, en effektiv population på minst 200 djur, vilket skulle motsvara en verklig population någonstans mellan 700 och 800 djur (beroende på kvoten N_e/N , se nedan). Om man sänker ambitionerna till drygt 90 % bevarad variation på 100 år, räcker det med en effektiv population på 50 djur, vilket motsvarar en verklig population på 170 – 200 djur. Vi anser ambitionen 90 % bevarad genetisk variation på 100 år är tillräcklig till en början, ambitionen kan alltid höjas senare om man anser det nödvändigt, genom att den spontana invandringen ökar, alternativt att man tar in vargar aktivt, och/eller man beslutar att höja populationsnivån.

På basis av detta resonemang anser vi att en populationsnivå på 200 är ett absolut minimum, men att man då saknar säkerhetsmarginal. Dock är det fullt möjligt att efterhand förbättra denna säkerhetsmarginal genom att successivt se till att man får in fler invandrare än 2 invandrare per generation, alternativt att man efterhand ökar populationsnivån, genom adaptiv förvaltning. Med en nivå på 300 skulle man redan från början få en mycket god säkerhetsmarginal för bevarande av

minst 90 % av variationen på 100 år, förmodligen mer, men även här krävs en adaptiv beredskap för att om nödvändigt efterhand höja kraven på invandring och/eller populationsnivå.

Kvoten mellan s.k. genetiskt effektiv population (N_e) och verklig population (N) har som framgått ovan stor betydelse för omräkningen mellan genetiskt behov och förvaltningsmål i verkliga individer. Ett par olika beräkningar av denna kvot byggda på data från Skandinavien har givit värden i intervallet 0,30 – 0,35 (Andrén 2004, Bensch et al. 2006). Aspi m.fl. (2006) fick för den finska populationen kvoten 0,42. Samtliga dessa beräkningar bygger på en växande population vilket ger högre kvoter än för en stabil. Eftersom de olika förvaltningsmål som diskuteras här är stabila nivåer förväntas en lägre kvot. Leverantör 2 har simulerat fram en kvot på 0,24 för en stabil stam på 230 resp. 400 djur (samma resultat för båda). Simuleringen byggde dock på antagandet att det inte förekom någon invandring. Eftersom en förutsättning för populationsmålet i Skandinavien är att vi också har en fortlöpande invandring ligger kvoten förmodligen högre än 0,24. Det är rimligt att anta att kvoten ligger någonstans mellan 0,25 och 0,30. För att vara på säkra sidan har vi här använt kvoten 0,25. Ett förvaltningsmål med en effektiv populationsstorlek på 50 skulle då motsvara en verklig population på 200 vargar.

Den genetiska och demografiska situationen i stammen måste fortsatt följas upp, och finansiella medel för detta avsättas. Den stambok (eng. pedigree) som har upprättats för den skandinaviska vargstammen är unik och ovärderlig för den fortsatta utvärderingen av inavelsutvecklingen i stammen. Desto allvarligare är det då att vi på grund av resursbrist inte kunnat analysera alla förra vinterns nybildade vargpar, än mindre innevarande vinters. Det går alltså inte att utesluta att fler nya invandrare, än den som fastställdes 2008 i Hälsingland, redan gått in i aveln utan att vi vet om det. Vi föreslår därför att finansiering, för att löpande hålla stamboken för den skandinaviska vargstammen uppdaterad, säkras av förvaltningen, så att kontinuiteten i detta arbete inte är beroende av osäkra årliga forskningsansökningar.

Sammanfattning:

- Den skandinaviska vargstammen är i stort behov av genetisk förstärkning, men vi rekommenderar en adaptiv ”approach”, innebärande att man börjar med mindre kontroversiella åtgärder, kontinuerligt avläser effekterna av dessa och anpassar sedan ytterligare åtgärder efter dessa och vid behov efterhand tar till mer radikala metoder om så krävs.
- Vi rekommenderar att målsättningen till en början bör vara minimum 2 effektiva invandrare per generation, vilket i första hand åstadkommes genom spontan invandring. Efter 4-5 generationer kan detta krav höjas.
- Förstärk skyddet i en 5 mil bred korridor längs norrlandskusten, och tillåt upp till fyra ynglande vargrevir i denna.
- Om man efter fem år inte spontant har fått in minst 2 effektiva invandrare måste man efter en ny utredning, aktivt flytta in ett tillräckligt antal vargar för att försäkra sig om att uppställt invandringskrav uppfylls. I första hand hämtas vargar som spontant invandrat till norra Sverige. Åtgärden upprepas tills dess att den spontana invandringen uppfyller kraven.
- Populationsmålet för Sverige bör ligga på minimum en genetiskt effektiv stam på 50, förutsatt att invandringskravet uppfylls. En populationsnivå på minimum 200 vargar skulle i bästa fall kunna uppfylla detta kriterium, men en nivå på 300 skulle ge en värdefull säkerhetsmarginal.
- Fortsatt uppföljning av stammens genetiska och demografiska situation, särskilt den löpande uppdateringen av stamboken, säkras finansiellt.

3.2. Rekommendationer från Leverantör 3.

Den svenska vargpopulationen är långt ifrån genetiskt livskraftig. Den är liten, isolerad, kraftigt inavlad och har en extremt snäv genetisk bas. Vargarna visar tydliga tecken på skador och nedsatt livskraft till följd av inavel (inavelsdepression). Vi bedömer situationen som genetiskt akut och att ett stort behov av inflöde av nytt genetiskt material föreligger.

Utgångspunkten för våra rekommendationer är att ett politiskt mål om en livskraftig vargstam kvarstår. För att nå en mer rimlig genetisk situation vad gäller inavelsnivåer och undvikande av ytterligare snabba förluster av genetisk variation behöver populationen dels öka i storlek, och dels behövs ett relativt omfattande tillflöde av nytt material. Vi bygger denna bedömning på följande fakta:

- Skadliga arvsanlag har en hög spridning i populationen.
- Inavelsdepressionen är stark och yttrar sig både i form av starkt nedsatt reproduktion och i förekomsten av en rad ärftliga defekter.
- Mängden inavelsdepression är sannolikt underskattad eftersom endast ett begränsat antal karaktärer studerats med avseende på effekterna av inavel.
- Erfarenheterna från liknande extrema inavelssituationer är mycket begränsade.
- Populationen förlorar genetisk variation med en hastighet som inte är förenlig med bevarandegenetiska kriterier.
- Det är inte utdöendesannolikheter eller procentuell tillväxt som är av primär betydelse för vargstammens genetiska hälsa och resiliens.

Vi förhåller oss tveksamma till tanken att den föreslagna selektionen för heterozygoter på sikt skulle kunna bromsa förlusten av genetisk variation på något avgörande sätt.

Långsiktigt bevarande

Nödvändig populationsstorlek. Det råder stor vetenskaplig enighet kring att det krävs en effektiv storlek om 500-5000 för att en isolerad population ska betraktas som långsiktigt livskraftig i genetiskt hänseende. Under antagande om ett förhållande mellan genetiskt effektiv storlek (N_e) och verklig storlek (N) på c. 1:4 (som Leverantör 2:s simuleringar antyder; Bilaga 2) innebär detta att 2000-20 000 verkliga djur behövs. Leverantör 2:s simuleringar har dock inte tagit hänsyn till effekterna av en eventuell miljövariation, varför det är troligt att skattningen utgör en optimistisk bild av verkligheten. Det förefaller inte orimligt att kvoten N_e/N ligger lägre än 0.25.

Om en vargpopulation om tusentals djur inte anses politiskt realistisk för Sverige eller den skandinaviska halvön måste de svenska vargarna utgöra en del av en större livskraftig population som sammantaget ger en effektiv storlek på 500-5000. För att detta ska fungera måste Sverige ta sin del av ett multinationellt ansvar där två eller flera länder enas om att varje land ska värna om en inhemska population som *i*) är tillräckligt stor för att vara demografiskt och genetiskt livskraftig i ett kortare tidsperspektiv (t.ex. 100 år), och som *ii*) tillåts ha så stor kontakt med en eller flera övriga populationer att den "internationella" total-populationen som helhet kan betraktas som genetiskt livskraftig.

Kortsiktigt bevarande

Reducerad inavel: Det mest akuta är att bryta den starka inaveln. Strävan bör vara att snarast få ner den genomsnittliga inavelsnivån till 5-10 procent. Enligt vår uppfattning bör detta ske inom de närmaste varggenerationerna (5-20 år). Innan denna reduktion nåtts är det inte rimligt att någon invandrande varg skjuts. Detta beror på att läget tillåtits utvecklas till en så extrem situation att en avsevärd invandring, som också leder till reproduktion, krävs för att bryta och reducera inaveln.

Vad gäller nödvändig inflöde av genetiskt material gäller att *i)* ju mindre den svenska populationen är, desto mer invandring/införsel av individer kommer att behövas; *ii)* ju mindre vargpopulationerna i Finland/Ryssland är, desto mer utbyte kommer att krävas; *iii)* utbytet behöver vara kontinuerligt, det räcker inte med enstaka insatser, och *iv)* det handlar om ett relativt stort utbyte jämfört med det som hittills förekommit.

Våra analyser visar att för att på en generation (c. 5 år) halvera inaveln från nuvarande nivå på $F \approx 0.3$ till $F \approx 0.15$ krävs 10-15 genetiskt effektiva invandrande vargar per generation även under det mest gynnsamma scenariot där invandringen antas ske från en oändligt stor population (Bilaga 4, Fig. 2a). För att under en 50-årsperiod (10 generationer) få ner inaveln under 10% krävs minst 4-5 genetiskt effektiva immigranter per generation. För att under en 20-årsperiod (4 generationer) få ner inaveln under 10% krävs i storleksordningen 5-10 genetiskt effektiva immigranter per generation.

Bibehållen genetisk variation: Analyserna visar att utan immigration måste den svenska vargpopulationen uppgå till minst 1000 individer för att målsättningen att bevara 95% av den genetiska variationen i minst 100 år ska kunna uppfyllas. Om den svenska populationen ska hållas på en så låg nivå som 200 individer kommer målet om att bevara 95% av variationen endast att kunna uppfyllas om minst 4 genetiskt effektiva individer invandrar varje generation från en stor population.

Spridning av skadliga arvsanlag: För att skadliga arvsanlag inte ska ha en hög sannolikhet att sprida sig ytterligare i populationen krävs en genetiskt effektiv populationsstorlek (N_e) om minst 100-200, visar våra initiala analyser. Denna uppskattning baseras på begränsade datorsimuleringar som skulle behöva utvecklas.

Genetiskt adaptiv förvaltning: Stora forskningsresurser har lagts på kartläggningen av vargens genetik vilket resulterat i att en "stambok" med kända släktskapsförhållanden mellan en stor andel av alla vilda vargar idag föreligger. Detta material måste användas i förvaltningen, och det bör göras ansträngningar att göra "stamboken" mer komplett. Det är inte rimligt att tillåta avskjutning av individer som är av stor genetisk vikt för populationen. Individer av stor genetisk vikt har låg genomsnittlig släktskapsgrad i relation till övriga individer. Såvitt vi vet har inte genomsnittlig släktskapsgrad beräknats för dagens vargar, men detta bör snarast utföras så att de genetiskt viktigaste individerna i populationen kan identifieras. Det är centralt att stamboken förvaltas och används på ett optimalt sätt både vetenskapligt och i förvaltningen. Informationen bör göras enkelt tillgänglig för en bredare grupp forskare och förvaltare än vad som för närvarande är fallet.

Sammanfattning

- Den skandinaviska vargstammen är i stort behov av genetisk förstärkning. Populationen behöver även växa. Vi rekommenderar en genetiskt adaptiv förvaltning där det bevarandegenetiska värdet hos enskilda individer identifieras och beaktas i relation till populationens effektiva storlek och det verkliga genetiska inflödet.
- Vi rekommenderar målsättningen att reducera dagens extrema inavelsnivåer till under 10% ($F < 0.10$) snarast möjligt. För att uppnå en sådan reduktion inom 5-20 år (1-4 varggenerationer) krävs i storleksordningen 5-10 genetiskt effektiva immigranter per generation (1-4 per år).
- Vi rekommenderar målsättningen att bevara 95% av populationens genetiska variation (mätt som heterozygositet) i 100 år. För detta krävs en effektiv storlek om minst 200. Vid lägre effektiva storlekar krävs en immigration om c. 5 genetiskt effektiva individer per generation.
- Förekomsten av de skadliga arvsanlag som nått hög frekvens i populationen bör minska. Detta kan uppnås genom att populationen tillåts öka till en effektiv storlek om minst c. 200.
- Vi rekommenderar som målsättning att uppnå *långsiktig* genetisk livskraft för en ”internationell” total-population inom 5-25 år. En sådan långsiktig livskraft uppnås vid effektiva storlekar om 500-5000.
- Den svenska vargpopulationens genetiska hälsa är beroende av att genetiskt stora populationer finns i Finland och Ryssland och att inflöde från dessa länder sker. Utbytet mellan dessa populationer och den svenska måste gå i båda riktningarna för att den svenska populationen inte ska utgöra en ”genetic sink”-population som endast konsumerar genetisk variation utan att tillföra något till de givande populationerna. En multinationell, genetiskt adaptiv förvaltning krävs därför.
- Stamboken/pedigreet över den vilda vargstammen bör användas mer aktivt i förvaltningen. För öka transparensen och adaptiviteten i processerna bör stamboksinformationen göras enklare tillgänglig för en bredare krets forskare och förvaltare än vad som nu är fallet.
- Ett antal vetenskapliga frågor behöver närmare utredning. Detta gäller bland annat *i*) mekanismerna för en eventuell selektion för heterozygoter och de förväntade långsiktiga effekterna av en sådan, *ii*) betydelsen av vargens populationsstruktur i Finland/Ryssland för de förväntade effekterna av olika grader av invandring, och *iii*) den svenska stammens genetiska resiliens i relation till skadliga arvsanlag.

3.3. Överensstämmelser och skiljelinjer i rekommendationerna

Samtliga leverantörer är överens om att:

1. Det genetiska läget för den skandinaviska vargstammen är allvarligt. Populationen är i dagsläget allt för isolerad. Populationen är i stort behov av nytt genetiskt material.
2. Den genetiska förstärkningen bör helst ske genom spontan invandring. Alla tänkbara åtgärder för att åstadkomma en sådan bör vidtagas, t.ex. genom att en verkligt skyddad och tillräckligt bred vandringskorridor upprättas längs norrlandskusten. I denna korridor ska dessutom enstaka etableringar av reproducerande vargrevir tillåtas.

3. Spontant invandrande vargar är så genetiskt viktiga att de inte bör avlivas. Om de orsakar problem utanför den föreslagna skyddade korridoren bör de aktivt flyttas till områden där de kan komma i kontakt med den svenska stammen (se dock reservation under punkt 2 nedan).

4. Mängden inavelsdepression är sannolikt underskattad eftersom endast ett begränsat antal karaktärer studerats med avseende på effekterna av inavel. Fortsatta insatser för att kartlägga inavelseffekter behövs.

5. Det är inte utdöendesannolikheter eller procentuell tillväxt som är av primär betydelse för vargstammens genetiska hälsa och resiliens, utan ett säkrat genetiskt utbyte med en annan och större population.

6. För att uppnå långsiktig genetisk livskraft behövs genetiskt utbyte med en eller flera populationer som tillsammans resulterar i en genetiskt effektiv storlek om 500-5000.

7. Den fortsatta uppdateringen av den befintliga stamboken över den skandinaviska vargstammen måste säkras. Stamboken bör användas mer aktivt i forskning och förvaltning. Informationen bör göras tillgänglig för en bredare grupp forskare och förvaltare än vad som för närvarande är fallet.

8. Ett antal vetenskapliga frågor behöver närmare utredning. Detta gäller bland annat *i*) mekanismerna för en eventuell selektion för heterozygoter och de förväntade långsiktiga effekterna av en sådan, *ii*) betydelsen av vargens populationsstruktur i Finland/Ryssland för de förväntade effekterna av olika grader av invandring, och *iii*) den svenska stammens genetiska resiliens i relation till skadliga arvsanlag.

Leverantörerna är inte överens i följande avseenden:

1. *Antalet genetiskt effektiva immigranter som behövs.* Vid en faktisk populationsnivå om 200 djur rekommenderar Leverantör 3 minst 5-10 effektiva invandrare per generation, medan övriga leverantörer anser att 2 effektiva invandrare per generation räcker, åtminstone de närmaste 10-15 åren .

2. *Allvaret i det nu aktuella genetiska läget.* Leverantör 3 anser att läget är genetiskt akut, inaveln är att betrakta som synnerligen allvarlig och att åtgärder för att öka populationens storlek och kraftigt reducera inaveln behövs snarast. Leverantör 3 tar inte ställning till hur detta i praktiken ska uppnås, utan menar att det finns en mängd kombinationer av åtgärder där beslutet om vilket/vilka som ska väljas i huvudsak är av förvaltningsteknisk natur snarare än populationsgenetisk. Övriga leverantörer menar att man för den närmsta 5-årsperioden ska vidtaga alla åtgärder för att främja spontan invandring, men vill avvakta med aktiv inflyttning av vargar. Har inte minst ytterligare 2 invandrare gått in i aveln efter 5 år är man beredd att rekommendera aktiv inflyttning, i första hand av vargar som befinner sig i norra Skandinavien. Innan detta skett är övriga leverantörer inte beredda att generellt förorda flyttning av invandrade vargar i norra Sverige.

3. *Populationsnivån.* Leverantör 3 anser att den populationsstorlek som krävs för Sveriges del är helt beroende på graden av genetiskt utbyte. Om detta utbyte även framgent är lika lågt som det varit de senaste 20 åren behövs en genetiskt effektiv population om närmare 200 i Sverige för att

uppnå målsättningen om bibehållande av 95% av heterozygositeten i 100 år. Om utbytet ökar, minskar kraven på lägsta effektiva storlek (Leverantör 3 diskuterar olika kombinationer av effektiv storlek och antal effektiva migranter i Bilaga 4). Övriga leverantörer anser att åtminstone för de närmsta 10 -15 åren det räcker med en genetiskt effektiv population på 50, om minst 2 genetiskt effektiva invandrare garanteras per vargeneration (5 år).

Bilaga 1.

Åtgärder för att stärka genetiska förutsättningar för den svenska vargstammen. Invandringshistoria, demografi, handlingsalternativ samt internationella erfarenheter av flyttning av varg

Leverantör 1: Olof Liberg, Håkan Sand, Sveriges Lantbruksuniversitet, Grimsö forskningsstation
730 91 Riddarhyttan

epost: olof.liberg@ekol.slu.se; hakan.sand@ekol.slu.se

Uppdrag

Leverantörerna ska samarbeta. Det är leverantör 1 som ska ansvara att färdigställande och levererande av rapporten sker i tid. I uppdraget ingår för respektive leverantör att:

Leverantör 1:

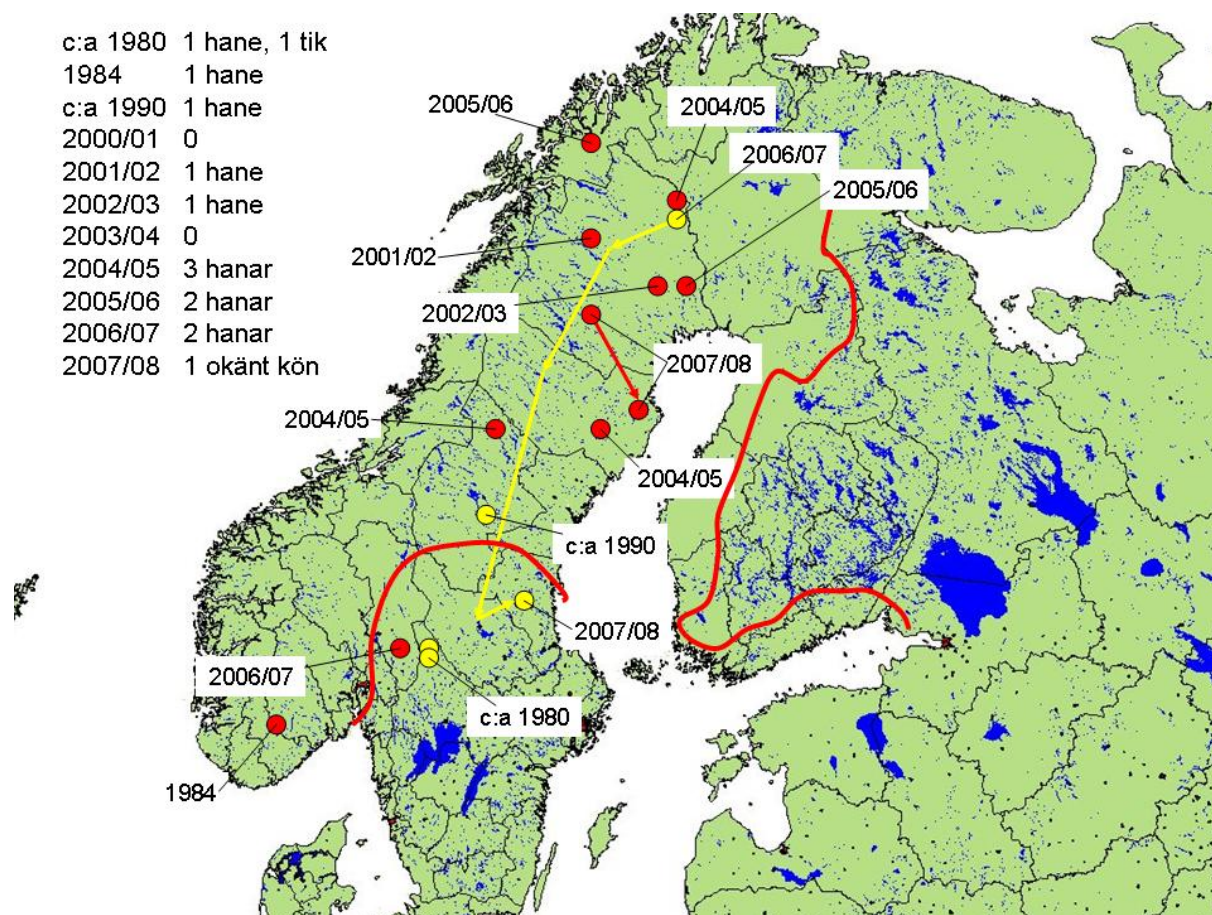
- ska göra en kort sammanställning om vetenskapliga erfarenheter på inplantering av större rovdjur samt vilka förutsättningar krävs för framgång;
- ska, i samråd med Leverantör 3, bedöma effekterna av inplanteringar;
- ska föreslå alternativ och effekter av olika inplanteringsmetoder, samt bedöma deras kostnader, svagheter och styrkor.
- ska göra en bedömning angående förflyttning av vargar utifrån vargarnas ekologi och beteende;

Den skandinaviska vargstammens invandringshistoria och populationsutveckling, samt något om den finska vargpopulationen

Klarläggandet av den nuvarande vargpopulationens historik i Skandinavien har varit komplicerad, och bygger på en kombination av fältdata och genetiska analyser. För en beskrivning av denna metodik hänvisas till Liberg m.fl. 2004, 2005.

Den ursprungliga skandinaviska vargstammen var så svag vid början av 1960-talet att den dog ut i samband med att den fridlystes i Sverige 1966 och i Norge 1970. Vintern 1982-83 etablerade sig emellertid ett nytt vargpar, som invandrat från den finsk/ryska populationen, i gränstrakterna mellan Värmland och Hedmark. Våren 1983 fick de en kull på minst sex valpar. Med undantag för en enkel kull i norra Norrbotten 1978 som emellertid skingrades o försvann vintern därefter, var detta den första födseln av vilda vargar på skandinaviska halvön (hädanefter kallad "Skandinavien") sen 1964. Utöver detta reproducerande par registrerades ytterligare en invandrad varg i Skandinavien på 80-talet, en hanvarg som sköts på skydds jakt i Austagder fylke i södra Norge 1984. Omkring år 1990 invandrade ytterligare en varg, en hane, från den finsk/ryska populationen och bildade par med en skandinavisk hona i södra Jämtland. Denna hane plus det första paret, alltså tre vargar, utgör hela genetiska basen för vår nuvarande vargstam fram till 2008. Vintern 2006/07 registrerades dock ytterligare en invandrare från Finland/Ryssland, en hane, som lyckades ta sig ner genom hela norra Sverige och etablera sig tillsammans med en

skandinavisk hona i Gävleborgs län. Paret fick sin första kull där sommaren 2008. Vintern 2006/07 registrerades också en invandrad varg i Hedmark i sydöstra Norge, men denna vargs vidare öde är okänt.



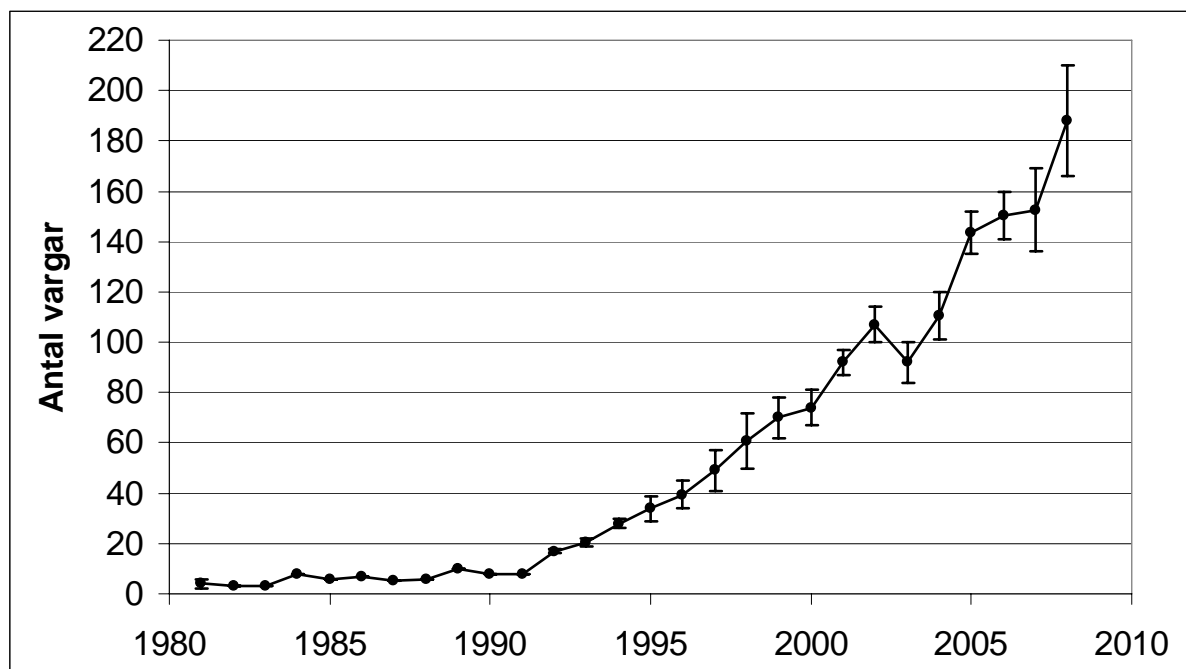
Figur 1. Invandrade vargar till Skandinavien registrerade 1980 – 2008. Vargar som gått in i aveln i den skandinaviska stammen är i gult, övriga i rött. Registrerad vandringväg för två vargar är angiven. Västgränsen för den finsk-ryska vargstammen och nordgränsen för den skandinaviska stammen är angivna med röda linjer.

Utöver dessa sex invandrade vargar till södra Skandinavien, varav alltså fyra gått in i aveln, har vi sedan år 2000 registrerat ytterligare åtta invandrare i norra Skandinavien, en i Jämtland, två i Västerbotten, fyra i Norrbotten och en i Troms fylke i Norge. Ingen av dessa åtta har nått ned till

vår ynglande population (Figur 1). Tre av de åtta har skjutits legalt, de övrigas öde är okänt, men det är sannolikt att illegal jakt spelat en inte oansenlig roll här.

Den skandinaviska vargstammen har vuxit från tre vargar 1983 till 188 (min 166, max 210) vintern 2007/08 varav cirka 90 % fanns i Sverige eller på gränsen mot Norge (figur 8). Den årliga tillväxten i den skandinaviska vargpopulationen baserat på antal individer har sedan 1991/92 uppgått till 15 % i medeltal och varierat enskilda år mellan -14 % och +37 %. Sett över tiden i 5-års perioder har tillväxten i populationen sjunkit något, från 23 % perioden 1993 – 1998 till 11 % perioden 1998 – 2003 och 14 % den sista 5-års perioden 2003 – 2008 (Aronson m.fl. 1999, Wabakken m.fl. 2008).

År 2007 hade vi 19 registrerade för yngningar i Skandinavien, alla i Sverige eller på gränsen mot Norge. Preliminära siffror för 2008 anger en kraftig ökning, till 27 för yngningar totalt i Skandinavien, och 24 i Sverige inklusive gränsrevir.



Figur 2. Antal vargar i den skandinaviska vargstammen 1981 – 2008, byggt på snöspårningar, DNA-analyser mm.

Den finska vargpopulationen är ju den närmaste potentiella givarpopulationen för en förstärkning av den skandinaviska vargstammens genetiska status. Det kan därför vara av intresse att något beröra den finska vargstammens utveckling och status de senaste åren. Den ökade från 8-9 familjegrunder vintern 1998/99 till 38 familjegrunder vintern 2006/07. Senaste registreringen vintern 2007/08 visade en nedgång till 33 familjegrunder, motsvarande c:a 300 vargindivider (Wabakken m.fl. 2008).

Enligt Aspi m.fl. (2006) var den genomsnittliga genetiskt effektiva vargpopulationen (N_e) i Finland 40 vargar för perioden 1996-2004. Kvoten N_e/N var 0,42. Om denna kvot är densamma idag torde N_e nu ligga på c:a 90. Även om förbindelsen med vargpopulationer längre österut tycks ha minskat de senaste åren (Aspi m.fl. 2008) så har den finska populationen fortsatt ett genetiskt utbyte både med den karelska populationen och den i Archangelsk-Oblast längre österut med flera migranter per generation. Dessa populationer i sin tur ingår i en mycket stor metapopulation med stort internt genflöde som innefattar hela nordvästra Ryssland, Baltikum och nästan hela Vitryssland (Pilot m.fl. 2006). Antalet vargar i detta område är inte känt, men torde uppgå till flera tusen.

Enligt den finska förvaltningsplanen från 2005 avser man inte att tillåta ökning av vargstammen i renskötselområdet eller östra Finland, men väl i västra Finland. Några populationsmål i siffror finns inte, man åtar sig att ha minimum 20 ynglande par, och sedan får nivån anpassas efter sociala och ekonomiska krav. Man åter sig dock att säkra en möjlighet för ungvargar att nå Skandinaviden. Några konkreta åtgärder för att åstadkomma detta anges dock ej. Vargen är fridlyst i renskötselområdet mellan 1 april och 30 septemeber. Vargen bedöms av myndigheterna i Finland för närvarande ha en gynnsam bevarandestatus.

Bedömning av den genetiska situationen för den skandinaviska vargstammen.

Den genetiska situationen för den skandinaviska vargstammen presenteras av Leverantör 3 i bilaga 4. Vi vill här bara i korthet ge vår allmänna bedömning av denna.

Vi delar den oro Leverantör 3 (Laikre/Ryman) uttrycker för den genetiska situationen i den skandinaviska vargstammen, och är väl medvetna om att den på sikt kan bli ett allvarligt hot för populationens livskraft, och att vi behöver rejäla genetiska tillskott från andra populationer. Vi anser dock inte att situationen är akut. Det finns både demografiskt och genetiskt stöd för denna bedömning.

Den genomsnittliga kullstorleken i den skandinaviska populationen, mätt under vintern, har sjunkit till följd av inavelsdepression (Liberg et al 2005) och ligger för närvarande på 3,5. Vi har data på kullstorlek från endast tre icke-inavlade vargpar i den nuvarande skandinaviska vargstammen. Där låg snittet på 6,0 (inklusive preliminära data från Galven-reviret på 6 valpar). Om denna siffra är typisk för icke-inavlade kullar i Skandinavien är sänkningen alltså rejäl, men vi anser att den ännu inte är alarmerande. Snittet för kullstorlekar mätt på motsvarande vis hos 14 icke-inavlade vargpopulationer i Nordamerika låg också på 3,5 (Fuller and Mech 2003), vilket den för närvarande gör också för finska vargkullar (Sand m.fl. 2007). Även om den genomsnittliga födotillgången för dessa populationer skulle vara något sämre än för den skandinaviska, visar de att denna nivå på kullstorlek inte är något exceptionellt. Den räcker fortfarande väl till för att kompensera för den relativt höga dödlighet som vi har i den skandinaviska vargstammen, inte minst på grund av en hög illegal jakt (Liberg m.fl. 2008). I genomsnitt har den årliga tillväxten i stammen de senaste fem åren varit 14 %. Mellan 2007 och 2008 var den 23 %.

Det förekommer flera typer av missbildningar i den skandinaviska populationen, men i så låga frekvenser att de för närvarande inte har någon demografisk betydelse. Av 199 undersökta djur

har missbildade kotor noterats hos 4 %, kryptorchism hos 6 % (8 av 130 undersökta hanar), hjärtfel hos 1,5 % och njurfel i lika hög frekvens. Det har inte gått att statistiskt relatera dessa missbildningar till inaveln, men det är sannolikt att här föreligger ett samband. Vi saknar dock jämförelser med icke-inavlade populationer, så vi vet inte hur hög frekvens av missbildningar man kan förvänta sig i sådana populationer. Ett undantag är Räikönen m.fl. (2006), som fann en nästan lika hög frekvens av anomalier i ryggraden hos både den recenta finska populationen och den historiska svenska populationen, som de fann hos vår nuvarande inavlade population (endast för en specifik missbildning, s.k. sacralization av sjunde ländkotan, fann de en högre frekvens i vår population). De frekvenser av missbildningar och de effekter på demografiska variabler som beskrivits hos några arter som definitivt befunnit sig i en akut situation har varit substantiellt högre än våra frekvenser. Hos florida-pantern (en underart av puma) hade man t.e.x septumdefekter i hjärtat hos 18 % av undersökta djur, kryptorchism hos 80 % (Roelcke m.fl. 1993), medan ”cowlicks” (en slags pälsdefekt) fanns hos 83 % och kotfel i svansen hos ”nearly every Florida panther” (Hedrick 1995). Hos en inavlade lejonpopulation i Sydafrika där man tillfört nya individer var kullstorleken 1,5 och valpöverlevnaden 0,31 hos inavlade djur, medan motsvarande siffror hos de ”genuppfriskade” var 3,1 respektive 0,67 (Trinkel m.fl. 2008). Vuxendödligheten hos de inavlade djuren var också extremt hög till följd av nedsatt immunförsvar, medan hälsotillståndet hos de införda djuren o deras avkommor var utmärkt. Hos en inavlade huggormspopulation vid Smygehuk slutligen, hade reproduktionen helt upphört innan man införde nya individer (Madsen m.fl. 1999).

Vi vill också framhålla att vi har funnit en selektion för hög heterozygositet i populationen som går via parbildningen (Bensch m.fl. 2006). Detta innebär att förlusten av genetisk variation i den skandinaviska populationen går långsammare än vad som förväntas enligt gängse populationsgenetisk teori.

Vi vill återigen betona att vi är väl medvetna om det genetiska hotet mot vår vargstam och anser att den måste åtgärdas, men vi anser alltså inte att situationen är så akut att man t.ex. behöver vidtaga sådana drastiska åtgärder som att flytta in vargar inom de närmsta åren. Vår vargstam tillväxer fortfarande med 10 -15 % per år i genomsnitt trots en exceptionellt hög nivå på den illegala jakten, förlusten av genetisk variation går långsammare än förväntat pga. naturlig selektion och missbildningsfrekvensen och depressionen av demografiska variabler ligger långt under de nivåer som rapporterats för andra inavlade populationer. Detta anser vi ger oss viss respekt att avvakta naturlig invandring. Vi återkommer till detta i våra rekommendationer.

Genomgång av vilka aktiva åtgärder som står till buds för att förbättra den genetiska situationen, samt ange vad som förutsätts för de olika åtgärderna

Vi gör här en kort sammanställning av tänkbara åtgärder för att förbättra den genetiska situationen för den skandinaviska vargstammen. Vi utgår från att stammen behöver genetiskt tillskott. Ingen åtgärd utesluter någon annan, utan två eller fler åtgärder kan valfritt kombineras

Avvakta naturlig invandring utan vidare åtgärder än de som redan vidtagits

Sannolikheten att spontant få in nya vargar utan någon aktiv åtgärd är mycket svår att beräkna. Under 1980-talet lyckades tre vargar ta sig ned till vår ynglande population i mellersta

Skandinavien (varav alltså två gick in i aveln), under 1990-talet en varg (som dessutom gick in i aveln), och under 2000-talet hittills två vargar (varav åtminstone den ena gått in i aveln). Utöver dessa har, som nämnts tidigare, under 2000-talet ytterligare åtta vargar invandrat till norra Skandinavien, men som inte nått ned till vår ynglande vargstam (figur 1). Man måste dessutom hålla i minnet att detta är invandrare som vi lyckats registrera och således ett minimum. Hur många som passerat obemärkta vet vi givetvis inte. Antal registrerade vargar i Skandinavien med finsk/rysk bakgrund av alla kategorier (både sådana som nått ned till vår ynglande stam och sådana som "fastnat" på vägen) har ökat sedan 1980- och 90-talen, enl nedan:

1980/81-1999/00 registrerades 4 st (= 0,2/år)

2000/01-2003/04 registrerades 2 st (= 0,5/år)

2004/05-2007/08 registrerades 8 st (= 2,0/år)

De senaste fyra åren har alltså 8 vargar vandrat in i Skandinavien (= 2,0/år), varav minst två nått ned till den ynglande populationen. Den förmodligen främsta anledningen till denna ökning är att den finska vargpopulationen växt och expanderat västerut under hela 2000-talet (Wabekken m.fl. 2008). Med tanke på att den finska vargpopulationen sannolikt kommer att fortsätta att växa och expandera torde sannolikheten för spontana tillskott utifrån också att öka.

Om den illegala jakten i det mellanliggande området mellan den finska "vargfronten" och den skandinaviska stammen kunnat stävjas eller signifikant minskas hade sannolikheten att få in nytt blod i den skandinaviska stammen också ökat. Det är troligt att flera av de invandrare som registrerats i norr under 2000-talet, men som alltså inte tog sig ned till den skandinaviska vargpopulationen, hade gjort detta om vi inte haft en illegal jakt. Dock inte alla. Av tre invandrare som radiomärkts i norra Sverige under 2000-talet, uppvisade två ingen tendens alls till att vandra vidare söderut, medan den tredje, efter ett års stationärt beteende visade en tendens till fortsatt vandring söderut just innan vi tappade kontakt med honom (förmodligen blev han illegalt dödad). År 2008 registrerade vi dock med hjälp av DNA-analyser en snabb förflyttning hos en invandrad omärkt varg söderut från en plats några mil söder om Jokkmokk i Norrbottens inland i mitten januari till Västerbottens kustland söder om Skellefteå i slutet av mars. Hur långt han fortsatt efter den sista registreringen är hittills okänt.

Skapa korridor för spridning

Ett tänkbar möjlighet att öka sannolikheten för invandrare att ta sig ned till den skandinaviska populationen vore att skapa en verkligt skyddad korridor längs med norrlandskusten. Redan idag gäller att enstaka föryngringar av varg ska kunna tillåtas i de s.k. vinterbetesmarkerna i renskötselområdet, vilket i princip är en bred korridor längs med norrlandskusten. En ytterligare aktiv åtgärd här skulle kunna vara att definiera en sådan korridor mer exakt och sedan föranstalta om ett effektivt skydd för både stationära och vandrande vargar i detta område (idag är skyddet svagt). Exakt hur detta skall uppnås ligger utanför detta uppdrag, men det är klart att renskötelsen måste involveras i detta och förmås att acceptera en sådan situation. Det är ju tyvärr omöjligt att aktivt styra vilken route vargar som är på väg söderut väljer. Våra erfarenheter hittills visar att många invandrande vargar skulle röra sig utanför även en ganska generöst tilltagen korridor längs kusten (se figur 1).

En stor nackdel med åtgärden är att vi inte på förhand kan beräkna hur stort genetiskt tillskott den skulle åstadkomma. Med tanke på vad vi skrivit i förra avsnittet om den ökande invandringen till norra Skandinavien som hänger samman med den växande och expanderande populationen i Finland är det dock inte osannolikt att vi med detta extra skydd inom en snar framtid skulle kunna få ned en ny varg vartannat eller vart tredje år till den ynglande populationen, det vill säga 1 – 2 per generation. Detta tillskott skulle nästan utelslutande bestå av handjur, vilket dock inte är något stort genetiskt problem.

Åstadkomma en kontinuerlig fennoskandisk population

Den ur bevarandesynpunkt förmodligen mest ideala situationen för ett långsiktigt säkerställande av den skandinaviska vargstammen vore att åstadkomma en kontinuerlig förbindelse med den finska vargpopulationen så att den skandinaviska vargstammen blev en del av denna större vargpopulation. Detta skulle kunna åstadkommas genom en utveckling av korridorbegreppet, med ett pärlband av etablerade vargrevir längs med norrlandskusten. Alldeles bortsett från de problem det skulle åstadkomma för renskötseln vore det förmodligen inte optimalt med en mättad vargetablering i en sådan korridor, utan snarare med en glesare förekomst av revir där man konstant ser till att hålla luckor där unga vargar kan etablera sig. Ett mycket stort problem med denna åtgärd är att man skulle få ett konstant och stort inflöde av ungvargar till renskötselns året-runtmarker, som man skulle tvingas hantera, antingen genom avlivningar eller flyttningar.

Flyttning av vargar som kommit in i landet men ej fått kontakt med den ynglande populationen

Eftersom en stor del av de vargar som invandrat från den östliga populationen uppenbarligen inte kommer längre än till norra Skandinaiven, är en tänkbar åtgärd att man så att säga hjälper dem den sista biten på vägen genom att fånga in dem och aktivt flytta ned dem till den ynglande skandinaviska stammen. På många sätt är detta samma åtgärd som att flytta in vargar utifrån, men metoden har vissa fördelar. Man skulle på så sätt enbart flytta in vargar som ändå naturligt är i utvandningsfas och således är inställda på att etablera sig i en ny miljö. Opinionsmässigt skulle en sådan förflyttning möjligen uppfattas som något mindre artificiell än om man hämtade vargar i en källpopulation utomlands, t.ex. i Finland eller Ryssland. Förmodligen skulle metoden också kräva färre anpassningar av svensk lagstiftning. Nackdelar är att man inte kan styra antal vargar som ska tillföras populationen och inte heller tidpunkt.

Om man skulle flytta alla vargar som nu kommer in i norra Skandinavien från Finland/Ryssland skulle det med den invandringstakt vi haft de senaste åren betyda 2 vargar per år, eller 10 per generation. Som påpekats i föregående avsnitt skulle denna genetiska förstärkning domineras av handjur.

Inflyttning av vargar från utländsk källpopulation

Detta är förmodligen den effektivaste metoden att snabbt förbättra den genetiska situationen för den skandinaviska vargstammen. Man kan själv välja vilken typ av vargar man vill ha, kön, ålder och ursprung, och man kan avgöra hur många man vill införa, och när man vill göra det. Man kan till exempel göra en stor engångsintroduktion om man finner detta ändamålsenligt. Det finns publicerade internationella erfarenheter från ett stort antal projekt som flyttat stora rovdjur, inklusive vargar, som man kan dra lärdom av (se nästa avsnitt). De allra flesta av dessa fall gäller

dock återinplanteringar (eng. ”reintroduction) av arter till områden där de funnits tidigare men blivit utrotade. Erfarenheterna av ”genetisk förstärkning” av befintliga populationer är betydligt färre, och inga alls från varg (se nästa avsnitt).

Man kan antingen flytta in vuxna vargar, eller späda valpar. De flesta internationella erfarenheterna gäller flyttning av vuxna djur. Man har provat både att flytta hela familjegrupper, och enskilda vargar. Om man ska flytta enskilda vargar är det fördelaktigast att välja unga djur som just lämnat eller står inför att lämna föräldraflocken för att etablera sig på egen hand (det är just sådana djur man skulle få om man flyttade vargar som redan på egen hand tagit sig in i norra Skandinavien). Metoden drar stora kostnader, som inkluderar fångst av djur, hållning av dessa före transport, själva transporten, liksom kostnader i samband med utsläppet som kanske innebär hållning i hägn en tid före släppet. Samtliga vuxna djur som släpps enligt denna metod bör vara försedda med GPS-radiohalsband för individuell uppföljning av åtgärden. Kostnader för radiosändare tillkommer således.

Flyttning av små valpar från lyor i givarområdet till motsvarande i mottagarområdet är förmodligen både billigare och enklare än flyttning av vuxna djur. Det finns såvitt vi vet inga publicerade rapporter om flyttning av vargvalpar, men vi har fått ta del av personliga erfarenheter av denna metod att flytta vilda vargar (Ed Bangs pers. komm.). Metoden är möjlig genom att vargar, liksom de flesta rovdjur, inte är diskriminerande mot främmande avkommor utan accepterar dessa som sina egna, om introduktionen sker i späda ålder. Den stora fördelen med denna metod är att man på ett mycket elegant sätt får de nya individerna integrerade i mottagarpopulationen.

Metoden förutsätter radiomärkta föräldradjur både i givar- och i mottagarpopulationen för att man ska kunna finna valporna. Detta gör att man blir mer begränsad i sitt urval av djur, än om man använder vuxna djur. Ett annat problem är att tiden mellan fångst och utsättning är kritisk på ett helt annat sätt än för vuxna djur, och måste minimeras. Även om man lyckas få ned den till ett dygn vilket förefaller närmast ogörligt om man ska ta valpar från Finland eller Ryssland, är det en grannliga uppgift att se till att valparna får den regelbundna matning och skötsel som de kräver under hela transporten. En annan nackdel är att valpar är för små att utrustas med halsbandssändare, vilket försvårar den individuella uppföljningen. Eventuellt kan detta avhjälpas genom att operera in buksändare, men då förlängs och fördyras proceduren avsevärt och man tillför en risk för valpen.

Inseminering av svenska varghonor med sperma utifrån

I stället för att flytta djurindivider kan man förstärka genetiken hos mottagarpopulationen genom att inseminera hondjur med sperma från handjur från en annan population. Metoden har såvitt vi vet inte använts för vilda rovdjurspopulationer, men är relativt vanlig för hägnade djur (Maggie Dwire, pers. komm.). Det är en tekniskt sätt komplicerad metod att använda för vilda djur. I vårt fall måste vi ordna med spermatagning från givardjur vilket är mycket komplicerat om man vill ha sperma från vilda vargar. Ett alternativ är att ta sperma från djurparksvargar, men då blir man mycket begränsad i val av givardjur, och kanske också i kvalitet. Transporten av sperma är däremot inget stort tekniskt problem. Det största problemet blir i stället själva inseminationen av mottagarhonan. Eftersom inseminationen måste ske inom en mycket begränsad period av hennes brunst, måste hon tas in i hägn i god före brunsten och sedan måste man bestämma rätt tidpunkt

för inseminationen och söva tiken för ingreppet. Eventuellt innebär problem med fastställande av tidpunkten att man tvingas göra flera sövningar.

Om man lyckas med denna metod är det en stor fördel att man för varje insemination kan få fram ett flertal valpar med nya gener, som dessutom på ett naturligt sätt integreras i populationen. Ur djuretisk och teknisk synvinkel är detta däremot den sämsta av de metoder som presenterats här. Förmodligen är den minst lika kostsam som flyttning av djur.

Internationella erfarenheter av flyttning av stora rovdjur, och ev andra åtgärder för att förbättra genetiska situationen för små populationer

Generellt om flyttning av djur/rovdjur

Ett stort antal projekt där man flyttat djur av olika arter av rovdjur har utförts över hela världen (Breitenmoser m.fl. 2003). Två huvudsakliga syften med den typ av flyttningar som vi beaktar här kan identifieras; 1) att återfå en självförsörjande population av en viss art i ett område där arten funnits tidigare men utrotats eller dött ut; 2) att förstärka den genetiska basen hos en befintlig vild population med begränsat eller inget genetiskt utbyte med andra närliggande populationer av samma art. Vi kommer här att benämna den första typen ”återinplantering” (alt. ”återintroduktion”; eng. ”reintroduction”). Om den är framgångsrik leder till en ”återetablering” av arten. Den andra typen kommer vi att benämna ”genetisk förstärkning”. Termen ”flyttning” använder vi för båda typerna. Den absoluta majoriteten av alla utförda flyttningar har varit av den första typen, medan endast ett fåtal har gällt genetisk förstärkning av en befintlig population.

Trots att ett större antal flyttningar av rovdjur har utförts på många olika platser i världen är det relativt få som kan utvärderas med avseende på om dessa har varit framgångsrika eller ej. Ofullständig dokumentation av försökets utförande, alltför kort uppföljningstid samt oklar målsättning och ofullständiga kriterier för att fastställa projektets status har varit vanliga bidragande orsaker till detta (Breitenmoser m.fl. 2003).

Fyra olika faktorer har identifierats som enskilt eller i kombination verkar ha stor inverkan på utfallet av återinplanteringsförsök. Mängden lämpligt habitat tycks vara en av dessa faktorer liksom platsen för återinplanteringen i relation till den historiska utbredningen av arten. Dessutom tycks antalet individer och deras ursprung (vilt infångade eller uppfödda i fångenskap) vara av stor betydelse där chansen till en framgångsrik återetablering ökar med antalet frisläppta individer och när vilda individer används framför individer uppfödda i fångenskap. Det finns dock ett antal återinplanteringsförsök där en eller flera av dessa faktorer ej har varit optimala men där man ändå har uppnått ett positivt resultat och vice versa.

Återinplanteringar av kontroversiella arter, som t.ex. stora rovdjur, kräver inte bara acceptans från befolkningsmajoriteten i det aktuella landet, utan framförallt från den lokala befolkningen i det område där utplanteringen sker. För att uppnå detta krävs oftast att lokalbefolkningen och de olika intressenterna där (jord- och skogsbrukare, tamdjursägare, jägare etc.) inte bara får en utförlig information om projektet utan görs delaktiga i detta och får påverka utformningen av återinplanteringen och den fortsatta förvaltningen av den återinplanterade populationen (Breitenmoser m.fl. 2001).

Fallstudier av återintroduktion av varg

Vi har nedan gjort en kort sammanställning av några olika fallstudier av återinplanteringar /förstärkningar som vi anser är relevanta för den nuvarande situationen för varg i Skandinavien. Vi börjar med några amerikanska återintroduktioner av varg till områden där den funnits tidigare, men utrotats lokalt. I nästa avsnitt tar vi upp några fall av genetisk förstärkning, men som tidigare nämnts har inga sådana gjorts av varg.

Varg i Yellowstone och Idaho

Varg (*Canis lupus*) förekom i hela Nordamerika fram till början av 1700-talet men intensiv förföljelse ledde till att vargen redan under 1800-talet var utrotad i så gott som alla USA's delstater utom de glesbefolkade nordvästra delstaterna. Även i dessa delstater utsattes vargen emellertid för en allt intensivare förföljelse och omkring år 1925 var vargen utrotad även i Idaho, Montana och Wyoming och därmed också i nationalparken Yellowstone. Varg infördes 1973 på listan över utrotningshotade arter i USA. Bara några år senare började man diskutera möjligheten att återinföra varg till nationalklenoden Yellowstone, men det skulle dröja mer än 20 år av intensivt lobbyarbete under starkt politiskt motstånd innan detta kunde förverkligas (Fischer 1995). Under 80- och 90-talet utarbetades en förvaltningsplan och man insåg då att för att få en livskraftig population behövde restatureringen av vargstammen utökas till ett betydligt större område än bara Yellowstoneparken och därför beslöts om återinplantering i ytterligare två områden, de glesbefolkade bergsområdena i centrala Idaho och i nordvästra Montana. Den slutliga förvaltningsplanen kom att omfatta Idaho, Montana och Wyoming (där huvuddelen av Yellowstone National Park ligger). Enligt förvaltningsplanen skulle återetablering av 10 reproducerande par i var och en av dessa tre delstater räcka för att utgöra en livskraftig och självförsörjande metapopulation. Innan planerna hann verkställas hade en liten vargpopulation börjat etablera sig spontant i Montana genom naturlig invandring från Kanada. Därmed beslöts att de två mottagarområdena för återinplantering skulle bli Yellowstone och centrala Idaho.

Återinplanteringen av varg till Yellowstone och Idaho är förmodligen den mest välplanerade och välorganiserade flyttning av stora rovdjur i det vilda som någonsin företagits. Operationen föregicks av ett frågeformulär till 53 olika experter som fick svara på en mängd teoretiska och praktiska frågor. Föreberedelserna var minutiösa, och innefattade en stor grupp människor med de mest skilda specialiteter, från trappers, piloter, biologer och fälttekniker till veterinärer och mediaspecialister. Man tänkte noga igenom samtliga faser av operationen. Efter noggrant övervägande varifrån vargarna skulle tas, där man vägde in avstånd från släppningsområdena, terräng lämplig för fångst och transport, frånvaro av smittsamma sjukdomar som brucellos, tuberkulos och rabies i givarpopulationen, en bytesfauna som skulle vara likartad mottagarområdena etc, fann man att västra Alberta och sydöstra British Columbia i Kanada var lämpliga. Därefter vidtog en mängd åtgärder som innefattade fastställande av lämplig tid på året för utsläpp, rekrytering av fångstpersonal, flygplan, helikoptrar, inrättande av mellanstationer för vargarna, upprättande av veterinärlaboratorier i anslutning till dessa, beställning av transportmedel, konstruktion av transportburar och acklimatiseringshägn, planering av hur vargarna skulle skötas och utfodras under perioden mellan fångst och släpp, inköp av radiosändare, införskaffande av medikamenter och vacciner (alla infångade vargar screenades för samtliga tänkbara sjukdomar som valpsjuka, parvo, smittsam leverinfektion HCC, rabies, tuberkulos, tarmparasiter etc. och vaccinerades mot flera av dessa sjukdomar, samt behandlades mot både invärtes och utvärtes parasiter), planering av hanteringen av det enorma mediauppbåd

som förväntades, samt inte minst införskaffande av alla legala tillstånd som krävdes både i givar- och mottagarlandet (Fritts m.fl. 1997, Smith 2005).

I januari 1995 fångades och transporterades totalt 29 vargar från den vilda vargpopulationen i Alberta i södra Kanada, till Idaho (15) och Yellowstone (14). I januari 1996 tillfördes ytterligare 20 respektive 17 vargar till Idaho och Yellowstone, med skillnaden att dessa hade infångats i British Columbia. Metodiken för utsläppningen av dessa infångade vargar skiljde sig mellan områdena. I Idaho släpptes individerna direkt vid framkomsten (sk ”hard release”), medan man i Yellowstone förvarade vargarna i aklimatiseringshägn under ett antal månader innan dessa hägn öppnades (sk ”soft release”). En annan skillnad var att man för Yellowstone fångade in hela familjegrupper, som var och en hölls i ett eget aklimatiseringshägn och sedan släpptes tillsammans, medan man i Idaho fångade och släppte individuella vargar. Åldrarna hos de släppta vargarna varierade, men dominerades av subadulter (1-2 år gamla).

Båda metoderna fungerade bra, de flesta av de släppta familjegrupperna i Yellowstone fortsatte att fungera som familjegrupper, medan många av vargarna i Idaho snabbt bildade par med andra släppta vargar. Dödligheten var låg, första halvåret omkom endast två vargar, båda skjutna illegalt. Tvärtemot mångas förväntningar stannade samtliga vargar i de tilltänkta mottagarområdena och etablerade sig där, visserligen ibland efter rejäla utflykter på uppemot ett par hundra kilometer. Medelavståndet från utsläppsplats till etablering var 82 km i Idaho och 22 km i Yellowstone.

Majoriteten av individerna överlevde det första året i båda populationerna, och i Yellowstone fick två vargpar valpar redan månaden efter det de släppts. Resultatet av återintroduktionen bedömdes vara mera framgångsrik än vad som hade förväntats vilket medförde att planerad tillförsel av ytterligare individer avbröts efter de två första åren. Ända från starten 1995 har populationerna i båda delstater uppvisat mycket hög tillväxt (i Idaho 38 % årlig tillväxt i genomsnitt, i Yellowstone 27 %) i kombination med stark geografisk expansion. I slutet av 2007 beräknades vargpopulationen i Idaho uppgå till ca 670 individer och den i ”Greater Yellowstone Area” (Yellowstone-parken med omgivning) till 370 individer. Tretton år efter det de första vargarna släpptes kan man dra slutsatsen att återintroduktionen av varg till Yellowstone och Idaho varit en mycket stor framgång. Vargstammen i Wyoming, Idaho och Montana är nu så stark att man är i färd med att lyfta bort varg från den federala hotlistan för dessa tre delstater.

En viktig anledning till att man lyckades få lokal acceptans för detta projekt i den synnerligen vargfientliga ranchmiljö där det genomfördes anses vara att man kringgick det mycket stränga skydd som varg åtnjuter enligt den amerikanska artskyddslagen (”Endangered Species Act”) genom att kalla populationen ”experimentell” i stället för ”naturlig”. Detta innebar att man kunde bedriva skydds jakt på individer som orsakade problem för lokalbefolkningen. Kriteriet för skydds jakt har ända från början varit en enda attack på tamdjur (”one strike and you are out”). Kompensation för skadade och dödade tamdjur betalas ut av en privat naturskyddsorganisation (”Defenders of Wildlife”).

Rödvarg i syd-östra USA

Den sk rödvargen (*Canis rufus*) vars taxonomiska status är omtvistad (Nowak 2003), har historiskt sett haft sitt huvudsakliga utbredningsområde i de syd-östra delarna av USA. Populationen minskade starkt under 1900-talet huvudsakligen till följd av mänsklig förföljelse

och uppfördes på listan över utrotningshotade arter 1967. Ett program för återuppbyggnad av populationen startades 1973 där uppfödning av individer i hägn med åtföljande återinplantering av individer till den vilda populationen ansågs vara nödvändigt. Under 1973-1980 infångades över 400 vilda individer av både rödvarg, coyote (*Canis latrans*) samt hybrider mellan dessa varav endast 43 ansågs vara äkta rödvargar och användes i aveln för att producera en population i hägn (Phillips m.fl. 2003).

Återintroduktionen av rödvarg startade 1986 och återintroducerade vargar hölls antingen först i sk acklimatiseringshägn (225 m²) under ca 1,5 år innan de släpptes, eller transporterades direkt från uppfödningssplats till platsen för frisläppning. Alla frisläppta vargar försågs med radiosändare. Under perioden 1987 – 1994 utplanterades totalt 63 individer till den vilda populationen. Huvuddelen av det återintroducerade individerna släpptes som par eller som familjegrupper (flockar) av djur. Av de frisläppta individerna vars öde var känt (93%) lyckades endast 21% reproducera sig i den vilda populationen. Typen av frisläppning (hägn el direkt) eller typen av grupp (par el flock) vid frisläppandet hade ingen betydelse för möjligheten till reproduktion. Under perioden 1988 – 1994 hade antalet reproduktioner i den vilda populationen växt från två till nio. Trots att den huvudsakliga typen för frisläppning involverade två vuxna obesläktade vargar av olika kön resulterade de flesta vilda reproduktioner från nio olika par som alla genomgick en naturlig parbildning i det vilda. Under perioden 1994 – 2002 växte populationen till ett hundratal individer fördelade på 20 flockar. Det största hotet mot populationen anses idag vara hybridisering med coyote.

Mexikansk varg

Den mexikanska vargen, en underart av vanlig varg (*Canis lupus baileyi*), förekom historiskt i delar av Mexico och sydvästra USA inklusive delstaterna Arizona och New Mexico. Den vilda populationen dog ut under början av 1980-talet huvudsakligen till följd av stark mänsklig förföljelse som pågick under större delen av 1900-talet. Den mexikanska vargen anses vara den genetiskt mest distinkta av alla underarter av varg i Nordamerika.

Fem vilda vargar (4 hanar och 1 dräktig tik) infångades under 1977-1980 i syfte att utgöra stommen till en ”certifierad” population i fångenskap. Två individer från två andra genetiska linjer av sedan tidigare hägnade mexikanska vargar har inkluderats in denna hägnade ”certifierade” ursprungspopulation som totalt alltså utgjordes av sju individer. En plan för restaurering av den vilda populationen upprättades 1982 vars huvudsakliga målsättning var att bidra till bildandet av en vild självförsörjande population.

Under perioden 1998 - 2003 återinplanterades totalt 90 vargindivider från den hägnade populationen till den vilda populationen, inkluderande 51 förflyttningar, och 79 direkta frisläppanden från fångenskap. Totalt av alla frisläppta vargar lyckades 26% reproducera sig i vilt tillstånd. Av dessa hade adulta vargar störst framgång (38%) jämfört med sub-adulter (16%) och valpar (10%). Av de frisläppta vargarna hade de med kortast tid i fångenskap störst chans att reproducera sig. Storleken på den vilda populationen bedömdes under 2003 uppgå till totalt 50-60 individer vilket var i överensstämmelse med gjorda prognoser över populationens framtida utveckling. Antalet reproducerande flockar (n=4) och medelstorleken på födda kullar (X=2,1) var dock betydligt lägre än vad som hade prognostiserats (Interagency Field Team 2003).

Genetisk förstärkning av befintliga populationer

Som redan nämnts känner vi inte till några fall av genetisk förstärkning hos varg. Eftersom det ändå är den typen av åtgärd som är relevant för den här rapporten beskriver vi ett par sådana projekt, men för två andra arter av stora rovdjur, nämligen puma och lejon. Vi nämner dessutom kort ett par andra lyckade genetiska förstärkningar för helt andra arter, nämligen huggorm och präriehöna.

Floridapanter (Puma concolor coryi)

Utbredningen av den sk floridapantern, en underart av puma, omfattade för mer än 100 år sedan stora delar av sydöstra USA men är idag begränsad till en mindre del av södra Florida. Man bedömer att beståndet under det sista århundradet har varit genetiskt isolerat. Panterpopulationen i Florida skyddades genom en delstatslag redan 1958 men har trots detta fortsatt att minska i storlek. Vid mitten av 1980-talet uppskattades hela populationen till 30 djur (US Fish & Wildlife Service 1987). En orsak till minskningen ansågs av en del forskare vara brist på lämpliga habitat och ökad närhet till människan (Maehr & Caddick 1995, Maehr & Lacy 2002), medan andra menade att den främst var en följd av kraftig inavel (Roelke m.fl. 1993).

Den nuvarande populationen av floridapanter har sedan perioden 1890-1920 förlorat ca hälften av den genetiska variationen som ett resultat av genetisk isolering och mänskliga reduktion av populationen. I samband med reduktionen av genetisk variation i populationen har frekvensen av avvikande morfologiska och fysiologiska karaktärer såsom missbildningar på svanskotorna som ger en krök på svansen, ”cowlick” (en pälsdefekt), spermadefekter, hjärtfel samt kryptorchism (den ena eller båda testiklarna stannar kvar i bukhålan efter könsmoganden vilket gör de producerade spermerna odugliga för fortplantning) ökat drastiskt i populationen (bland handjur födda efter 1989 var 80 % kryptorchider) sannolikt som en effekt av fixering av skadliga gener i populationen (Roelke m.fl. 1993).

Det federala förvaltningsorganet (US Fish and Wildlife Service) föreslog ett åtgärdsprogram för att införa gener från den mest närliggande pumapopulationen, nämligen den i Texas, i syfte att stärka den genetiska situationen i populationen (Seal 1994). Detta åtgärdsprogram genomfördes 1995 där 8 pumor av honkön från Texas introducerades till den befintliga populationen av floridapanter. Tre av de introducerade pumorna dog innan de hann reproducera sig, men de övriga fem producerade tillsammans 20 avkommor fram till år 2003, då de återfångades och flyttades ut ur floridapopulationen. Då hade flera av deras avkommor redan börjat reproducera sig i sin tur.

Efter introduktionen av nya gener i populationen har frekvensen missbildningar minskat, och individer med genetisk bakgrund härstammande från dessa introducerande djur uppvisar ökad demografisk vitalitet. Den genetiska restaureringen anses ha varit en framgångsrik åtgärd som helt eller delvis har legat till grund för ökningen av populationen av floridapanter från ca 30-40 under 1987 till ca 80-90 individer år 2003 (Pimm m.fl. 2006).

En viss oenighet råder dock bland olika forskargrupper över den verkliga orsaken till ökningen av populationen (t.ex. Maehr m.fl. 2006). De flesta forskargrupper är dock eniga om att den genetiska restaureringen varit framgångsrik, men inte är tillräckligt för att betrakta populationen som räddad på lång sikt, utan att lämpligt habitat utvidgas för att möjliggöra en betydligt större

population. Populationen av floridapanter är fortsatt isolerad och kan även framledes komma att behöva upprepade aktiva inflyttningar av individer för att upprätthålla genetisk och demografisk vitalitet (Beier m.fl. 2003).

*Lejon (*Panthera leo*) i Sydafrika*

I den 900 km² stora hägnade viltparken Hluhluwe-iMfolozi i Sydafrika etablerades under 1960-talet en population av lejon (*Panthera leo*) från endast fem individer (Trinkel m.fl. 2008). Populationen ökade till ca 140 individer fram till 1987 men under perioden 1988-92 skedde en viss avskjutning av individer i den norra delen av parken. Populationen förmådde aldrig återhämta sig från denna avgång och år 1999 uppskattades den bestå av ca 80 individer.

Under början av 1990-talet noterades låg reproduktion och låg överlevnad hos ungar samt förekomst av bölder och ett allmän dålig kondition hos vuxna individer vilket ansågs vara ett resultat av negativa inavelseffekter sk inavelsdepression. För att vända denna utveckling inflyttades åren 1999-2001 totalt 16 subadulta lejon (17 – 32 månader), 13 honor och 3 hanar, med ursprung i Namibia. De släpptes i tre omgångar. Före varje utsläpp hölls djuren i små acklimatiseringshägn på 0,5 - 1 hektar under 4 – 6 veckor. Alla inflyttade djur samt ett antal individer ur ursprungspopulationen försågs med radiosändare i syfte att bättre kunna studera effekterna av denna förvaltningsåtgärd.

I samband med eller kort tid efter inflyttningen formerades nya flockar som bestod av en kombination av inflyttade och ursprungliga individer eller endast bestod av nya inflyttade individer. Nio (7 honor, 2 hanar) av de introducerade 16 djuren reproducerade sig. Både kullstorlek och ungoöverlevnad var ungefär dubbelt så hög för kullar där minst en förälder var nyintroducerad jämfört med kullar där båda föräldrar var ursprungliga individer. Individer ur den ursprungliga populationen uppvisade samtidigt mycket högre dödlighet jämfört med inflyttade individer. Den höga dödligheten och låga reproduktionen resulterade i att den inavlade ursprungliga delen av populationen sjönk från 84 till 20 individer under perioden 2000 till 2004, medan den del av populationen som bestod av introducerade djur och deras blandade avkommor ökade från 16 till 42 djur.

Studien tyder på att (lejon)populationer som har genomgått en isolering som ett resultat av antropogena barriärer kan vitaliseras genom att nytt genetiskt material tillförs genom inflyttning av individer. Författarna anser att flyttning av individer kan komma att utgöra en viktig adaptiv förvaltningsåtgärd i samband med att vilda populationer utsätts för fragmentering och ökad isolering (Trinkel m.fl. 2008).

*Huggorm (*Vipera berus*) vid Smygehuk i Sverige*

Mellan 1984 och 1993 minskade den inavlade isolerade huggormspopulationen vid Smygehuk i Skåne från 25 till bara fem vuxna ormar av hankön (endast hanar kunde inventeras hundraprocentigt) och reproduktionen hade nästan upphört helt. 1992 tillfördes 20 hanar från en frisk population på svenska Västkusten. Efter fyra år togs de överlevande 8 införda ormarna bort igen. De hade då fortplantat sig med de flesta av de residenta honorna. Operationen var mycket framgångsrik, fyra år efter inplanteringen började antalet vuxna hanar öka igen. År 1999 registrerades 32 vuxna hanar i populationen, det största antalet sedan inventeringarna började 1981 (Madsen m.fl. 1999).

Generella slutsatser vad gäller flyttning av stora rovdjur

Ett stort antal flyttningar av vilda rovdjur har genomförts i olika delar av världen, de flesta av dem har gällt återintroduktioner. En stor andel av dessa har varit misslyckade med avseende på den initiala målsättningen. Sannolikt förekommer dessutom ett mörkertal genom att lyckade projekt tenderar att avrapporteras i större utsträckning än misslyckade återintroduktioner.

Gemensamt för lyckade återintroduktioner tycks vara att dessa har involverat ett större antal individer samt att man har baserat introduktionen huvudsakligen på vilda infångade individer som flyttats till det aktuella området.

Bristfällig planering, dokumentation och uppföljning har medfört att svårigheter att utvärdera resultaten av många återintroduktionsförsök samt att identifiera vilka faktorer som är av stor betydelse för framgång av dessa.

Alla operationer gällande flyttning av vilda djur, oavsett typ, bör alltid föregås av en noggrann vetenskaplig planering och utformning av försöket. Tydliga kriterier och målsättningar för populationens framtida demografiska och/eller genetiska utveckling skall ligga till grund för en utvärdering av försökets framgång. Man bör utnyttja populationsmodellering som metod där demografi och genetiska aspekter kan beaktas och olika effekter utvärderas och prognostiseras. En omfattande uppföljning av populationens status över ett antal generationer är absolut nödvändig vid varje återintroduktion.

Förvaltningsåtgärder som flyttning av individer av stora rovdjur är ofta komplexa projekt med avseende på samordning, logistik, biologi och juridiska aspekter och kräver en noggrann planering, genomförande och uppföljning. Detta innebär oftast höga kostnader för vilka staten måste ta ett ansvar.

Resultat av försök med återintroduktion/förstärkning bör alltid avrapporteras både i populär och i vetenskaplig form oavsett utfallet eftersom detta kan tillföra ny generell kunskap om användningen av denna förvaltningsåtgärd.

Stora rovdjur är nästan alltid kontroversiella. Det är därför extra viktigt att beakta åsikter och attityder hos allmänheten till planerade förvaltningsåtgärder såsom flyttning av individer. I detta ingår att involvera allmänheten genom information, utbildning och aktivt medverkande i beslutsprocessen av olika förvaltningsåtgärder.

Breitenmosers m.fl.s (2001) rekommendationer för utförande av åter-introduktion/förstärkning:

- utnyttja IUCN/SSCs 1998 riktlinjer
- använd vetenskaplig noggrann design av försök och en expertpanel
- sätt upp tydliga målsättningar, och kriterier för att mäta om dessa är uppfyllda
- beakta attityder och åsikter bland allmänheten
- utnyttja populationsmodellering där demografi och genetiska aspekter beaktas och kan prognostiseras
- använd extern (peer-review) granskning av försöket
- publicera resultaten oavsett framgång eller misslyckande

- en långtidsuppföljning, helst över flera generationer, måste garanteras genom statligt stöd
- involvera allmänheten genom information, utbildning och aktivt medverkande i beslutsprocessen av olika förvaltningsåtgärder

Specifika slutsatser förflyttning av varg i Skandinavien

En viktig slutsats är att flyttning av varg visserligen är en komplicerad och dyr åtgärd, men är fullt möjlig och, om väl genomförd, har en mycket stor sannolikhet att lyckas, åtminstone när det gäller återintroduktioner. För Skandinavien gäller det dock att flytta in vargar till en redan befintlig population. För detta finns inga erfarenheter från andra platser i världen. Flera faktorer pekar dock på att sannolikheten för ett lyckat resultat inte borde vara mindre än för en återintroduktion:

- Vid en flyttning till en redan etablerad population vet man att habitatet och miljön är lämplig för varg.
- Långa spridningssträckor är vanliga hos varg, vilket innebär att unga djur är evolutionärt anpassade till att slå sig ned även i områden med främmande vargar. Vår egen senaste invandrare är ett utmärkt exempel på detta.
- Den skandinaviska vargpopulationen är inte mättad, det finns fortfarande gott om ledigt utrymme för etablering av nya revir
- Det finns ingenting som säger att det skulle vara svårare för unga vargar att etablera sig i en främmande population är för lejon och pumor, och där finns det lyckade resultat från åtminstone två projekt.

Eftersom det gäller förstärkning av genetiken och inte återetablering är det bättre att släppa enskilda unga vargar som snabbt kan finna partners i den befintliga populationen, än att släppa sammanhållna familjegrupper. ”Hard release” och ”soft release” har visat sig lika framgångsrika. Eftersom ”hard release” är billigare och snabbare är den metoden förmodligen att föredra i det aktuella fallet.

Genetisk förstärkning av varg har inte genomförts tidigare. Erfarenheter från andra arter är visserligen begränsade, men det finns några fall med mycket goda resultat. Det är svårt att finna några orsaker till att en sådan åtgärd skulle ha mindre framgång just hos varg, förutsatt att etableringen av de inflyttade vargarna fungerar (se ovan). Risken för utavelsdepression förefaller försumbar. En viktig fråga är om man ska ta vargar från samma källpopulation som de nuvarande vargarna kommer ifrån, dvs den finsk/ryska eller från en genetiskt mer avlägsen population. I det första fallet maximerar man sannolikheten för att de nya vargarna är väl anpassade till den skandinaviska miljön, i det andra fallet maximerar man tillskottet av genetisk variation.

Försök till beskrivning av de olika åtgärdernas genomförande, med beaktande av praktisk/tekniska, etiska, medicinska, juridiska, och finansiella aspekter.

Här anges även hur resp. åtgärder följs upp, och kostnader för detta.

Avvakta naturlig invandring utan vidare åtgärder än de som redan vidtagits

Här behöver alltså inga ytterligare åtgärder vidtagas. Inga ytterligare kostnader utöver dem som finns idag tillkommer.

Skapa korridor för spridning

Här behöver först definieras hur bred den påtänkta korridoren ska vara. Vi föreställer oss att den behöver vara minst 5 mil och förmodligen något mer. Man måste också upprätta en plan för hur många fasta revir som ska tillåtas i korridoren. Dessa revir kommer att fungera som s.k. ”stepping stones” för genflödet från öst till den skandinaviska vargpopulationen.

Problemet här är att åstadkomma en fullgott skydd för vargar i korridoren. Eftersom det är renskötseln som kommer att drabbas av de största problemen med denna åtgärd måste någon form av överenskommelse träffas med denna. Förmodligen behöver den innefatta hjälp med att flytta vinterhjordar till säkra områden, kanske med extra stödutfodring, möjligen också garantier att vargar i övriga renskötselområdet omgående flyttas eller avlivas.

Alla vargar som kommer in i korridoren bör radiomärkas. De bör bevakas och dessutom ger detta möjlighet att i tid varna renskötare, och möjligen även påverka vargens rörelser, eller flytta renar, så att konfrontation med ren undviks. Man kanske också ska överväga om kompensation för skador ska vara högre här än i resten av renskötselområdet.

Åtgärden har inga speciella etiska, juridiska eller medicinska konsekvenser. Den ligger inom det beslut Riksdagen tog 2001.

Kostnaderna är svåra att beräkna, men kommer säkerligen att ligga på minst 4- 5 miljoner per år utöver dagens rovdjursbudget i renskötselområdet

Åstadkomma en kontinuerlig fennoskandisk population

Detta är en utvidgning av föregående åtgärd, där man är mer generös med tillåtande av fasta etableringar av varg i korridoren. Det är en åtgärd på ganska lång sikt. Även med ett fullgott skydd för varg i korridoren, kommer det förmodligen att ta minst ett par decennier innan man har vad man kan kalla en kontinuerlig kontakt mellan den finska och den skandinaviska vargpopulationerna. Det förutsätter också en expansion västerut i Finland vilket kommer att kräva viss etablering av varg även i det finska renskötselområdet.

Åtgärden skulle möjligen innebära att en stor del av renskötselns vinterbetesmarker ej kan användas som sådana. Till detta kommer problemet med att ett antal ynglande vargrevir längs norrlandskusten medför ett stort och konstant inflöde av ungvargar in i resten av rensbeteslandet,

som nämnts ovan. Detta kommer att dra stora kostnader, och sannolikt skapa stor irritation för renskötseln.

På grund av de stora problem denna åtgärd kommer att skapa för både den svenska och den finska renskötseln får den betraktas som den mest utopiska av de åtgärder som listas här.

Åtgärden kräver en ändring av det Riksdagsbeslut som nu gäller. Däremot har den inga etiska eller veterinärmedicinska konsekvenser eftersom den inte innebär några manipulationer av vargar. Möjligen kan renskötseln anlägga etiska synpunkter på predationen på ren.

Kostnaderna är mycket svåra att beräkna men kommer med stor säkerhet att ligga på minst 10 miljoner kronor per år allt framgent.

Flyttning av vargar som kommit in i landet men ej fått kontakt med den ynglande populationen

Detta är förmodligen den minst kontroversiella typen av förflyttning av varg. Den innefattar inga stora tekniska svårigheter. Vi har stor erfarenhet av att söva varg, och har gjort det även i Norrland. Transporten söderut skulle kunna utföras antingen per lastbil eller flyg. Lastbil är enklast och förmodligen billigast, men tar längre tid. Vargen (vargarna) skulle behöva ges dämpande medicinering inför transporten. Släppområden måste nog utväljas. Lokalbefolkningen måste informeras väl. Eftersom förmodligen det i de flesta fall blir fråga om en hane vore det lämpligast att släppa den i en ensam tiks revir. Omdelbart släpp efter transporten ("hard release") är enklast. Sätter man in vargen i ett anpassningshägn ökar chansen att den stannar i avsett område, men det drar med sig extra kostnader, inte minst för bevakning dygnet runt.

Det vore förmodligen säkrast att screena aktuella vargar för tänkbara sjukdomar, främst rabies som vi anser man absolut måste försäkra sig mot. Avmaskning bör ta bort risken för spridning av den fruktade dvärgbandmasken, och pudring av djuren mot ektoparasiter är också att rekommendera. Eventuellt kan vissa vaccineringsprogram bli aktuella. Detta måste undersökas med veterinärmedicinsk expertis. Screening och medicinering kan ta uppemot en vecka, så det kan bli nödvändigt att hålla aktuella djur i fångenskap en tid före utsläpper. Ett hägn på släppplatsen har fördelen att det är större chans att djuret stannar just där, men är förmodligen mer kontroversiellt än att hålla djuret på stall eller liknande i närheten av fångstplatsen.

Även om denna åtgärd är mindre kontroversiell än införandet av varg från annat land, måste den ändå förankras mycket väl, både hos befolkningen i stort, men speciellt hos lokalbefolkningen i det avsedda släppområdet. Berörda intressegrupper såsom markägare, djurhållare och jägare måste involveras i processen.

De juridiska aspekterna av denna åtgärd måste ses över och nödvändiga tillstånd inhämtas. Åtgärden torde inte ha några etiska aspekter utöver de som gäller vid t.ex. SKANDULVs ordinarie märkningsverksamhet. Tillstånd från djuretisk nämnd behövs inte eftersom det inte är fråga om forskning.

Kostnaderna inkluderar fångst och sövning, transporter, och eventuell hållning. Om man tar en varg i taget ligger fångstkostnaden på c:a 200.000 SEK. Förmodligen ligger transportkostnaden

på runt 100.000. Sen tillkommer diverse arvoden till olika personal och veterinärkostnader, transportbur, ev hägn eller stallkostnader på djurpark el liknande, c:a 150.000. vilket torde ge en totalkostnad på minst 450.000 för ett djur. Om man tar flera djur samtidigt kan kostnaderna per djur reduceras, oklart dock med hur mycket.

Inflyttning av vargar från utländsk källpopulation

Detta är en mycket kontroversiell åtgärd som kräver mycket noga förberedelser och förankring. Tekniskt är den inte mycket mer komplicerad än flyttning inom landet, utom att det är blir fråga om längre avstånd, och involverar minst ett främmande land. Detta innebär särskilda svårigheter med tillstånd och andra juridiska aspekter, inklusive behövlig anpassning av svensk lagstiftning.

Med erfarenhet från framförallt USA bör man tänka på följande punkter:

- Beslutet kan endast fattas på politisk nivå (regeringen), och ansvaret ska ligga hos beslutande politiker
- Norska myndigheter måste vara fullt informerade och helst delaktiga
- Definiera noggrant en eller flera konkreta målsättningar med åtgärden och formulera kriterier för dem som är utvärderingsbara.
- Avsätt tillräckliga finansiella resurser, som även ska innefatta kostnader för uppföljning under tillräcklig tid för att förklara åtgärden framgångsrik (förmodligen uppemot 10 år,)
- Förbered och förankra beslutet både nationellt och lokalt på de tilltänkta utsläppsområdena, och involvera berörda intressegrupper i beslutet och processen.
- När det politiska beslutet väl är taget, utse en rådgivande grupp med representanter från myndigheter, forskning och berörda intressegrupper.
- Utse en liten operativ ledningsgrupp, med en projektledare.
- Undersöka de juridiska aspekterna noga.
- Besluta var vargarna ska hämtas
- Endast använda viltfångade vargar.
- Besluta om man ska flytta vuxna vargar eller små valpar från lya till lya
- Överväga noggrant var de nya vargarna ska släppas.
- Förbereda varje fas i operationen mycket noga och upprätta ett protokoll för operationens samtliga delåtgärder.
- Ett eller ett par stora utsläpp tidigt, än många små spridda i tiden, är förmodligen effektivare, både ur genetisk, och finansiell synpunkt.
- Dokumentera noga alla delar av processen.

När beslut väl är fattat på politisk nivå att vargar ska inplanteras, syfte med operationen och antal djur som ska tas in är avgjort och en ledningsgrupp och projekt ledare utsetts, överläts vidare ansvar till den utsedda ledningsgruppen. Det är lämpligast att denna, som ska innehålla nödvändig biologisk, samhällsvetenskaplig och juridisk expertis beslutar var vargarna ska hämtas och vilken typ av vargar som kan bli aktuella. Sedan vidtar kontakter med berört lands myndigheter och experter, och nödiga juridiska åtgärder vidtas.

Själva fångsten blir av samma svårighetsgrad som inom landet. Hur fångsten ska arrangeras får överenskommas med aktuellt land. Fångsten ska ske med metod som kan välja ut rätt djur

(årsvalpar sent på vintern eller ungdjur på vandring). I det här fallet blir det definitivt aktuellt med att hålla djuren stallade under en tid medan de screenas för sjukdomar och behandlas medicinskt. Transport till Sverige bör ske med flyg + lastbil. Vi rekommenderar att samtliga släppta djur förses med GPS-GSM-sändare, vilket underlättar uppföljningen av åtgärden. Urval av släppområden är en grannliga uppgift. Direktsläpp efter transport är lämpligast med tanke på kostnader och bevakningsproblem. Den lokala förankringen är oerhört viktig. Mediakontakter måste förberedas.

Eftersom vargar, liksom de flesta rovdjur, accepterar främmande avkommor om de tillförs den egna kullen i späd ålder (förmodligen saknar de förmåga att skilja egna valpar från andras de första veckorna efter födseln), är det möjligt att i stället för vuxna vargar flytta in små valpar, som man placerar i befintliga kullar i mottagarpopulationen. En stor fördel med denna metod är att de nya individerna så att säga automatiskt blir integrerade i den nya populationen. För att undvika att mottagarpopulationen blir en ”genetisk sink” kan man rentav göra en ”korsadoption”, dvs man byter valpar mellan de två populationerna.

Rent tekniskt är detta något enklare än att flytta vuxna vargar. Åtgärden innebär ingen sövning av vargar i samband med ingreppet, valparna kan infångas och hanteras utan sövning. Däremot förutsätter åtgärden att det finns radiomärkta vuxna ynglande vargar, så att man kan finna aktiva lyor både hos givar- och mottagarpopulationerna. Om man inte kan utnyttja vargar som redan innan märkts av andra skäl, t.e.x forskning, tillkommer dock sövning av vuxna vargar som en förberedelse för denna åtgärd. Förmodligen är valparnas upplevelser av åtgärden betydligt mindre påfrestande än motsvarande för vuxna vargar. Om man anser det önskvärt att förse valparna med sändare blir dock sövning nödvändig, eftersom den enda sändartyp som kan användas på valpar är små sändare som opereras in i bukhålan.

Det största tekniska problemet med flyttning av valpar är att man har en mycket begränsad tid till sitt förfogande. Man kan hålla valparna kanske högst ett dygn. Detta problem blir ännu större om man ska göra en korsadoption. Detta innebär att man inte hinner screena valparna för sjukdomar innan de släpps. Problemet kan möjligen lösas genom vaccinationer, men behöver utredas närmare av veterinärmedicinsk expertis.

De etiska aspekterna av inflyttning av vargar från utlandet är något mer komplicerade än vid en flyttning inom landet. Eftersom vargarna skulle tvingas till en längre period i fångenskap (gäller ej flyttning av valpar), kanske upp till 2 veckor, finns en djurskyddsaspekt här som måste beaktas. Det finns säkert grupper som anser att åtgärden är oacceptabel ur djurskyddssynpunkt. Därtill kan komma etisk/filosofiska invändningar mot så här djupa ingrepp i de naturliga processerna. Dessa gäller i princip även flyttning inom landet. Ett argument för att ändå acceptera ingreppet är att man korrigerar för en onaturlig process (legal och illegal avlivning av vargar som på egen hand försöker ta sig ned till den skandinaviska populationen) genom en annan (artificiell flyttning).

Kostnaderna för en sådan här operation är svåra att uppskatta, men gissningsvis skulle en flyttning av exempelvis fem vuxna vargar vid ett tillfälle kosta minst ett par miljoner SEK. Flyttning av valpar är avsevärt billigare, förmodligen mindre än hälften. Till detta kommer kostnader för uppföljning och dokumentation av effekterna, vilket inkluderar ett relativt stort antal DNA-analyser under 5 - 10 år efter åtgärden, med en extra kostnad (utöver de analyser som görs rutinmässigt) på c:a 1-2 miljoner/år.

Inseminering av svenska varghonor med sperma från finska eller ryska vargar

Tekniken för denna åtgärd finns, men det saknas erfarenheter för åtgärden på vilda rovdjur. Som redan nämnts är detta i princip en mycket elegant metod för att säkra integrationen av nytt genetiskt material i populationen. Men ur djurskyddsmässig/etisk synpunkt är detta den sämsta metoden. Man behöver söva vilda hanvargar ur givarpopulationen och ta sperma, vilket inte är en helt enkel metod. SKANDULV har vid ett enda tillfälle sökt ta spermaprov från en vild varghane vilket väckte en våldsam mediastorm i Norge. Sedan måste de utsedda tikarna i mottagarpopulationen sövas och hållas i fångenskap under en relativt lång tid. Det är svårt att i fält bestämma exakt när brunsten inträffar för en vild vargtik, därför bör hon fångas in i god tid före brunsten. Man måste ju också försäkra sig om att honan inte redan blivit befruktad av sin egen hane innan ingreppet. Själva inseminationen måste också utföras under sövning. Eftersom det kan bli svårt att avgöra exakt rätt tidpunkt för tikens mottaglighet kan det rentav bli fråga om flera sövningar under denna period. Sen vet vi inte vilka konsekvenser en lång skilsmässa mellan parterna, under en känslig period av året, kan komma att ha för återetableringen av parbanden efter det tiken släppts igen. Hunddjur har en lång brunst, så det kan bli fråga om en månads skilsmässa.

Med tanke på bristen på praktisk erfarenhet av denna åtgärd, och de stora djurskyddsmässiga och etiska problem som denna metod för genetisk förstärkning innebär, anser vi att detta är den sämsta av de metoder vi har till buds.

Kostnaderna för denna metod är mycket svåra att avgöra, det finns för många oprövade moment i den, men det är rimligt att antaga att de blir minst lika höga som för flyttning av vuxna vargar.

Litteratur

- Aronson, Å., Wabakken, P., Sand, H., Steinset, O.K. & Kojola, I. 1999. Varg i Skandinavien: statusrapport för vintern 1998-99.- Høgskolen i Hedmark, Rapport nr. 18 – 1999 (45 sidor).
- Aspi J, Roininen E, Kiskilää J, Ruokonen M, , Kojola I, Bljudnik, L. 2008. Genetic structure of the northwestern Russian wolf populations and gene flow between Russia and Finland. *Censerv. Genet.* DOI 10.1007/s10592-008-9642-x.
- Aspi J, Roininen E, Ruokonen M, Kojola I, Vila, C. 2006. Genetic diversity, population structure, effective population size, and demographic history of the Finnish wolf population. *Mol Ecol* 15:1561–1576.
- Beier P, MR Vaughan, MJ Conroy and H Quigley 2003. An Analysis of Scientific Literature Related to the Florida Panther – Final report. Bureau of Wildlife Diversity Conservation, Florida Fish and Wildlife Conservation Commission, 620 South Meridian Street, Tallahassee, FL 32399-1600

- Breitenmoser U, C Breitenmoser-Wursten, LN Carbyn and SM Funk 2001. Assessment of carnivore reintroductions. In: Carnivore Conservation (ed. JL Gittleman, M Funk, D MacDonald and RK Wayne), pp: 241-281, Cambridge University Press.
- Fischer, H. 1995. Wolf wars. Falcon Publ. Inc., Helena, Montana (182 pp).
- Fritts SH, Bangs EE, Fontaine JA, Johnson JR, Phillips MK, Koch ED and JR Gunson 1997. Planning and implementing re-introduction of wolves into Yellowstone National Park and Central Idaho. *Restoration Ecology* 1:7-27.
- Fuller % Mech 2003
- Hedrick, P.W. 1995. Gene flow and genetic restoration: the Florida Panther as a case study. *Conserv. Biol.* 9: 996-1007.
- Interagency Field Team 2003. Mexican Wolf Blue Range Reintroduction Project 5-Year. Review: Arizona Game and Fish Department, New Mexico Department of Game and Fish U.S.D.A. – APHIS, Wildlife Services, U.S.D.A. Forest Service, U.S. Fish and Wildlife Service, White Mountain Apache Tribe.
- Liberg, O., S. Bensch, H. Sand, P. Wabakken, D. Sejberg och H-C. Pedersen. 2004. Släktskap och inavel i den skandinaviska vargstammen. I Jansson, G och Seiler C. (red.) *Skogsvilt* 3. Almqvist & Wiksell, pp 76 - 86.
- Liberg, O, Andrén, H, Pedersen, C-H, Sand, H, Sejberg, D, Wabakken, P, Åkesson, M. & Bensch, S. 2005. Severe inbreeding depression in a wild wolf *Canis lupus* population. *Biology Letters* 1: 17-20.
- Liberg, O., Sand, H., Wabakken, P & Pedersen, H.C. 2008. Dödlighet och illegal jakt i den skandinaviska vargstammen. Rapport från Grimsö forskningsstation och Viltskadecenter. 42 sidor.
- Madsen, T., Shine, R., Olsson, M. and Witzell, H. 1999. Restoration of an inbred adder population. *Nature* 402: 34-35.
- Maehr, D. S., and G. B. Caddick. 1995. Demographics and genetic introgression in the Florida Panther. *Conservation Biology* 9:1295–1298.
- Maehr, D.S., Crowley, P., Cox, J.J., Lacki, M.J., Larkin, J.L., Hoctor, T.S., Harris, L.D. & Hall, P.M. (2006). Of cats and Haruspices: genetic intervention in the Florida panther. Response to Pimm et al. (2006). *Anim. Conserv.* 9: 127-132.
- Maehr, D.S. & Lacy, R.C. (2002). Avoiding the lurking pitfalls in Florida panther recovery. *Wild. Soc. Bull.* 30, 971–978.

- Nowak, R.M. 2003. Wolf evolution and taxonomy. In *Wolves: behaviour, ecology and conservation* (ed. L. D. Mech & L. Boitani), pp. 239–258. Chicago, IL: The University of Chicago Press.
- Pilot M, Jedrzejewski W, Branicki W, Sidorovich VE, Jedrzejewska B, Stachura K et al (2007) Ecological factors influence population genetic structure of European grey wolves. *Mol Ecol* 15:4533–4553.
- Phillips MK, Henry VG and BT Kelly 2003. Restoration of the red wolf. In *Wolves: behaviour, ecology and conservation* (ed. L. D. Mech & L. Boitani), pp. 104–130. Chicago, IL: The University of Chicago Press.
- Pimm SL, L Dollar & OL Bass Jr 2006. The genetic rescue of the Florida panther. *Animal Conservation* 9: 115–122.
- Roelke, M. E., J. S. Martenson, and S. J. O'Brien. 1993a. The consequences of demographic reduction and genetic depletion in the endangered Florida panther. *Current Biology* 3:340–350.
- Räikkönen J, Bignert A, Mortensen P, Fernholm, B. 2006. Congenital defects in a highly inbred wild wolf population (*Canis lupus*). *Mamm. Biol.* 71: 65-73.
- Sand m.fl. 2007
- Seal, U. S. 1994. A plan for genetic restoration and management of the Florida panther (*Felis concolor coryi*). Conservation Breeding Specialist Group, Apple Valley, Minnesota, USA. 24pp
- Smith, D. 2005. Ten years of Yellowstone wolves. 2005. *Yellowstone Science* 13: 7-34.
- Trinkel M, N Ferguson, A Reid, C Reid, M Somers, L Turelli, J Graf, M Szykman, D. Cooper, P Haverman, G Kastberger, C Packer & R Slotow. 2008. Translocating lions into an inbred lion population in the Hluhluwe-iMfolozi Park, South Africa. *Animal Conservation* 11: 138–143.
- US Fish & Wildlife Service. 1987. Florida panther (*Felis concolor coryi*) recovery plan. Prepared by Florida Panther Interagency Committee for the US Fish and Wildlife Service, Atlanta, GA.
- Wabakken, P., Aronson, Å., Strømseth, T.H., Sand, H. & Kojola, I. 2008. Ulv i Skandinavia. Statusrapport for vinteren 2007-2008. Høgskolen i Hedmark, Viltskadecenter, Grimsö forskningsstation, Vilt- og fiskeriforskningen, Oulu. Høgskolen i Hedmark Oppdragsrapport 6-2008 (54 sider).
- Westemeier, R.L., Brawn, J.D., Simpson, S.A., Esker, T.L., Jansen, R.W., Walk, J.W., Kershner, E.L., Bouzat, J.L. & Paige, K.N. (1998). Tracking the long-term decline and recovery of an isolated population. *Science* 282: 1695–1698.

Bilaga 2.

Analys av den genetiska populationsstrukturen i Skandinavien, Finland och Ryssland.

Leverantör 4: Mikael Åkesson och Staffan Bensch, Ekologiska institutionen, Lunds Universitet, 223 62 Lund.

epost: mikael.akesson@zoekol.lu.se; staffan.bensch@zoekol.lu.se

Metoder

Inriktningen med denna analys är att beskriva den genetiska populationsstrukturen bland vargar i Skandinavien, Finland och karelska delen av Ryssland samt uppskatta varifrån de vargar som immigrerat till Skandinavien härstammar. Detta kan användas som underlag för uppskattningen av vilken förväntad genetisk inverkan en given immigrationstakt kommer att ha på den genetiska variationen i den skandinaviska vargstammen.

Sedan 1977 har vi DNA-prover från totalt tio vargar (sju från vävnadsprov och tre från spillningsprov) som på egen hand tagit sig till Skandinavien från den finsk-ryska vargpopulationen. För att analysera den genetiska populationsstrukturen samt den genetiska härkomsten av de immigrerande vargarna använde vi oss av vävnadsprov från 191 skandinaviska, 64 finska och 24 ryska (karelska) vargar. De finska och karelska vargarna insamlades mellan åren 1995 och 2000 medan de skandinaviska vargarna utgörs av individer som samplats mellan åren 1985 och 2008.

Den genetiska variationen uppskattades från 28 autosomala mikrosatelliter (Liberg m. fl. 2005; Bensch m. fl. 2006). Vi uppskattade antal alleler, observerad och förväntad heterozygoti och inavelskoefficienter f inom de skandinaviska, finska och karelska populationerna, samt den genetiska differentieringen F_{ST} mellan populationerna med programmet FSTAT (Goudet 2001). F_{ST} , här markerat med θ (Weir and Cockerham 1984), varierar mellan noll och ett, där ett innebär att populationerna är totalt isolerade från varandra och noll innebär total panmixi. Statistisk test av f och θ skedde genom randomisering av data i FSTAT. Vi testade även f för varje markör för att analysera förekomsten av nollalleler, vilket indikeras med en högre observerad frekvens av homozygoter än förväntat givet Hardy-Weinberg-jämvikt.

För att uppskatta hur många genetiska subpopulationer som finns bland de finsk-karelska vargarna (inkluderat immigranterna till Skandinavien) använde vi oss av en genetisk Bayesiansk "clustering"-metod (Pritchard et al. 2000) och som grupperar genotyper i ett givet antal (K) subpopulationer, vilka visar minst avvikelse från Hardy-Weinberg-jämvikt och kopplingsjämvikt. Vi utförde tio oberoende körningar (10.000 inkörningsiterationer följt av 100.000 iterationer som parametrarna baseras på) i STRUCTURE ver. 2.2 för varje K mellan 1 och 3. Vi presenterar medelvärdet av parametrarna för körningarna av varje K .

Resultat

Vi fann att 3 loci sannolikt var behäftade med nollalleler varför informationen från dessa uteslöts i nedanstående analyser som därför grundar sig på 25 markörer.

Tabell 1. Genetisk diversitet (heterozygoti) och antal alleler (angivet inom parantes) bland vargar som levde i Skandinavien 1995 till 2000 (N=75), 2001 till 2008 (N=144) samt 1985 till 2008, Finland 1995-2000 (N=64) och Karelen 1995-2000 (N=24).

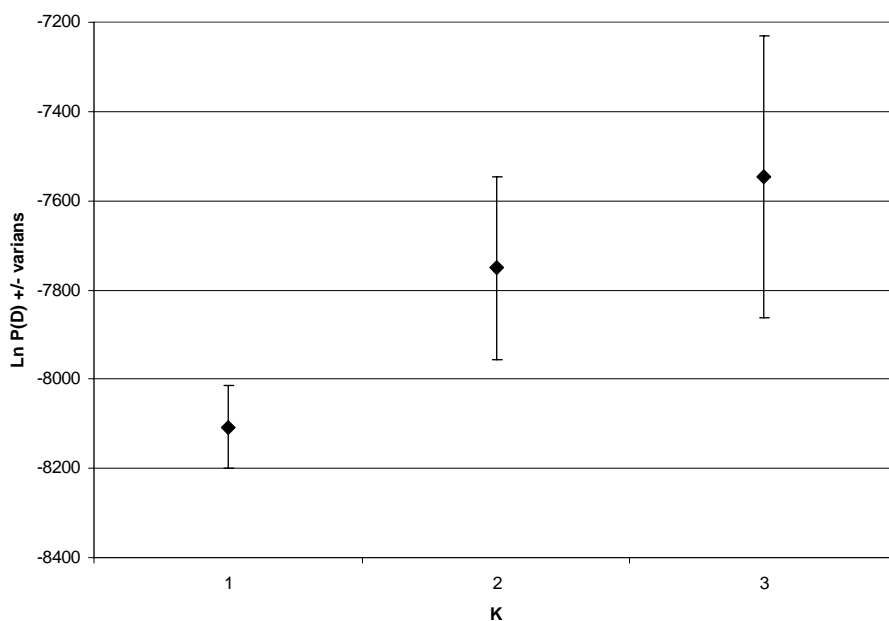
Markör	Skandinavien (1995-2000)	Skandinavien (2001-2008)	Skandinavien (1985-2008)	Finland (1995-2000)	Karelen (1995-2000)
20	0,649 (3)	0,622 (3)	0,628 (3)	0,738 (7)	0,806 (8)
123	0,534 (3)	0,514 (3)	0,531 (3)	0,659 (6)	0,74 (6)
173	0,388 (3)	0,341 (3)	0,36 (3)	0,611 (8)	0,684 (5)
204	0,638 (3)	0,651 (3)	0,652 (3)	0,669 (3)	0,715 (6)
225	0,504 (3)	0,525 (4)	0,516 (4)	0,668 (3)	0,616 (4)
250	0,676 (4)	0,687 (4)	0,687 (4)	0,754 (5)	0,725 (6)
2001	0,348 (5)	0,288 (5)	0,356 (5)	0,673 (6)	0,764 (6)
2010	0,654 (3)	0,668 (3)	0,672 (4)	0,673 (5)	0,587 (5)
2054	0,638 (3)	0,662 (4)	0,665 (4)	0,69 (6)	0,726 (6)
2088	0,659 (3)	0,645 (3)	0,66 (4)	0,71 (8)	0,857 (8)
2137	0,801 (5)	0,785 (6)	0,792 (6)	0,871 (12)	0,861 (9)
2140	0,436 (4)	0,453 (4)	0,509 (4)	0,781 (11)	0,874 (11)
2168	0,586 (3)	0,616 (4)	0,612 (6)	0,871 (10)	0,848 (12)
2201	0,629 (4)	0,661 (4)	0,656 (4)	0,88 (17)	0,919 (14)
AHT002	0,74 (4)	0,736 (4)	0,735 (4)	0,757 (7)	0,817 (8)
AHT004	0,526 (3)	0,543 (3)	0,549 (3)	0,668 (4)	0,698 (4)
AHT101	0,533 (3)	0,521 (3)	0,544 (4)	0,837 (9)	0,898 (10)
vWF	0,784 (6)	0,741 (7)	0,745 (7)	0,764 (8)	0,803 (8)
AHT124	0,5 (2)	0,5 (2)	0,498 (2)	0,016 (2)	0,042 (2)
AHT133	0,013 (2)	0,048 (2)	0,057 (3)	0,634 (4)	0,659 (4)
AHT138	0,434 (4)	0,538 (4)	0,546 (4)	0,79 (6)	0,856 (8)
AHT119	0,374 (3)	0,478 (5)	0,452 (5)	0,562 (8)	0,79 (8)
AHT121	0,773 (5)	0,77 (6)	0,777 (6)	0,809 (10)	0,859 (11)
AHT103	0,583 (4)	0,577 (4)	0,59 (4)	0,829 (7)	0,818 (7)
AHT125	0,552 (3)	0,585 (3)	0,578 (3)	0,807 (8)	0,8 (8)

Den skandinaviska populationen har med en medelheterozygoti på $0,57 (\pm 0,16)$ standardavvikelser) en generellt sett lägre genetisk diversitet än den finska ($0,71 \pm 0,17$) och karelska ($0,75 \pm 0,17$) populationen. Likaså visade den skandinaviska vargpopulationen på färre antal alleler ($4,1 \pm 1,2$ standardavvikelser) än både den finska ($7,2 \pm 3,3$) och karelska ($7,4 \pm 2,8$). Trots den ökande inaveln visar den skandinaviska vargpopulationen endast en svag nedgång i genetisk diversitet (Bensch m. fl. 2006; Tabell 1). Uppskattningen av f visar att den skandinaviska populationen har ett signifikant överskott av heterozygota genotyper ($f=-0,048$). Detta är i linje med den positiva selektion för heterozygoti som observerats i populationen (Bensch m. fl. 2006). Till skillnad från den skandinaviska populationen fanns ett underskott av heterozygoter i både Finland ($f=0,039$) och Karelen ($f=0,015$) även om de inte är statistiskt signifikanta.

Tabell 2. Genetisk differentiering (θ) mellan Skandinaviska (1985-2008 över diagonalen och 2001-2008 under diagonalen), finska och karelska vargar. Alla uppskattningar är statistiskt signifikanta.

	Skandinavien	Finland	Karelen
Skandinavien	-	0,184	0,151
Finland	0,187	-	0,033
Karelen	0,157	0,033	-

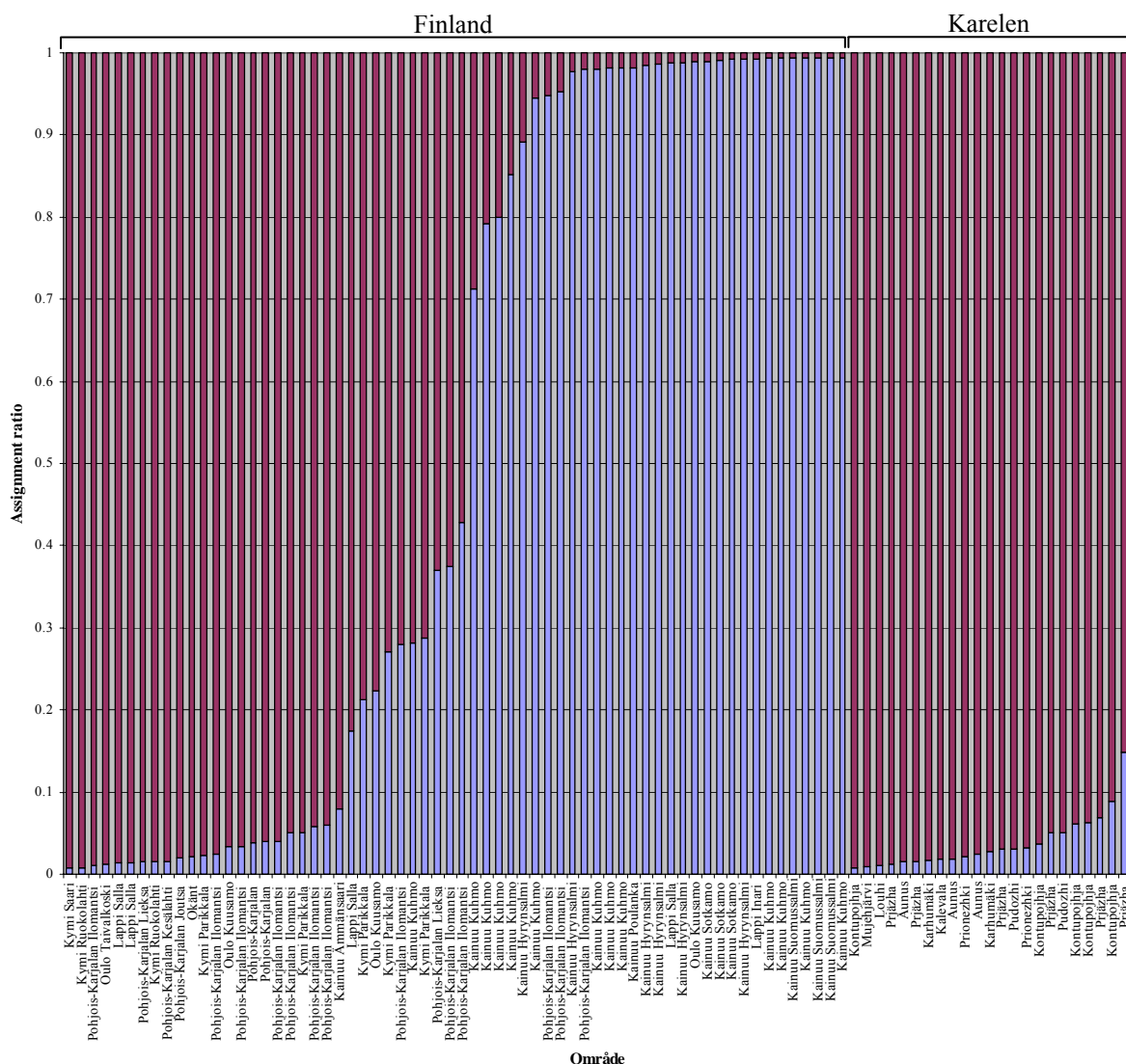
Den genetiska differentieringen mellan den skandinaviska och finska populationen uppskattades till $\theta = 0,184$ (Tabell 2) vilket inte skiljer sig mycket från uppskattningen på 0,177 som tidigare publicerats (Seddon et al. 2006). Differentieringen mellan den skandinaviska och karelska var jämförbar ($\theta = 0,151$) vilket är förväntat från den låga differentieringen mellan Finland och Karelen ($\theta = 0,033$). Notera att vår uppskattning av differentieringen mellan Finland och Karelen är mycket lägre den uppskattad av Aspi m. fl. ($\theta = 0,51$, submitterat manuscript).



Figur 1. Sannoliketen ($\ln P(D)$) för tre modeller med olika antal antagna subpopulationer ($K=1-3$) från en Bayesiansk "clustering"-analys av prover tagna från finska och karelska vargar. Uppskattningen baseras på tio oberoende analyser för varje modell gjorda i STRUCTURE 2.2.

Med den Bayesianska "clustering-metoden" fann vi att det mest sannolika antalet subpopulationer bland de finsk-ryska vargarna var $K=2$ (Figur 1). Denna slutsats dras utifrån den marginella skillnaden i $\ln P(D)$ mellan $K=2$ och $K=3$ samt den högre variansen bland iterationerna i den senare modellen. Vid antagandet att $K=2$ framgår att de karelska vargarna utgör en genetiskt homogen grupp (Figur 2) medan hälften av de finska vargarna grupperar med de karelska och den andra hälften utgör en egen grupp. Den största delen av de finska vargar som grupperar med de karelska har provtagits i södra Finland (22 vargar från P-Karjala och Kymi) samt norra gränsområdena till Ryssland. De finska vargar som inte grupperar med de karelska har istället ett

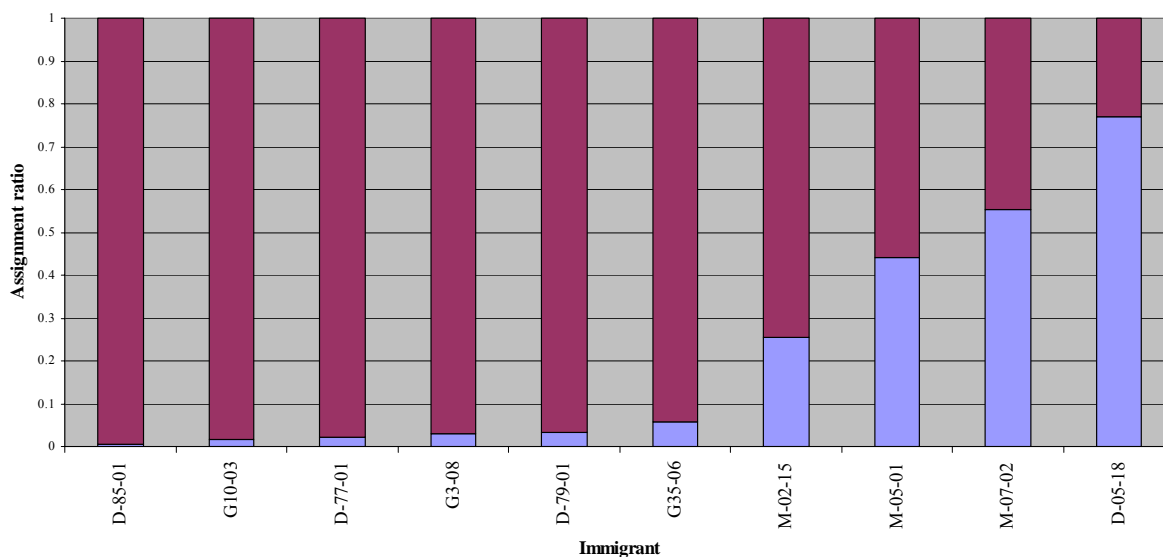
ursprung i centrala Finland. Detta skiljer sig från vad som tidigare observerats med delvis samma prover av Aspi m. fl. (submitterat manus), där mindre än en procent av de finska vargarna grupperade med de karelska vargarna. Notera dock att våra undersökningar skiljer sig avsevärt i vilka markörer som använts.



Figur 2. Genetisk gruppering av finska och ryska vargar med hjälp av programmet STRUCTURE 2.2. Staplarna visar hur stor andel av iterationerna som varje individ grupperar med endera av de två identifierade populationerna (blå och lila) . Uppskattningen baseras på tio oberoende analyser för varje modell.

Totalt har vi DNA-prov från tio vargar som tagit sig över till Skandinavien från öst. Bland dessa finns honan (D-85-01) som antas ha grundat populationen samt Pessinki-vargen (G35-06), som gick in i den skandinaviska avlande vargpopulationen för första gången år 2008. Då genotyperna från immigranterna inkluderades i den Bayesianska clustering-modellen fann vi att sju av

immigranterna tydligt grupperar med de ”finsk-karelska” vargarna medan en grupperar med ”central-finska” vargar, och två är intermediära.



Figur 3. Assignment ratio (se Figur 1) som de finsk-ryska vargar som immigrerat till Skandinavien mellan 1977 och 2008 grupperar med endera populationen under antagandet att $K=2$. Den lila populationen är den finsk/karelska, medan den blå är den centralfinska (se figur 2).

Referenser

Bensch, S., Andrén, H., Hansson, B., Pedersen, H. C., Sand, H., Sejberg, D., Wabakken, P., Åkesson, M. and Liberg, O. 2006. Selection for heterozygosity gives hope to a wild population of inbred wolves. - PLoS ONE 1: e72.

Goudet, J. FSTAT: A program to estimate and estimate gene diversities and fixation indices (version 2.9.3). 2001.

Ref Type: Unpublished Work

Liberg, O., Andrén, H., Pedersen, H. C., Sand, H., Sejberg, D., Wabakken, P., Åkesson, M. and Bensch, S. 2005. Severe inbreeding depression in a wild wolf (*Canis lupus*) population. - Biology Letters 1: 17-20.

Pritchard, J. K., Stephens, M. and Donnelly, P. 2000. Inference of Population Structure Using Multilocus Genotype Data. - Genetics 155: 945-959.

Seddon, J., Sundqvist, A., Bjornerfeldt, S. and Ellegren, H. 2006. Genetic identification of immigrants to the Scandinavian wolf population. - Conservation Genetics 7: 225-230.

Weir, B. S. and Cockerham, C. C. 1984. Estimating F-statistics for the analysis of population structure. - Evolution 38: 1358-1370.

Bilaga 3.

Modellering av den skandinaviska vargpopulationens tillväxt och inavelsnivå

Leverantör 2: Pär Forslund, Institutionen för ekologi, SLU, Box 7044, 750 07 Uppsala.
epost: Par.Forslund@nvb.slu.se

Uppdrag

Leverantör 2

- ska genomföra en sårbarhetsanalys baserad på SKANDULV-data samt genomföra simuleringar av effekterna av olika invandrings-/inplanteringsscenarier på den skandinaviska populationens genetiska situation och utdöenderisk med hänsyn på resultatspecifikation angiven ovan.
Sårbarhetsanalysmodellen bör om möjligt valideras i jämförelse med tidigare publicerad VORTEX-modell i samarbete med övriga leverantörer.

Leverantör 2 ska kommunicera med övriga leverantörer angående inputdata i modellen samt med Leverantör 3 angående analysresultat.

Analys

De frågor analysen inriktades på var följande:

1. Vilken utveckling av vargpopulationen kan förväntas med avseende på antal, inavelsnivå och utdöenderisk under olika nivåer på
 - a. beskattning
 - b. invandring
 - c. maximal populationsstorlek
2. Vilken effekt kan man förvänta sig på inavelsnivån av inflyttning av obesläktade vargar från en finsk/rysk population?
3. Hur stor är den effektiva populationsstorleken?

Analysen riktade därmed in sig på att undersöka populationseffekter dels av beslut rörande beskattning och populationsstorlek, dels av möjliga aktiva åtgärder som syftar till att förbättra den genetiska situationen och som diskuteras mer ingående på annat ställe i denna rapport.

Analysen gjordes med hjälp av en populationsmodell som bygger på verkliga demografiska parametrar hämtade från den skandinaviska vargpopulationen. Ett antal olika scenarier simulerades med olika antagna värden för de olika faktorer som antas påverka populationsutvecklingen och inavelsnivån. Tabell 1 redovisar dessa olika värden. I konstruktionen av scenarier kombinerades de olika värdena på olika sätt, vilket gjorde att eventuella samspel mellan faktorerna kunde undersökas. De värden som valdes för de olika faktorerna anknyter till observerade, på annat sätt realistiska värden eller värden som är intressanta ur en förvaltningsmässig eller biologisk aspekt. Följande resonemang har legat bakom de valda värdena.

Beskattning. Beskattning i tabell 1 är definierad som proportionell beskattning av populationen då den befinner sig under den maximala populationsstorleken (se nedan). Då populationen överskrider den maximala storleken träder i stället tröskeljakt in, vilket innebär att populationen beskattas ner till det fastställda populationstaket. All beskattning sker genom att ta bort slumpmässigt utvalda individer i simuleringen.

Beskattningsnivåerna avser beskattning utöver den observerade mortalitet som beror på naturliga orsaker och illegal jakt. Således motsvarar 5%-nivån den mortalitet som populationen hittills haft då den legala skyddsjakten varit c. 5% (Liberg et al. 2008). Mindre eller högre beskattningsnivåer avser mindre eller högre jakttryck än det nuvarande, och kan betraktas som en tänkbar ökning eller minskning av såväl legal som illegal jakt.

Naturlig invandring. Med invandrare avses genetiskt effektiva invandrare, vilket innebär att de i modellen invandrande individerna går in i aveln direkt. Vidare uttrycks invandringshastigheten i antal invandrare/år vilket skiljer sig från de analyser som utförts av Ryman & Laikre i denna rapport, där definitionen är antal invandrare/generation. Då generationstiden för varg är c. 5 år, kan detta värde användas för en omskalning av mina värden vid jämförelser med de analyser som utförts av Ryman & Laikre.

De undersökta värdena för invandring har baserats på flera olika resonemang. Nivån 0 invandrare/år grundar sig på synsättet att populationen startat med tre individer, och antagandet att ingen invandring kommer att ske efter detta. Detta var den situation som rådde innan den nya invandraren dök upp i Galvenreviret år 2008. Nivån 0.056 invandrare/år antar att invandringshastigheten i populationen är 1 invandrare på 17 år, d v s den invandringshastigheten som bygger på de två senaste effektiva invandringarna 1991 och 2008. Nivån 0.2 invandrare/år är biologiskt intressant då det resulterar i 1 effektiv invandrare per generation ("the One-Migrant-per-Generation Rule"), vilket är en populationsgenetiskt teoretisk nivå som innebär att den genetiska variationen bibehålls över lång tid, samtidigt som den genetiska differentieringen mellan delpopulationer också bibehålls (Mills & Allendorf 1996). Det senare ger population större möjligheter att lokalt anpassa sig till sin miljö. Nivån 0.5 invandrare per år antar att de 14 kända individer som försökt invandra under perioden 1980-2008 representerar det flöde av invandrare som kommer in från Finland/Ryssland (se dock Leverantör 1, som visar att detta flöde har ökat med tiden). Detta värde på invandringshastigheten antar att dessa vargar blir genetiskt effektiva invandrare. Slutligen har 1 invandrare/år analyserats för att undersöka vad en sådan hög invandringsfrekvens skulle innebära för inavelsnivån.

Inflyttning av obesläktade individer. En aktiv åtgärd som utreds i denna rapport är effekter av att individer, som antas vara obesläktade med individerna i den skandinaviska populationen, flyttas in artificiellt som en aktiv förvaltningsåtgärd. Två olika scenarier för detta har analyserats. Det första antar att 10 individer (5 hanar och 5 honor) flyttas in år 2013 och blir genetiskt effektiva individer. Det andra antar att 10 individer flyttas in som beskrivits ovan, men att ytterligare 6 individer (3 hanar och 3 honor) flyttas in 5 år senare och sedan upprepas detta igen 10 år senare. Totalt flyttas alltså 22 individer in i det andra scenariot. Inflyttningsscenarierna har kombinerats med olika nivåer på naturlig invandring för att undersöka hur mycket invandring som krävs för att bibehålla den inavelsnivå som nås genom inflyttningen.

Maximal populationsstorlek. Med maximal populationsstorlek avses det maximala antal individer populationen tillåts bestå av, d v s ett förvaltningsmål. När populationen i simuleringarna överskrider detta antal sker tröskeljakt (se *Beskattning* ovan). Nivån 150 individer motsvarar

Svenska Jägarförbundets policy, nivån 230 individer motsvarar dagens etappmål (200 svenska vargar och 30 norska vargar), och 400 vargar är en maximal populationsstorlek som antogs för att undersöka hur en större population skulle påverka prediktionerna. Den maximala populationsstorlek som antas i ett scenario bibehålls genom hela den tidsperiod som simulerades (100 år).

Effektiv populationsstorlek (N_e) och kvoten N_e/N (N =total populationsstorlek) beräknades från medelvärden av simulerade värden på inavelskoefficienten F för varje år med start år 20. Anledningen till att $t=20$ år användes som första värde var att F ökade ickelinjärt före denna tidpunkt i modellresultaten. Som beräkningsgrunder användes scenarier utan invandring, en beskattningsnivå på 5% och de maximala populationsstorlekarna 230 och 400. Följande ekvationer användes för beräkning:

$$\Delta F = [(F_t - F_{t-1}) / (1 - F_t)] \times 5 \quad (\text{multiplikation med 5 för att approximera generationstid})$$

$$N_e = 1 / (2\Delta F)$$

ΔF är således ökningen i inavelskoefficient under en varggeneration som antas vara 5 år lång. Från beräknad N_e beräknades kvoten N_e/N , där N =maximal populationsstorlek eftersom de simulerade populationerna låg vid detta värde under den undersökta tidsperioden $t=20-100$.

Tabell 1. Värden i simulerade scenarier för olika faktorer som antogs påverka populationens utveckling. Värdena kombinerades på olika för att ge olika tänkbara scenarier.

Faktor	Värden i scenarier
Beskattning (%)	0
	2.5
	5
	7.5
	10
Naturlig invandring (individer/år)	0
	0.056
	0.2
	0.5
	1
Inflyttning av obesläktade individer	10 genetiskt effektiva individer (år 2013) + olika invandringsnivåer
	10 genetiskt effektiva individer (år 2013) +6+6 genetiskt effektiva individer 5 och 10 år senare. Kombinerar med olika invandringsnivåer
Maximal populations-storlek (individer)	150
	230
	400

Modellering

Den modell som använts i simuleringarna har konstruerats av Pär Forslund (Leverantör 2) i samarbete med forskare inom det skandinaviska vargprojektet Skandulv. Samarbetet har resulterat i en modell som är biologiskt relevant för varg i allmänhet och för den skandinaviska populationen i synnerhet. Resultat och slutsatser från modellen har tidigare rapporterats till Naturvårdsverket (Forslund 2008). I denna rapport har analyserna utökats till att omfatta ytterligare frågor och scenarier.

Modellen möjliggör en sårbarhetsanalys som integrerar demografi och genetik. Modellen är individbaserad, vilket innebär att simulerade individer följs från födsel till död. Deras inbördes släktskap är känd genom att mödrar och fäder registreras, och inavelskoefficienten kan därigenom beräknas med släkträdsanalys enligt Meuwissen & Luo (1992). Modellen är utformad så att den fångar vargens sociala struktur, t ex förekomsten av så kallade alfapar, genom att definiera olika livsstadier. Genetik integreras i modellen genom att kullstorleken bestäms av inavelskoefficienten. Liberg et al. (2005) rapporterade att inavelsdepression förekommer i populationen på så sätt att antalet valpar i kullen påverkas negativt av ökande inavelskoefficient hos valparna. Detta samband simuleras i modellen vilket får till följd att reproduktionen minskar med ökande inavelskoefficient. Modellen simulerar demografisk stokasticitet för individuell överlevnad, övergångar mellan livsstadier och reproduktion. Modellen simulerar inte så kallad miljömässig stokasticitet, d v s att variation i miljön orsakar variation i t ex överlevnad och reproduktion.

Invandring i modellen sker genom att individer som antas vara obesläktade med individerna i den skandinaviska populationen kommer in i den simulerade populationen i invandringshastigheter som kan varieras mellan scenarier. Invandringen är stokastisk vilket innebär att antalet invandrade individer skiljer sig åt mellan år, men i genomsnitt erhålls den invandringshastighet som satts för varje scenario. Andelen invandrande hanar är i genomsnitt satt till 80%. De invandrade individerna antas genast para sig och gå in i reproduktionen, och är därför genetiskt effektiva.

Beskattning modelleras enligt de metoder som beskrivits ovan. Antalet individer som beskattas är exakt bestämt utifrån proportionell beskattning eller tröskeljakt, men de individer som beskattas är slumpmässigt utvalda.

De ingångsvärden på överlevnad, reproduktion, fördelningar mellan livsstadier etc. som används i modellen är grundade på empiriska data från radiomärkta individer i det skandinaviska vargprojektet Skandulv. Startpopulationer i simuleringarna är skapade för att efterlikna den verkliga populationen med avseende på antal individer, antal par och inavelsnivå. Varje scenario simulerades 500 gånger över en tidsperiod på 100 år.

Resultat

Effekter på inavelsnivån av invandring och beskattning

Utan invandring av obesläktade individer förväntades inavelskoefficienten i populationen stiga ytterligare (figur 1), vilket är helt enligt teoretiska förväntningar. Storleken på inavelsökningen efter 100 år var kopplad till hur hårt populationen beskattades; ju högre beskattningen var desto högre blev inavelskoefficienten, men ju högre invandringsfrekvensen var ju mindre betydde beskattningen (figur 1). Med en invandringshastighet på i genomsnitt 1 invandrare på 17 år

förväntades fortfarande en viss ökning av inaveln, och det var först när invandringen motsvarade 1 individ per generation som en viss minskning skedde. Vid en invandringshastighet som motsvarade de 14 individer som försökte invandra under åren 1980-2008, d v s i genomsnitt 0.5 invandrare/år, sjönk inavelskoefficienten ner till en förväntad nivå på c. 15% efter 100 år (figur 1). Vid denna invandringsfrekvens saknade beskattningsnivån betydelse. Med en dubbelt så stor invandring nådde inavelsnivån c. 10% efter 100 år.

Effekter på populationsstorlek och utdöenderisk av invandring och beskattning

Beskattningens inverkan på populationen var, som nämnts ovan, kopplad till invandringshastigheten. Vid låga invandringshastigheter förväntades populationen i genomsnitt bli betydligt mindre efter 100 år vid beskattningsnivåer som är högre än den nuvarande nivån på 5% (figur 2). Det skall noteras att detta inträffade redan vid en beskattningsnivå på 7.5%, vilket inte är mycket högre än den nuvarande nivån. Det minskande genomsnittet i populationsstorlek kan förklaras både av en ökande frekvens av populationer som dog ut i simuleringarna (figur 3) och av minskande storlek hos de populationer som överlevde. När ingen invandring skedde var utdöenderisken mycket hög (90%) vid 10% beskattning och relativt hög (c. 20%) vid 7.5% beskattning. Vid högre invandringsnivåer blev populationsstorleken och utdöenderisken alltmer oberoende av beskattningsnivån (figur 2 och 3).

Maximal populationsstorlek

Inga större skillnader i inavelsnivå och utdöenderisk kunde noteras mellan scenarier som hade 230 eller 400 individer som maximal populationsstorlek. Vid en maximal populationsstorlek på 150 individer var dock förutsättningarna sämre. Vid 0 invandrare/år var t ex utdöenderisken c. 30% efter 100 år, och vid 1 invandrare per 17 år var utdöenderisken c. 5% (jämför med figur 3).

Inflyttning av obesläktade individer

De simulerade scenarierna med inflyttning av obesläktade individer ledde till snabb och avsevärd minskning i inavelsnivån, ända ner till 15% eller under (figur 4; endast ett av dessa scenarier visas). Ett mycket viktigt resultat från dessa scenarier var dock att inavelsnivån efter den snabba minskningen sedan återigen ökade om ingen eller liten ytterligare invandring skedde (figur 4). Det var först vid en fortsatt invandringshastighet på 0.5 invandrare/år som inavelsökningen efter inflyttningen blev marginell (figur 5). Detta beror på att det finns ett jämviktsläge mellan invandringshastighet och inavelsökning, och de låga inavelsnivåer som uppnåddes av inflyttningen låg under detta jämviktsläge. För att få en bestående effekt på inavelsnivån av inflyttning måste denna åtgärd alltså efterföljas av hög och kontinuerlig invandring.

Effektiv populationsstorlek

Inavelsökningen ΔF , effektiv populationsstorlek N_e och kvoten N_e/N för de två undersökta maximala populationsstorlekarna 230 och 400 visas i tabell 2. ΔF var, som väntat, högre vid den mindre populationen ($N=230$) jämfört med den större ($N=400$). N_e var 55 individer vid $N=230$, vilket alltså skulle betyda att det är ungefär den effektiva populationsstorleken i dagens population. Kvoten N_e/N var 0.24 i båda fallen.

Tabell 2. Inavelsökningen ΔF , effektiv populationsstorlek N_e och kvoten N_e/N beräknat från simuleringar där beskattningsnivån=5%, invandringshastighet=0 invandrare/år och maximal populationsstorlek är 230 eller 400 individer.

Maximal populationsstorlek (individer)	ΔF (per generation)	N_e	N_e/N
230	0.0091	55	0.24
400	0.0052	97	0.24

Diskussion

Resultaten från modellen visar klart att en avsevärt ökad och kontinuerlig invandring är nödvändig för att förbättra den genetiska situationen, med avseende på inavelsnivå, för den skandinaviska vargpopulationen. Resultaten visar god överensstämmelse med de analyser Ryman & Laikre redovisar på annan plats i denna rapport. Den höga inavelsnivå som kommer att bestå (och öka) utan ökad invandring innebär en betydande negativ effekt på populationen genom den inavelsdepression som är känd (Liberg et al. 2005; Bensch et al. 2007). Resultaten från modellen pekar visserligen på en låg utdöenderisk över 100 år under nuvarande nivåer på beskattning, invandring och populationsstorlek, men den utdöenderisken måste betraktas ur perspektivet att den är beräknad från en modell som enbart inkluderar den kända inavelseffekten på kullstorlek. Det finns betydande risker för att ytterligare, hittills okända, negativa effekter av inavel förekommer eller kan komma att uppstå. Misstänkt ytterligare inavelsdepression diskuteras t ex av Ryman & Laikre i den genetiska beskrivningen av populationen i denna rapport. Med den höga inavelsnivån i populationen skulle andra former av inavelsdepression kunna få stora konsekvenser för utdöenderisken. Denna riskbedömning stöds av sammanställningar av studier av ett stort antal naturliga populationer, som visar att inavelsdepression är vanlig i inavlade vilda populationer (Crnokrak & Roff 1999; Hedrick & Kalinowski 2000; Frankham et al. 2002; Keller & Waller 2002; Frankham 2005). Dessutom drabbar det ofta så kallade livshistoriekaraktärer, d v s egenskaper som fekunditet och individuell överlevnad, som direkt påverkar populationstillväxten.

Den slutsats man kan dra är därför att den skandinaviska vargpopulationen utan immigration är alltför liten för att kunna ha en god genetisk status som kan garantera långsiktig överlevnad. Förutsättningen för att uppnå en sådan god genetisk status är att kontakt uppnås med en annan, större population så att kontinuerlig och tillräckligt hög spridning kan ske mellan populationerna. Intressant nog pekar modellresultaten på att om de invandringsförsök av vargar från öster som observerats (14 under perioden 1980-2008) fortsätter i samma takt, och invandrarna får leva och går in i aveln i den skandinaviska populationen, kan en avsevärd minskning i inavelsnivån förväntas. Dessutom tycks detta flöde ha ökat med tiden, vilket redovisas av Leverantör 1. Visserligen tar minskning i inavelsnivån genom denna invandring lång tid, men leder ändå i rätt riktning.

Kvoten mellan den effektiva populationsstorleken och den totala populationsstorleken N_e/N beräknades till 0.24 från simuleringarna. Detta värde ligger något lägre än de värden som erhöles i Bensch et al. (2006), men baserar sig å andra sidan på en stabil population och en direkt modellering av vargens demografi. Värdet 0.24 ligger väl inom det förväntade intervall som ges

av Ryman & Laikre (Leverantör 3) på annan plats i denna rapport. Kvoten N_e/N är av särskilt stor betydelse vid beräkning av hur stor den totala populationsstorleken behöver vara för att bevara heterozygositet över tiden (se figur 1a och 1b i Leverantör 3:s rapport).

Modellresultaten pekar på att beskattningen av populationen bör hållas låg om populationens storlek är under den nuvarande nivån och ingen invandring förekommer. Risken finns annars att låg tillväxt i populationen gör att demografiska slump effekter kan kasta in populationen i en så kallad utdöendespiral där liten populationsstorlek i samverkan med allt snabbare ökning av inavelsnivån leder till kontinuerlig populationsminskning. En annan mycket viktig aspekt på beskattning är att alla invandrade individer är så betydelsefulla för minskningen av inavelsnivån (se diskussionen ovan) att de måste skyddas. Skyddsjakten av varg måste alltså regleras noga så att 1) inga invandrare skjuts och 2) inte för stort antal vargar skjuts om populationen befinner sig under det maximala antalet.

De viktigaste resultaten från de olika scenarierna för olika maximala populationsstorlekar, är att en maximal populationsstorlek på 150 individer uppenbart synes vara alltför liten. Inavelskoefficienten kan då förväntas öka så snabbt att det i kombination med inavelsdepression ger en negativ populationstillväxt som med tiden kan leda till populationsutdöende om inte invandringen ökar avsevärt från dagens låga nivåer.

Inflyttning av ett större antal obesläktade individer bör, som förväntat, leda till en snabb och avsevärd minskning i inavelskoefficienten i populationen förutsatt att åtgärden lyckas så att de inflyttade individerna går in i aveln. Problemet är dock att inavelsnivån efter att ha uppnått en låg nivå efter inflyttningen kommer att öka igen mot ett jämviktsläge som beror av invandringshastigheten och populationens storlek. För att hindra denna sekundära ökning av inavelsnivån krävs en kontinuerlig invandring. Åtgärden kan alltså få en långsiktig effekt endast om den kombineras med förbättrad invandring.

Den modell som använts som beräkningsgrund i denna rapport innehåller antaganden som behöver beaktas. Ett sådant antagande är att miljövariation inte påverkar de demografiska parametrarna. Detta kan leda till att de utdöenderisker som erhöles från modellen underskattar den verkliga utdöenderisken (Beissinger & McCullough 2002). En grund för antagandet är att det för närvarande saknas empirisk kunskap om miljövariation påverkar överlevnad och reproduktion i den skandinaviska populationen. Ur den aspekten kan således prediktioner av utdöenderisken för vargpopulationen från denna modell betraktas som minimimått och inte direkt tillämpbara för att bedöma populationens bevarandestatus. Vidare har en typ av inavelsdepression, den kända negativa effekten av inavel på kullstorlek, modellerats, men som diskuterats ovan finns risker för att ytterligare andra typer av inavelsdepression kan förekomma. Även här finns alltså en risk för att prediktionen av utdöenderisk är underskattad. En annan aspekt av den föreliggande modellen, är att den är speciellt konstruerad för den skandinaviska vargpopulationen. För att validera de resultat den ger bör analyser med liknande program för sårbarhetsanalyser, till exempel Vortex, utföras. En viss validering utgör dock vissa av de analyser som redovisas av Ryman & Laikre i denna rapport och som visar god överensstämmelse.

Två tidigare sårbarhetsanalyser av den skandinaviska har publicerats (Johnsson & Ebenhard 1996; Ebenhard 2000; Nilsson 2003). Båda dessa studier använde programvaran Vortex, och undersökte också effekter av maximal populationsstorlek, beskattning och inavelsdepression.

Johnsson & Ebenhard (1996) undersökte dessutom effekter av invandring. Till skillnad från den modell som användes för denna rapport, gjorde både Nilsson och Ebenhard antagandet att miljömässig stokasticitet påverkar populationsutvecklingen. De nivåer på miljövariation som antogs i båda dessa studier var godtyckliga, och syftade främst till att inkludera miljövariation i analyserna. De ingångsvärden för demografin som användes av både Ebenhard och Nilsson bestod av den begränsade information som då fanns tillgänglig för den skandinaviska populationen, av uppmätta värden från andra populationer i världen eller genom att kalibrera modellerna för att efterlikna den observerade populationstillväxten i Skandinavien. Den demografiska information som nu finns tillgänglig genom Skandulv skiljer sig åt, t ex i mortalitet, från de ingångsvärden som användes av Ebenhard och Nilsson. Kvalitativt är de resultat som erhöles av Ebenhard och Nilsson liknande de som jag har redovisat ovan, men det är ändå svårt att göra direkta jämförelser eftersom förutsättningarna skiljer sig åt mellan min modell å ena sidan och Ebenhard och Nilssons modeller å andra sidan.

Sammanfattning av slutsatser

- Den uppskattade utdöenderisken i modellen är inte direkt tillämplig som ett mått på populationens långsiktiga överlevnad eftersom betydelsen av miljövariation och eventuella andra typer av inavelsdepression inte är skattade.
- Vargpopulationens överlevnad bör i stället bedömas utifrån dess genetiska situation
- Ökad och kontinuerlig invandring är helt nödvändig för att förbättra den genetiska situationen både kort- och långsiktigt
- Invandrande vargar behöver skyddas eftersom de bidrar starkt till att förbättra den genetiska situationen
- Jakttrycket bör hållas lågt när invandring saknas eller är låg, men har mycket mindre betydelse när invandringsnivån når upp till minst 0,5/år
- Inflyttning av obesläktade individer kan ge kortvarig stor genetisk effekt, men ger långvarig effekt endast om den följs av hög och kontinuerlig invandring
- Resultaten från denna modell bör valideras med analyser med annan, liknande programvara samt jämförelser med teoretiska förväntningar. Det bör övervägas om miljövariation skall inkluderas i modellen.

Referenser

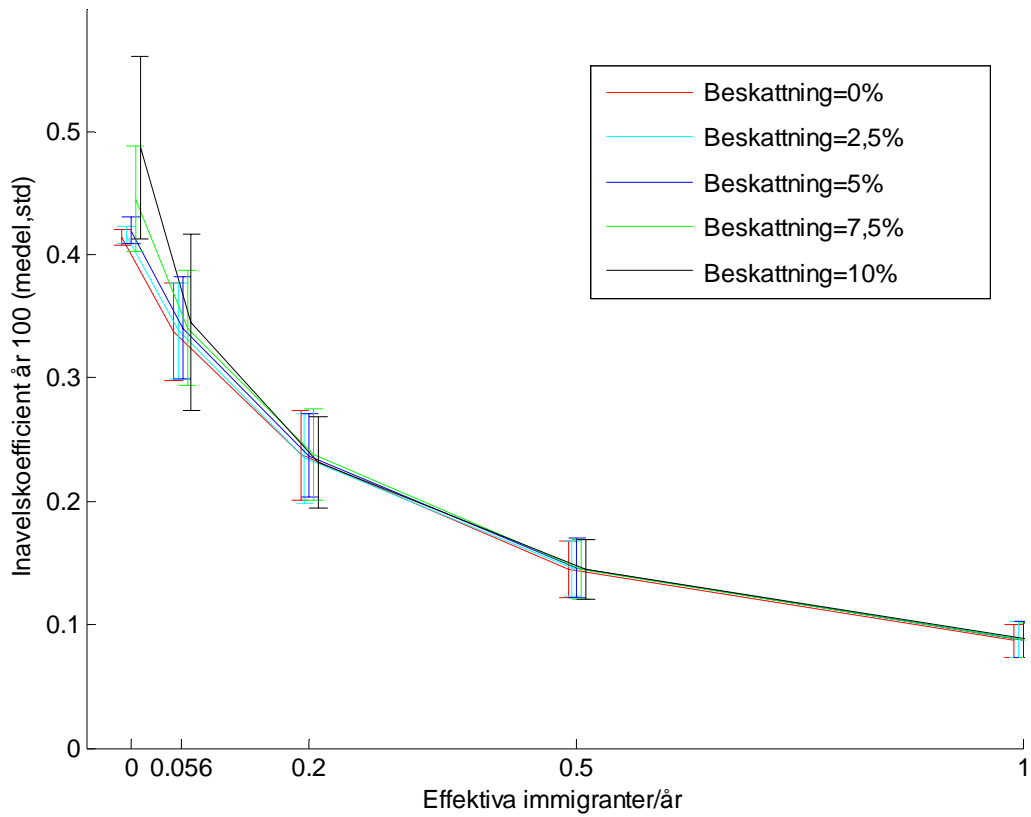
Beissinger, S. R. & McCullough, D. R. 2002. Population Viability Analysis. University of Chicago Press, Chicago.

Bensch S, Andrén H, Hansson B, Pedersen HC, Sand H, Sejberg D., Wabakken P., Åkesson M. & Liberg O. 2006. Selection for heterozygosity gives hope to a wild population of inbred wolves. PLoS ONE 1(1): e72. doi:10.1371/journal.pone.0000072.

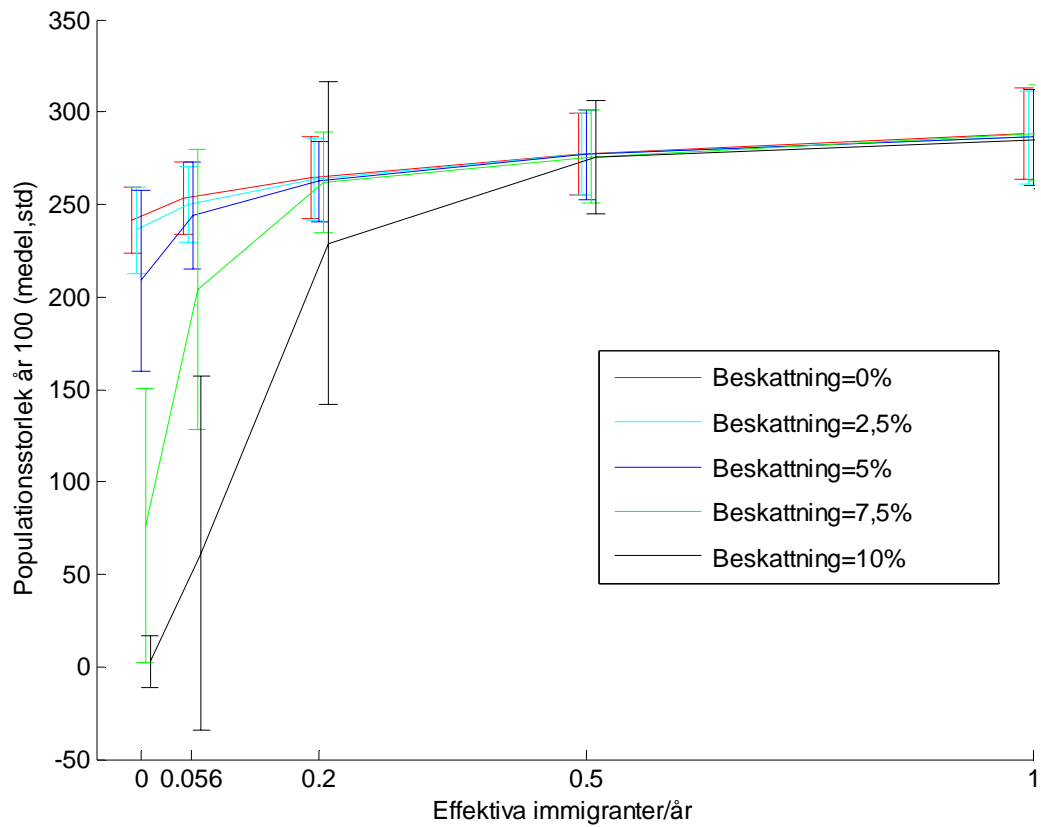
Crnokrak, P. & Roff, D. A. 1999. Inbreeding depression in the wild. Heredity 83: 260-270.
Frankham, R. 2005. Genetics and extinction. Biological Conservation, 126: 131-140.

Ebenhard, T., 2000. Population viability analysis in endangered species management: the wolf, otter and peregrine falcon in Sweden. Ecological Bulletins 48, 143–163.

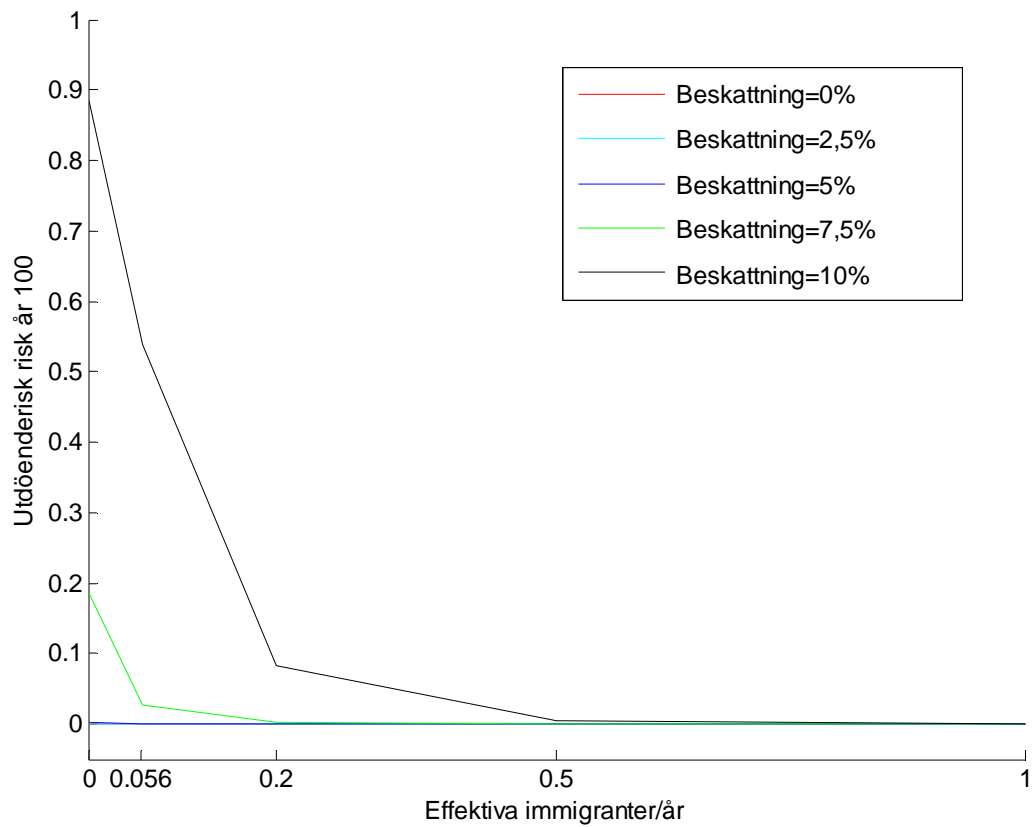
- Forslund, P. 2008. Beskattning av viltpopulationer - Modellering av den framtida skandinaviska vargpopulationen. Slutrapport till Naturvårdsverket.
- Frankham, R. Ballou, J. D. & Briscoe, D. A. 2002. Introduction to Conservation Genetics. Cambridge University Press, Cambridge.
- Frankham, R. 2005. Genetics and extinction. *Biological Conservation*, 126: 131-140.
- Hedrick, P. W. & Kalinowski, S. T. 2000. Inbreeding depression in conservation biology. *Annual Review of Ecological Systems*, 31: 139-162.
- Johnsson, M., Ebenhard, T., 1996. Den skandinaviska vargpopulationen: en sårbarhetsanalys. Världsnaturfondens rapportserie 1. WWF, Sverige.
- Keller, L. F. & Waller, D. M. 2002. Inbreeding effects in wild populations. *Trends in Ecology and Evolution*, 17: 230-241.
- Liberg O., Andren H., Pedersen H.C., Sand H., Sejberg D., Wabakken P., Åkesson M. & Bensch S. 2005. Severe inbreeding depression in a wild wolf (*Canis lupus*) population. *Biology Letters*, 1:17-20.
- Liberg O., Sand H., Pedersen H.C. & Wabakken P. 2008. Dödlighet och illegal jakt i den skandinaviska vargstammen. Viltskadecenter Rapport nr 1/2008.
- Meuwissen, T. & Luo, Z. 1992. Computing inbreeding coefficients in large populations. *Genetics Selection Evolution*, 24: 305-313.
- Mills, L. S. & Allendorf, F. W. 1996. The One-Migrant-per-Generation rule in conservation and management. *Conservation Biology*, 10: 1509-1518.
- Nilsson T. 2003. Integrating effects of hunting policy, catastrophic events, and inbreeding depression, in PVA simulation: the Scandinavian wolf population as an example. *Biological Conservation*, 115; 227-239.



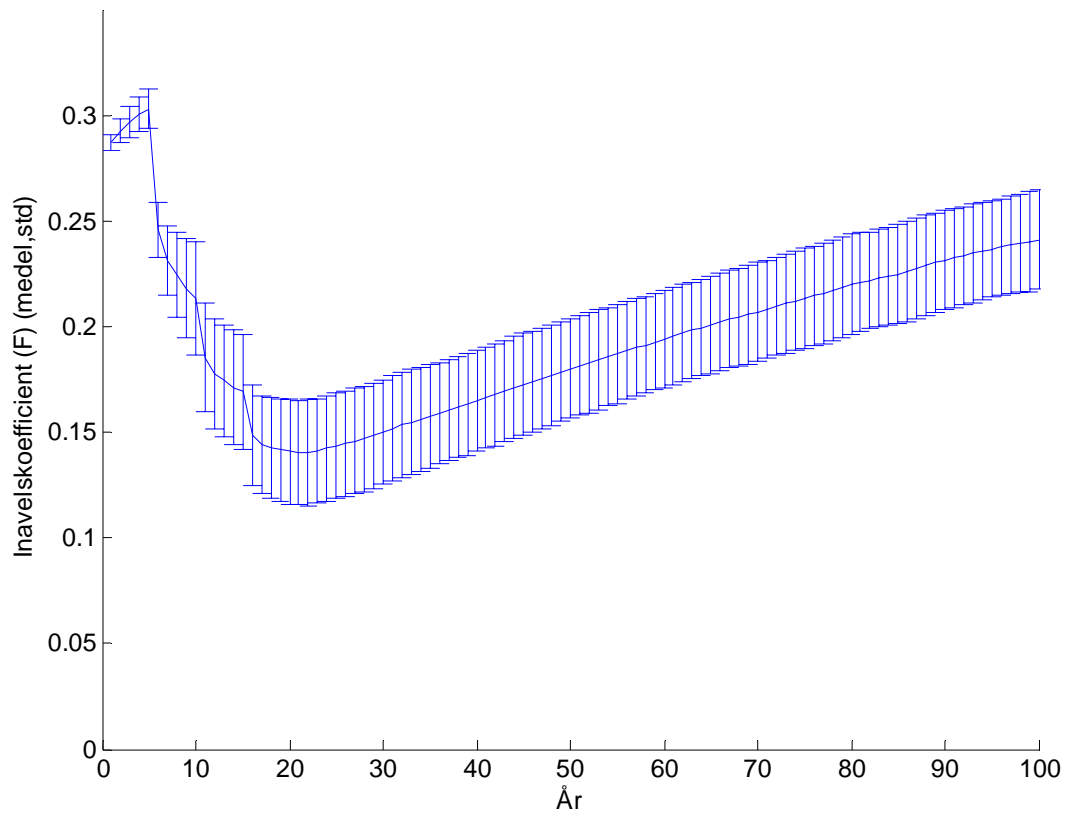
Figur 1. Förväntad inavelskoefficient i populationen efter 100 år i relation till invandring och beskattning. Maximal populationsstorlek=230 individer. Observera att resultaten för de olika scenarierna är förskjutna i x-led för att öka läsbarhet. Resultaten gäller dock för de nivåer på invandring som anges på x-axeln.



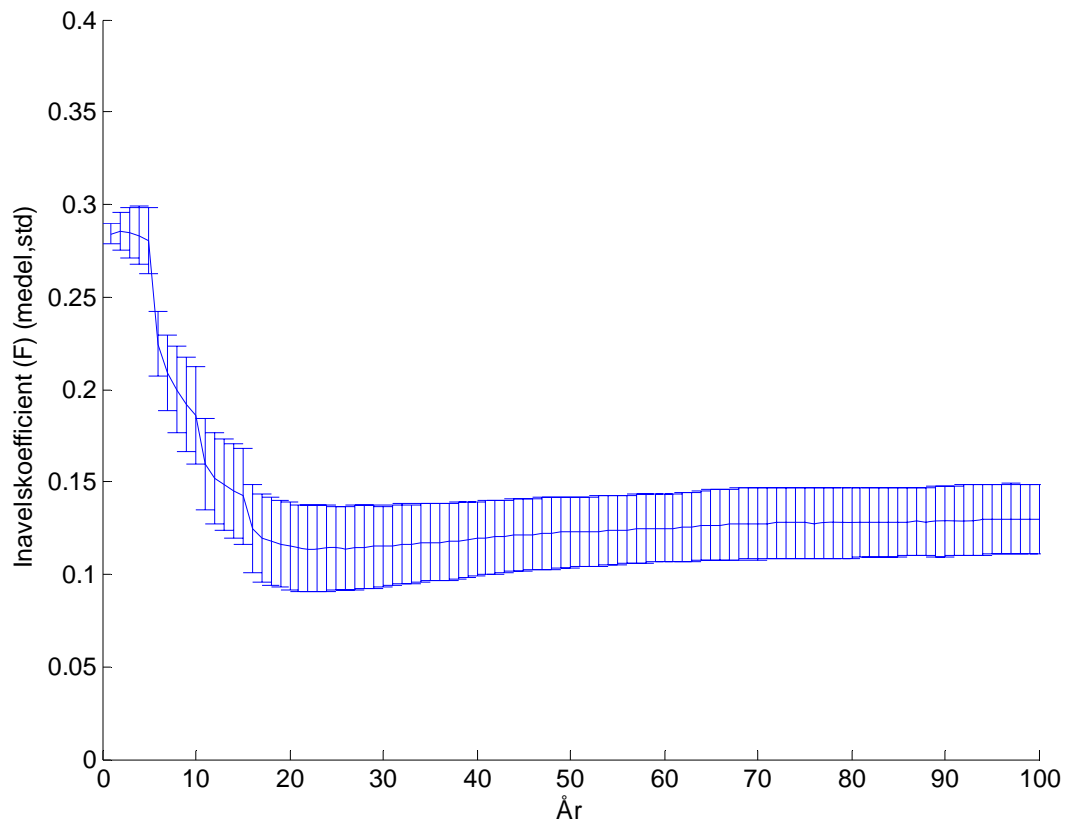
Figur 2. Förväntad populationsstorlek (inklusive populationer som dött ut) i populationen efter 100 år i relation till invandring och beskattning. Maximal populationsstorlek=230 individer. Observera att resultaten för de olika scenarierna är förskjutna i x-led för att öka läsbarhet. Resultaten gäller dock för de nivåer på invandring som anges på x-axeln.



Figur 3. Utdöenderisk i relation till invandring och beskattning. Beskattningsnivåerna 0 och 2,5% syns ej i figuren då de var 0. Maximal populationsstorlek=230 individer.



Figur 4. Inavelskoefficient för scenariot inflyttning av 10 genetiskt effektiva individer år 2013+6+6 genetiskt effektiva individer 5 och 10 år senare. Invandringshastighet=0.056 genetiskt effektiva invandrare/år (1 invandrare per 17 år). Maximal populationsstorlek=230 individer. Beskattning=5%.



Figur 5. Inavelskoefficient för scenariot inflyttning av 10 genetiskt effektiva individer år 2013+6+6 genetiskt effektiva individer 5 och 10 år senare. Invandringshastighet=0.5 genetiskt effektiva invandrare/år. Maximal populationsstorlek=230 individer. Beskattning=5%.

Bilaga 4

REVIEW AV GENETISKT KUNSKAPSLÄGE OCH BEVARANDE-GENETISK STATUS HOS DAGENS SVENSKA VARGPOPULATION

Leverantör 3: Linda Laikre & Nils Ryman, Populationsgenetik, Zoologiska institutionen, Stockholms universitet, 106 91 Stockholm
epost: linda.laikre@popgen.su.se; nils.ryman@popgen.su.se

Uppdrag

Leverantör 3 har fått i uppdrag att ta fram följande:

1. En kortfattad och uppdaterad review över det svenska (svensk-norska) vargbeståndets genetiska situation.
2. Förslag till åtgärder eller strategi som behövs för att få en långsiktig livskraftig population. Dessa åtgärder/strategi ska ställas i relation:
 - till det förslag på genetisk MVP som Allendorf & Ryman (2002) föreslog (mindre än 5% förlust av genetisk variationsgrad inom 100 år);
 - till vilken storlek på den svensk (svensk-norska) vargpopulationen som behövs,
 - till effekten av immigration från Finland/Ryssland samt eventuell inplantering av varg från Finland.

För att belysa frågan om förlust av genetisk variation har vi använt en analytisk approach som kortfattat redovisas nedan.

Review av det genetiska kunskapsläget

Den svenska vargpopulationen är mycket väl studerad i genetiskt hänseende. Inte någon annan svensk djur- eller växtart, med undantag för örningen, har ägnats lika många vetenskapliga studier vad gäller att följa den genetiska sammansättningens förändring över tid (så kallade temporala genetiska studier; Laikre et al. 2008).

Inte någon annan vild djurpopulation i Sverige har heller detaljstuderats genetiskt i motsvarande omfattning som vargen. Även internationellt torde den svenska vargpopulationen utgöra ett unikt exempel vad gäller resurser som satsats på att vetenskapligt följa släktskapen mellan individer i detalj.

De genetiska studier som genomförts har fokuserat på graden av genetisk variation i populationen och hur denna förändras över tid (Ellegren et al. 1996; Sundqvist et al. 2001; Vilà et al. 2003; Bensch et al. 2006), upptäckande av immigrationen och hur denna påverkat graden av variation (Flagstad et al. 2003; Seddon & Ellegren 2004; Seddon et al. 2005, 2006), förekomst av inavelsdepression (Liberg et al 2004), differentiering mellan svenska och finska vargar (Seddon et al. 2005), och förekomst av medfödda missbildningar på skelettet (Räikkönen et al. 2006).

Forskningsmedel har även satsats på att ta fram genetiska metoder att skilja vargar och hundar så att den angripande arten ska kunna fastställas vid angrepp på tamboskap (Sundqvist et al. 2008).

De detaljerade studierna har lett till att en stor andel av individer i populationen är pedigree-lagda – det vill säga att det finns information om deras föräldrar och släktskapsförhållanden med andra individer i populationen. Denna information har genererats via DNA-analyser av insamlade prover (döda djur, märkta djur, blod, hår och avföring) och via spårning och märkning av individer. Informationen är unik. Det är ytterst ovanligt att en stambok kan föras över en vild population. Informationen hålls av SKANDULV. Det är centralt att den förvaltas och används vetenskapligt och i förvaltningen på ett optimalt sätt.

Dagens vargpopulation i Sverige härstammar från endast fyra individer. Den fjärde av dessa individer är nyligen invandrad och deltog i aveln första gången 2008. Detta innebär att det genetiska materialet hos den övervägande majoriteten av landets vargar härstammar från tre individer. Detta har resulterat i att den genetiska basen är extremt smal och att inaveln är extremt hög. Populationen uppskattas bestå av närmare 200 individer som i genomsnitt är väsentligt mer besläktade med varandra än helsyskon. Detta är inte en genetiskt sund situation. Inte i något sammanhang – möjligen med undantag för produktion av genetiskt homogena stammar av laboratorieråttor – rekommenderas en sådan stark och snabbt ökande inavel. Totalt har ytterligare tio kända individer vandrat in i Sverige. Få av dessa har dock lyckats nå den svenska populationen och ingen av dem har deltagit i aveln. Flera av de invandrade, genetiskt viktiga vargarna har skjutits, vissa efter tillstånd från naturvårdsverket. Det faktum att dessa tio invandrare inte lyckats reproducera sig är mycket olyckligt - en sådan reproduktion hade väsentligt kunna förbättra läget för vargstammen och förhindra den situation som idag råder där omfattande insatser är nödvändiga för att komma till rätta med det allvarliga inavelsläget (se nedan).

Allvarliga inavelsskador

I takt med att vargpopulationen undersökts mer detaljerat har allt fler effekter av inaveln dokumenterats. En stark inavelsdepression som resulterar i kraftigt minskad kullstorlek föreligger. Det påvisade sambandet är sådant att individer med en inavelsgrad som i dagens population ($F \approx 0.3$) i genomsnitt har en kullstorlek som är mindre än hälften jämfört med genomsnittet hos icke inavlade vargar (Liberg et al. 2005). Även tikens reproduktion minskar ju mer inavlad hon är (Liberg et al. 2005). Vidare har flera medfödda, förmodat ärftliga ryggekotsdefekter upptäckts. Dessa defekter har bland annat lett till förlamning hos enskilda vargar, och motsvarande ärftliga skador hos olika hundraser är väl kända (Räikkönen et al. 2006).

Det finns vidare noteringar om 13 ytterligare fall av medfödda missbildningar där det finns anledning att misstänka att inaveln är orsaken (beroende på att motsvarande defekter är kända som direkt ärftliga eller av familjär natur hos hund). Totalt har åtta fall av kryptorchidism (en eller båda testiklarna ligger kvar i bukhålan, vilket leder till reducerad fertilitet eller total sterilitet) noterats. Tre av dessa kryptorchida individer var sterila. Två fall av hjärtfel och tre missbildningar på njuren har också upptäckts. Två av missbildningarna på njuren förekom hos djur som även var kryptorchida, och den tredje hos ett djur som även hade hjärtfel.

Motsvarande observationer av ärftliga defekter orsakade av inavel har även gjorts hos djurparkspopulationen av varg som under vissa perioder inavlats lika starkt som dagens vilda

population (Laikre & Ryman 1991; Laikre et al 1993; Laikre 1999). Observationerna hos varg tyder på klassiska syndrom som är att vänta vid stark inavel. Ända sedan de initiala, systematiska inavelsstudierna som gjordes av den legendariske populationsgenetiske forskaren Sewall Wright har det gång på gång bekräftats att stark inavel är som att ”öppna Pandoras box vad gäller genetiska sjukdomar och defekter” (Wright 1977; Strong 1978).

Flera av de defekter som upptäckts hos de vilda vargarna är ärftliga och orsakade av enskilda recessiva arvsanlag. Defektfrekvensen visar att anlagen har hög spridning i populationen. Exempelvis antyder den närmare 8-procentiga förekomsten av kryptorchism (8 fall bland 105 undersökta hanar) att anlaget som orsakar denna fullständiga eller partiella sterilitet förekommer hos en stor andel av dagens vargar - uppskattningsvis hos mer än var fjärde varg.

Tyvärr är vår kunskap bristfällig om vad som händer i naturen i extrema inavelssituationer som den som råder för de svenska vargarna. Enstaka observationer av liknande situationer föreligger (se bilagan från Leverantör 1), men de bidrar med föga information om vad som kan förväntas hända i det nu aktuella fallet. De relativt få fallen av genetisk förstärkning som genomförts hos vissa arter (se bilagan från Leverantör 1) har inte utvärderats efter några längre tidsperioder. Det är därför oklart om och i vilken utsträckning dessa program varit lyckosamma i ett längre biologiskt och evolutionärt perspektiv.

Medfödda ryggkotsdefekter har visat sig förekomma hos svenska vargar även längre tillbaka i tiden (Räikkönen et al. 2006), men de ryggkotsdefekter som förekommer i dagens vargpopulation förefaller väsentligt allvarigare än de som upptäckts hos ”historiska” svenska vargar (vargar döda innan 1979). Man vet från studier av hund att de missbildningar som upptäckts hos minst sex vargar i dagens inavlade stam kan ge allvarliga kliniska symptom. Detta i motsats till de defekter som observerats hos ”historiska” svenska vargar (Räikkönen et al. 2006).

Sammantaget visar ovanstående att dagens vargpopulation inte är genetiskt sund. Den kan inte betraktas som en genetiskt livskraftig population. Det föreligger snarast en akut situation där en extrem inavel måste brytas snarast möjligt. Inte minst av etiska skäl är det oacceptabelt att låta inaveln fortgå. Inte ens för domesticerade djurpopulationer som hålls under sträng veterinärkontroll tillåts och rekommenderas en inavel som ens är i närheten av den hos dagens vargstam. De sjukdomar och missbildningar som inaveln framkallar torde leda till lidande för djuren.

Långsiktig genetisk livskraft – bibehållen evolutionär potential

Det råder stor vetenskaplig enighet kring att det krävs en effektiv populationsstorlek om 500-5000 för att en isolerad population ska betraktas som långsiktigt livskraftig i genetiskt hänseende. Med ”lång sikt” avses hundratals år eller mer. Olika forskare har argumenterat för olika värden mellan 500 och 5000 (se t.ex. review av Allendorf & Ryman 2002 som framhåller att en effektiv population på c. 1000 är en ofta förekommande rekommendation). En långsiktig genetisk livskraft – som också benämns ”bibehållen evolutionär potential” innebär att populationen måste vara så stor att den minskning av genetisk variation, som oundvikligen äger rum av rena slumpskäl i alla populationer av begränsad storlek, måste kunna kompenseras av tillskott av genetisk variation genom mutationer. För en isolerad vargpopulations del krävs en verklig populationsstorlek av

tusentals eller tiotusentals djur för att uppnå genetisk livskraft och därmed möjlighet till fortsatt evolution och anpassning till miljöförändringar.

Det är viktigt att inte förväxla genetiska kriterier för kortsiktig livskraft - där Allendorf & Ryman (2002) rekommenderade högst 5% förlust av heterozygoti på 100 år som kriterium - med vad som behövs för att populationen ska vara långsiktigt livskraftig. En population kan mycket väl uppfylla ett kortsiktigt kriterium men samtidigt vara alldeles för liten och isolerad för att vara långsiktigt livskraftig.

Acceptabel inavelsnivå

Det existerar inga vetenskapligt baserade, absoluta rekommendationer för vad som för en naturlig population ska kunna betraktas som en "acceptabel" inavelsnivå. Bland annat måste här beaktas med vilken hastighet inaveln (F) ackumuleras, eftersom de skadliga effekterna av inavel (inavelsdepression) vanligen är större ju snabbare inaveln ökar. Det ligger emellertid implicit i rekommendationen från Allendorf & Ryman (2002) att inaveln inte bör öka med mer än 5% under 100 år. Frågan beror i viss utsträckning även av vilka negativa effekter av inaveln som observeras, förutsatt att frågan studeras. Alla däggdjur anses vara utsatta för inavelsdepression (Lacy 1997), men det är ofta svårt både praktiskt och rent statistiskt att säkerställa dess förekomst. Det skulle mot denna bakgrund kunna vara rimligt att generellt kräva en inavelsgrad lägre än 10% ($F < 0.10$) för att en population ska betraktas som genetiskt "sund", även i situationer där ingen inavelsdepression observerats.

Inavelsnivån i den svenska vargstammen är synnerligen hög ($F > 0.30$), har uppnåtts under mycket kort tid (c. 25 år) och har alltså resulterat i omfattande inavelsdepression som påverkar både reproduktionen och djurens hälsa och välbefinnande (Liberg et al. 2005; Räikkönen et al. 2005). I det perspektivet anser vi det rimligt att i ett längre tidsperspektiv här sikta mot en inavelsnivå om högst 5% ($F \leq 0.05$) för vargstammen.

Som jämförelse kan nämnas att för vargens närmaste släkting hunden anses att inavel leder till sådana skador att Svenska kennelklubben rekommenderar att närmare släktingar än kusiner inte bör paras (SKK 2006). Kusinparning leder till en inavelsgrad på $F = 6.25\%$ - alltså dramatiskt lägre än den som råder i dagens vargpopulation.

Vargstammens genetiska läge och IUCNs kriterier

IUCNs kriterier för att fastställa hotstatus i relation till en populations genetiska situation är bristfälliga. Det saknas genetiska parametrar i IUCNs kriterier, och genetiken är endast indirekt representerad i termer av populationsstorlek och antalet köns mogna individer. Ett av skälen till IUCNs starkt förenklade kriterier är självfallet att de ska vara möjliga att tillämpa även i situationer där tillgänglig information är långt ifrån så god som den är för den svenska vargpopulationen. Mot bakgrund av det exceptionellt goda kunskapsläge som skapats tack vare stora forskningsinsatser bedömer vi det inte rimligt att använda IUCNs kriterier för att klassificera den svenska vargpopulationens hotstatus. Sverige bör i stället använda alla nu tillgängliga data och vetenskaplig expertis (så som nu sker) för att göra bästa möjliga bedömning av hotsituationen.

Bibehållande av genetisk variation

Vi har valt att belysa denna fråga analytiskt. Det blir då möjligt att renodla den genetiska problematiken och studera de genetiska förloppen utan att behöva göra antaganden om demografiska och andra mer eller mindre väl kända förhållanden.

Modellering

Inavelsökningen och förlusten av genetisk variation i en population beror av den så kallade genetiskt effektiva populationsstorleken (N_e) snarare än den verkliga (N). I den underliggande modell som använts för de här aktuella beräkningarna har vi därför betraktat en s.k. genetiskt "ideal" population av konstant storlek med en jämn könskvot och diskreta (ej överlappande) generationer. Alla individer har samma sannolikhet att föröka sig, parningen är slumpmässig, och populationens verkliga storlek (N) är då identisk med den genetiskt effektiva storleken (N_e). I en sådan population är t.ex. mängden genetisk drift $1/(2N_e)$ per generation. I en naturlig population avviker oftast förhållandena från de "ideala" i flera avseenden, och den effektiva storleken är normalt väsentligt lägre än den effektiva ($N_e < N$).

För den svenska vargstammen är relationen mellan effektiv och verklig storlek inte känd. Det har gjorts ett antal försök att uppskatta denna relation genom såväl datorsimuleringar som direkta skattningar av temporala genfrekvensförändringar. Dessa estimat har uppskattat relationen N_e/N till c. 0.1-0.4 (bl.a. Andrén et al. 1999; Liberg et al. 2005; Bensch et al. 2006). För samtliga dessa estimat gäller dock att inget av dem tagit hänsyn till alla de biologiska faktorer hos vargen som påverkar den effektiva storleken, t.ex. tendensen till sammanhållen parbildning eller effekten av överlappande generationer (som förväntas reducera N_e) och av en växande population. Mot denna bakgrund förefaller det rimligt att anta att den effektiva populationen är av storleksordningen 10-40% av den verkliga. Som exempel kan vi betrakta den något förenklade situationen med en verklig storlek om $N \approx 200$ djur, diskreta generationer, en parbildning som består livet ut och c. 20 förnyringar per år varvid den effektiva populationen skulle vara av storleksordningen $N_e \approx 40$, dvs. omkring 20% av den verkliga ($N_e/N=0.2$). Eftersom de verkliga förhållandena är okända har vi studerat situationer där N_e varierat i intervallet 25-200.

För att beskriva den förväntade förändringen av genetisk diversitet i en population av en viss effektiv storlek som är mer eller mindre isolerad från en eller flera andra populationer har vi utgått från en s.k. "finite island model" (se t.ex. Ryman & Leimar 2008 med Appendix för detaljer om denna modell och principer för beräkning av olika mått på genetisk diversitet). Invandrade individer betraktas i modelleringen som "genetiskt effektiva", vilket innebär att varje immigrant kommer att föröka sig med samma sannolikhet som övriga "ideala" djur. Med tanke på att endast 4 av de 14 vargar som invandrat sedan 1980 reproducerat sig (mindre än var tredje), torde det vara nödvändigt att räkna med att varje genetiskt effektiv immigrant motsvaras av minst c. 2-5 "verkliga" invandrare.

Vi har bortsett från effekten av mutationer, eftersom den primära frågan rör effekten av populationsstorlek och grad av isolering (immigration) under tidsperioder som i ett evolutionärt perspektiv är relativt korta (tiotal eller hundratals år). Generationslängden har antagits vara c. 5 år. Tiden 100 år motsvaras därför av c. 20 generationer.

Bibehållen genetisk variation mätt som heterozygositet

Förslaget från Allendorf och Ryman (2002) att 95% av den genetiska variationen (heterozygositeten; H) bör finnas kvar efter 100 år avser en helt isolerad population. Vi har här försökt belysa vilka effekter som kan förväntas om populationen genom migration behåller en viss kontakt med den eller de populationer som den snörts av ifrån. De förhållanden som då är av betydelse är den effektiva storleken (N_e) hos den mottagande (svenska) och givande (finsk/ryska) populationen samt immigrationsfrekvensen (m) som här uttrycks i antalet genetiskt effektiva immigranter per generation. Den mottagande (svenska) populationen har antagits ha olika effektiva storlekar i intervallet $N_e = 25-200$. Med hänsyn till den korta tid som stått till förfogande har vi endast betraktat de båda ytterlighetsfallen där den givande populationen är oändligt stor (scenario 1: Fig. 1a) samt det där den är av samma effektiva storlek (N_e) som den mottagande (scenario 2: Fig. 1b). Vid "översättningen" av effektiv till verklig populationsstorlek har vi något godtyckligt, och kanske optimistisk, antagit att förhållandet mellan verklig och effektiv storlek är 5:1 ($N_e/N=0.2$), samt att förhållandet verkliga till effektiva migranter är 3:1.

Den förväntade proportionen heterozygositet som finns kvar efter 100 år (20 generationer) under dessa båda scenarier visas i figurerna 1a (scenario 1) och 1b (scenario 2) under olika antaganden om effektiva populationsstorlekar och antal effektiva immigranter per generation. I det mest optimistiska fallet, där den givande populationen antas vara oändligt stor (Fig. 1a), återstår exempelvis efter 100 år, om ingen immigration förekommer ($m=0$), c. 95%, 90%, 82% resp. 67% av den ursprungliga heterozygositeten vid de effektiva storlekarna $N_e=200, 100, 50$ resp. 25 (Fig. 1a). Utan någon som helst invandring är det alltså endast vid $N_e=200$ som det går att uppfylla kriteriet 95% kvarvarande heterozygositet efter 100 år. Under antagandet att förhållandet mellan verklig och effektiv storlek är 5:1 ($N_e/N=0.2$) skulle detta motsvara en verklig populationsstorlek om c. $N=1000$ djur. För de lägre effektiva storlekarna ($N_e \leq 100$) krävs 4-5 genetiskt effektiva immigranter per generation, vilket t.ex. skulle motsvara 12-15 verkliga invandrare per generation (2-3 per år) om förhållandet verkliga till effektiva migranter är 3:1. För samtliga värden på den effektiva storleken ($N_e \geq 25$) förväntas 90% av heterozygositeten att bibehållas redan vid två effektiva immigranter per generation.

Under det andra scenariot antas utbytet ske med en lika isolerad population av samma storlek som den svenska som inte har kontakt med någon annan population (Fig. 1b). I detta fallet uppnås nästan 95%-kriteriet vid $N_e=100$ och 5 genetiskt effektiva immigranter per generation. Däremot är det vid de mindre storlekarna ($N_e=50$ resp. 25) inte möjligt att bibehålla 95% av heterozygositeten ens vid mycket höga utbyten med den andra populationen. Dessa två scenarier utgör ytterligheter, där vår uppfattning är att scenario 2 (Fig. 1b) torde ligga närmare sanningen än det första (Fig. 1a; se t.ex. Aspi et al. 2006, 2008).

Vi har i dessa analyser bortsett från effekterna av en eventuell selektion för individer som är mer heterozygota i mikrosatellitloci än andra. Förslag om förekomsten av sådan selektion i den svenska vargpopulationen har framförts av Bensch et al. (2006). Vi är dock osäkra över prognosvärdet hos de observationer som presenteras i denna studie. Den individuella heterozygositeten förefaller heller inte ha något starkt samband med inavelsnivån i populationen, och det är oklart om den aktuella observationen skulle ha mer än marginell betydelse för de analyser vi beskriver ovan.

Den observation som Bensch et al. (2006) har gjort är relaterad till ett starkt kopplingsberoende (linkage disequilibrium) som sannolikt skapats genom den extremt snäva genetiska basen. Styrkan av detta beroende förväntas emellertid minska med tiden, och det är oklart om det eventuella sambandet kommer att kvarstå i en större population under någon längre tid. Enligt vår bedömning krävs en närmare utredning av prognosvärdet i den gjorda observationen. Det är till exempel intressant att notera att motsvarande "heterozygteselection" inte tycks föreligga i varken Finland eller Karelen, där tendensen snarast är den motsatta (se bilaga från Leverantör 4), vilket inte tyder på att det skulle röra sig om är någon "universell" mekanism hos vargen. En alternativ förklaring till det heterozygotöverskott som rapporteras hos skandinaviska vargar (se bilaga från Leverantör 4) är att det orsakats av rent stokastiska fenomen som är att vänta i en genetiskt liten population.

Reducerad inavel

Effekten på inavelsgraden (F) av invandring till den svenska populationen har studerats under antaganden som i allt väsentligt liknar dem som gällde för den ovanstående analysen. Vi har här endast betraktat en population om $N_e=50$, vilket skulle kunna vara en optimistisk uppskattning av vad som i dag gäller för vargarna i Sverige. Denna population har först antagits vara helt isolerad ($m=0$) under ett antal generationer till dess att inavelsgraden ökat till 30% ($F=0.3$), ett värde som förefaller rimligt realistiskt för dagens population. Isoleringen antas därefter brytas, och 1-20 genetiskt effektiva immigranter tillförs populationen varje generation; som jämförelse visas även den förväntade utvecklingen vid fortsatt total isolering (0 immigranter). Den förväntade förändringen av inavelsgraden har beskrivits för de nästkommande 20 generationerna (c. 100 år). Vi har även här begränsat analysen till två ytterlighetsfall, dvs. dels när utbytet sker med en oändligt stor population (Fig. 2a), och dels när det sker med en population som är lika stor som den svenska ($N_e=50$; Fig. 2b).

I det fallet där invandrarna kommer från en oändligt stor population förväntas all immigration resultera i en successivt minskande inavel, och den hastighet med vilken inaveln reduceras är starkt beroende av immigrationsfrekvensen, speciellt i början av förloppet (Fig. 2a). Rent generellt krävs kontinuerlig invandring av ett förhållandevis stort antal djur under en längre tidsperiod för att inaveln ska minska till nivåer runt 5% eller 10%. Exempelvis behövs 4-5 effektiva immigranter per generation under 10 generationer (ungefär 50 år) för att få ner inaveln till en nivå under 10% ($F<0.10$). Det ska samtidigt noteras att även relativt låga immigrationsfrekvenser snabbt resulterar i en väsentligt lägre inavelsgrad än vid total isolering (Fig. 2a).

I det andra ytterlighetsfallet, där endast två populationer av samma storlek utbyter migranter, är reduktionen av inaveln p.g.a. invandring väsentligt mindre. Inavelsminskningen är dessutom bara tillfällig, och förloppet vänder efter ett antal generationer, varefter inaveln återigen kommer att öka (Fig. 2b). Förklaringen är att de båda populationerna totalt bara omfattar 100 effektiva individer, och detta kommer efter hand obönhörligen att resultera i en ackumulering av inaveln oavsett vilken grad av migration som föreligger.

Spridning av enskilda skadliga arvsanlag

Flera defekter som hos hund har konstaterats eller förmodas vara ärftliga förekommer i den vilda svenska vargpopulationen (se ovan). Exempelvis har alltså flera fall av kryptorchism, hemivertebr (defekt på ryggraden som kan leda till förlamning), hjärtfel och njurfel observerats. Såväl hemivertebr som kryptorchism anses orsakas av enskilda recessiva arvsanlag hos flera hundraser (Räikkönen et al. 2006; CIDD 2000). Med recessiv menas att arvsanlaget måste förekomma i dubbel uppsättning (nedärvas från både modern och fadern) för att defekten ska visa sig. Detta tyder på att enskilda, negativa arvsanlag fått en stor spridning i dagens vargpopulation. En sådan spridning är helt enligt förväntan eftersom stammen är grundad på endast fyra individer (där tre stått för den absolut övervägande majoriteten av det genetiska bidraget och den fjärde individen vandrade in helt nyligen och reproducerade sig första gången 2008) och inaveln och den genetiska driften är stark. Den naturliga selektionen verkar visserligen för att reducera förekomsten av skadliga arvsanlag genom att individer som bär dem i dubbel uppsättning reproducerar sig sämre, men selektionen sätts till stor del ur spel i en liten population.

Om den svenska vargpopulationen fortsätter att vara liten kan vi förvänta oss en ökad spridning av enskilda, negativa anlag som leder till sjukdomar och skador. Effekterna blir precis desamma som i djurparkspopulationen av varg där ett enskilt anlag som orsakade blindhet spreds i hela populationen i slutet av 1980-talet (Laikre 1999). Även i enskilda hundraser florerar olika ärftliga skador orsakade av enskilda anlag (bland annat hemivertebr och kryptorchism) som spridits i hög frekvens genom att enskilda individer fått stora mängder avkommor.

Ju mindre en population är desto starkare blir den genetiska driften, och den naturliga selektionen sätts i ökande omfattning ur spel. Det blir alltså svårare att bli av med skadliga arvsanlag ju mindre populationen är. För att illustrera detta fenomen har vi antagit en situation som liknar den i dagens vargstam:

1. Det finns flera recessiva skadliga arvsanlag i populationen som nått hög spridning.
2. Vi har antagit 10 sådana loci och en startfrekvens skadliga anlag om 0.2 respektive 0.3.
3. Vi antar en fitness-sänkning om 50% hos homozygoter för enskilda arvsanlag. Homozygoterna reproducerar sig alltså bara hälften så bra som andra.

Dessa antaganden förefaller inte orealistiska för dagens vargstam. Flera defekter och allmän inavelsdepression har upptäckts vilket talar för att ett stort antal loci är inblandade (sannolikt fler än tio). Exempelvis kryptorchismen har upptäckts hos 8 av 105 undersökta hanvargar vilket tyder på en frekvens om minst 0.27 av anlaget. Selektionen antas vara relativt stark (50%), vilket är ett antagande som tenderar att underskatta, snarare än överskatta, sannolikheten för ökning av frekvensen skadliga arvsanlag i en population av liten effektiv storlek.

Vi har under dessa antaganden simulerat spridning av tio skadliga arvsanlag (ökning eller minskning av startfrekvensen 0.2 respektive 0.3) under 100 år (20 varggenerationer) under olika effektiva populationsstorlekar. Resultaten visas i Figur 3 där sannolikheten för att ett eller flera av de tio skadliga anlagen ökar i frekvens har plottats mot effektiv storlek.

Om N_e är 25 är sannolikheten för ökning av skadliga arvsanlag i ett eller flera av tio loci 80 respektive 65 procent för startfrekvenserna 0.2 och 0.3. Motsvarande siffror för $N_e=100$ är 53 respektive 11 procent. För en effektiv storlek om $N_e=200$ är sannolikheterna för en ökning endast 22 procent vid startfrekvensen 0.2 och nästan noll (0) vid startfrekvensen 0.3. Resultaten illustrerar vikten av en relativt stor genetiskt effektiv storlek för att den naturliga selektionen ska kunna verka och minska förekomsten av skadliga arvsanlag som orsakar sjukdomar och defekter i populationen.

Sammanfattande kommentarer

Den svenska vargpopulationen är långt ifrån genetiskt livskraftig. Den är kraftigt inavlad och har en extremt smal genetisk bas. Den uppvisar tydliga tecken på inavelsdepression – skador och nedsatt livskraft till följd av inavel. Vi bedömer situationen som genetiskt akut.

Livskraftig population: Det råder stor vetenskaplig enighet kring att det krävs en effektiv storlek om 500-5000 för att en isolerad population ska betraktas som långsiktigt livskraftig i genetiskt hänseende. För vargens del skulle detta motsvara en verklig storlek av tusentals eller tiotusentals djur.

Om en vargpopulation av den storleken (tusentals djur) inte anses politiskt realistisk för Sverige eller den skandinaviska halvön - men det politiska åtagandet att hålla ett livskraftigt bestånd av varg i Sverige ligger fast - måste de svenska vargarna utgöra en del av en större livskraftig population som sammantaget ger en effektiv storlek på 500-5000. För att detta ska fungera måste Sverige ta sin del av ett multinationellt ansvar där två eller flera länder enas om att varje land ska värna om en inhemska population som *i*) är tillräckligt stor för att vara demografiskt och genetiskt livskraftig i ett kortare tidsperspektiv (t.ex. 100 år), och som *ii*) tillåts ha så stor kontakt med en eller flera övriga populationer att den "internationella" total-populationen som helhet kan betraktas som genetiskt livskraftig.

Oacceptabel inavelsnivå: Det mest akuta är att bryta den starka inaveln i vargpopulationen. Strävan bör vara att få ner den genomsnittliga inavelsnivån i populationen till 5-10 procent. Enligt vår uppfattning bör detta ske inom 1-4 varggenerationer (5-20 år). Beroende på att läget tillåtits utvecklas till en så extrem situation kommer omfattande invandring/införsel av genetisk material att krävas för att bryta och reducera inaveln till denna nivå. Om fler av de vargar som vandrat in tidigare under åren inte avlivats utan tillåtits att delta i aveln hade dagens situation varit bättre och inte krävt lika långtgående åtgärder.

Vad gäller nödvändig införsel av genetiskt material kan generellt sägas att 1) ju mindre den svenska populationen är, desto mer invandring/införsel av individer kommer att behövas; 2) ju mindre vargpopulationerna i Finland/Ryssland är, desto mer utbyte kommer att krävas; 3) utbytet behöver vara kontinuerligt, det räcker inte med enstaka insatser, och 4) det handlar om ett relativt stort utbyte jämfört med det som hittills förekommit.

Våra analyser visar att för att på en generation (c. 5 år) halvera inaveln från nuvarande nivå på $F \approx 0.3$ till $F \approx 0.15$ krävs 10-15 genetiskt effektiva invandrande vargar per generation (med "genetiskt effektiv" avses en individ som verkligen deltar i aveln och sprider sina gener) även

under det mest gynnsamma scenariot där invandringen antas ske från en oändligt stor population (Fig. 2a). För att under en 20-årsperiod (4 generationer) få ner inaveln under 10% krävs i storleksordningen 5-10 genetiskt effektiva immigranter per generation.

Bibehållen genetisk variation: Våra analyser visar att utan immigration måste den svenska vargpopulationen uppgå till minst 1000 individer för att målsättningen att bevara 95% av den genetiska variationen i minst 100 år ska kunna uppfyllas. Om den svenska populationen ska hållas på en så låg nivå som 200 individer kommer målet om att bevara 95% av variationen enbart att kunna uppfyllas om minst 4 genetiskt effektiva individer invandrar varje generation från en stor population.

Skötsel med hjälp av stambok: Stora forskningsresurser har lagts på kartläggningen av vargens genetik vilket resulterat i att en ”stambok” med kända släktskapsförhållanden mellan en stor andel av alla vilda vargar idag föreligger. Detta material måste användas i förvaltningen, och det bör göras ansträngningar att göra ”stamboken” mer komplett. Det är inte rimligt att tillåta avskjutning av individer som är av stor genetisk vikt i populationen. Individer av stor genetisk vikt har låg mean kinship (genomsnittlig släktskapsgrad) i relation till övriga individer. Så vitt vi vet har inte mean kinship beräknats för dagens vargar, men detta bör snarast utföras så att de genetiskt viktigaste individerna i populationen kan identifieras. Stamboksinformationen förefaller underutnyttjad. Det är centralt att den förvaltas och används vetenskapligt och i förvaltningen på ett optimalt sätt. Informationen bör göras enkelt tillgänglig för en bredare grupp forskare och förvaltare.

Ökad immigration: För att möjliggöra genetiskt effektiv immigration till den svenska vargpopulationen finns flera alternativ: 1) skapa korridorer där vargarna har en fristad och ingen avlivning får ske så att naturlig immigration kan ske, 2) förflytta invandrande vargar som ”hamnar snett” och inte når den svenska populationen via korridoren, 3) infånga och förflytta vargar från Finland/Ryssland till den svenska populationen, och/eller 4) inseminera alfatikar med sperma från obesläktade individer.

Alternativen diskuteras utförligt i bilagan från Leverantör 1. En minimiåtgärd enligt vår åsikt är att skapa korridorer och se till att invandrande individer inte avlivas utan når den svenska populationen. Alternativ 3 förefaller tveksamt av flera skäl. Bland annat kommer den svenska populationen utan en migrationskorridor som möjliggör utbyte i båda riktningarna att utgöra en ”genetic sink”-population. Det vill säga den kommer att konsumera genetiskt material från intilliggande områden men inte bidra med material till dessa bestånd. Detta kan inte anses som en genetiskt uthållig förvaltning.

Referenser

Allendorf, FW & Ryman, N. 2002. The role of genetics in population viability analysis. In: Beissinger, S.R. and D.R. McCullough (eds). *Population Viability Analysis*, pp. 50-85. University of Chicago Press, Chicago.

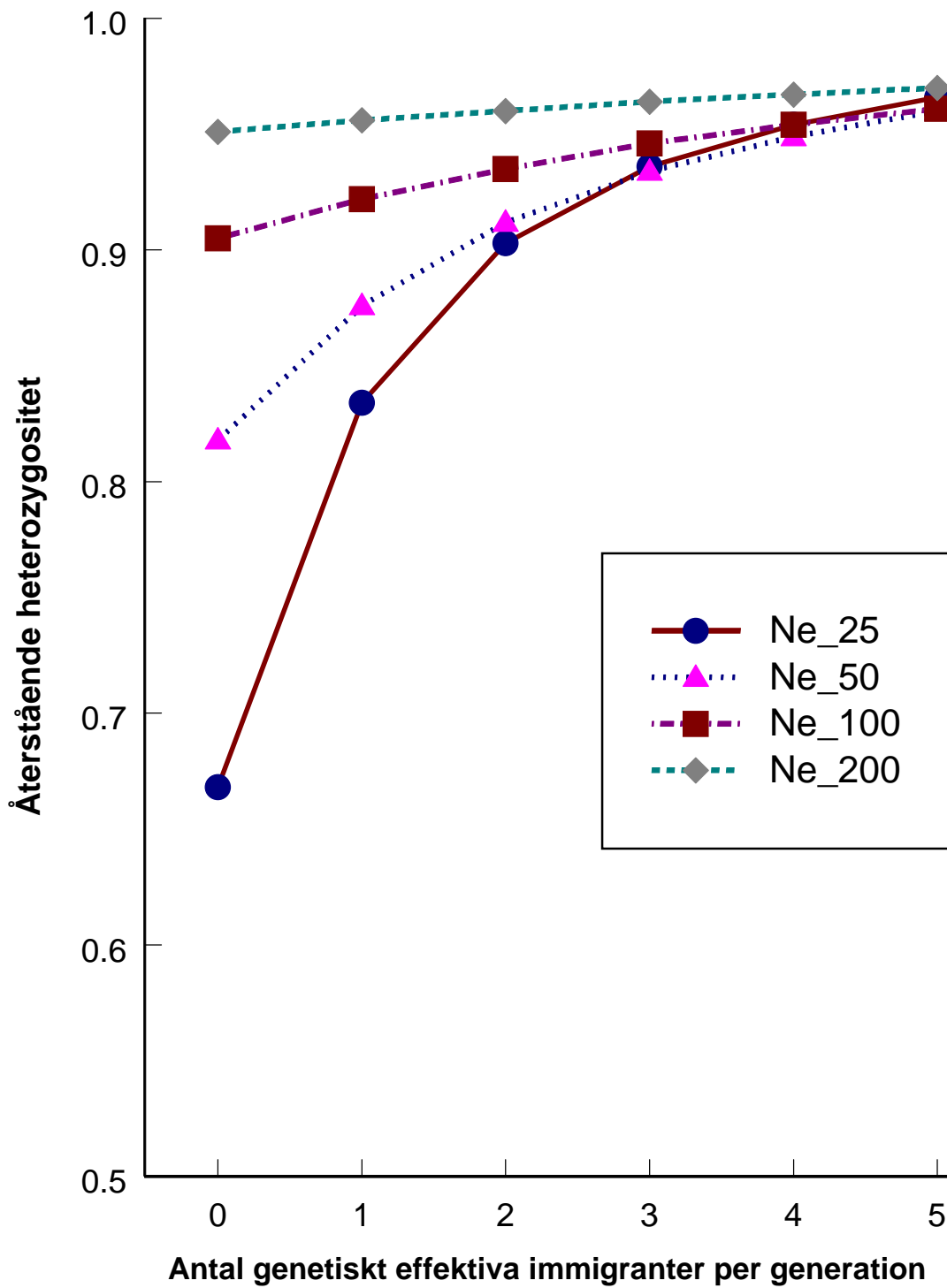
Andrén, H, Ebenhard, T, Ellegren, H, Ryman, N & Sæter, B-E. 1999. Rapport från Arbetsgruppen för Rovdjursutredningen. Bilagor till Sammanhållen rovdjurspolitik. Slutbetänkande av Rovdjursutredningen SOU 1999:146.

- Aspi, J, Roininen, E, Ruokonen, M, Kojola, I & Vilà, C. 2006. Genetic diversity, population structure, effective population size and demographic history of the Finnish wolf population. *Molecular Ecology* 15: 1561–1576.
- Aspi, J, Roininen, E, Kiiskila, J, Ruokonen, M, Kojola, I., Bljudnik, L, Danilov, P, Heikkinen, S & Pulliainen, E. 2008. Genetic structure of the northwestern Russian wolf populations and gene flow between Russia and Finland. *Conservation Genetics* doi 10.1007/s10592-008-9642-x.
- Bensch, S, Andrén, H, Hansson, B, Pedersen, HC, Sand, H, Sejberg, D, Wabakken, P, Åkesson, M & Liberg, O. 2006. Selection for heterozygosity gives hope to a wild population of inbred wolves. *PLoS ONE*:1-7.
- CIDD (Canine Inherited Disorders Database) 2000. <http://www.upei.ca/cidd/>
- Ellegren, H, Savolainen, P & Rosen, B 1996. The genetical history of an isolated population of the endangered grey wolf *Canis lupus*: a study of nuclear and mitochondrial polymorphisms. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B* 351: 1661-1669.
- Flagstad, Ø, Walker, CW, Vilà, C, Sundqvist A-K, Fernholm, B, Hufthammer AK, Wiig, Ø, Koyola, I & Ellegren, H. 2003. Two centuries of the Scandinavian wolf population: patterns of genetic variability and migration during and era of dramatic decline. *Molecular Ecology* 12: 869-880.
- Laikre, L. 1999. Hereditary defects and conservation genetic management of captive populations. *Zoo Biology* 18:81-99.
- Laikre, L, & Ryman, N. 1991. Inbreeding depression in a captive wolf (*Canis lupus*) population. *Conservation Biology* 5:33-40.
- Laikre, L, Larsson, LC, Palmé, A, Charlier, J, Josefsson, M, & Ryman, N. (2008). Potentials for monitoring gene level biodiversity: using Sweden as an example. *Biodiversity and Conservation* 17:893-910.
- Laikre, L, Ryman, N & Thompson, EA. 1993. Hereditary blindness in a captive wolf (*Canis lupus*) population: frequency reduction of a deleterious allele in relation to gene conservation. *Conservation Biology* 7:592-601.
- Liberg, O, Andrén, H, Pedersen, C-H, Sand, H, Sejberg, D, Wabakken, P, Åkesson, M. & Bensch, S. 2005. Severe inbreeding depression in a wild wolf *Canis lupus* population. *Biology Letters* 1: 17-20.
- Räikkönen, J, Bignert, A, Mortensen, P & Fernholm, B. 2006. Congenital defects in a highly inbred wild wolf population (*Canis lupus*). *Mammalian Biology* 71: 65-73.
- Seddon, JM & Ellegren, H 2004. A temporal analysis shows major histocompatibility complex loci in the Scandinavian wolf population are consistent with neutral evolution. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 271:2283-2291.
- Seddon, JM, Parker, HG, Ostrander, EA & Ellegren, H. 2005. SNPs in ecological and conservation studies: a test in the Scandinavian wolf population. *Molecular Ecology* 14: 503-511.
- Seddon, JM, Sundqvist, A-K, Björnerfeldt, S & Ellegren, H. 2006. Genetic identification of immigrants to the Scandinavian wolf population. *Conservation Genetics* 7:225-230.
- SKK (Svenska kennelklubben) 2006. Protokoll från Svenska kennelklubbens svlskommittée nr 1-2006.
- Strong, L.C. 1978. Inbred mice in science. Pages 45-67 in H.C. Morse III, editor. *Origins of inbred mice*. New York Academic Press, New York.
- Sundqvist, A-K, Ellegren, H, Olivier, M & Vilà, C 200. Y chromosome haplotyping in Scandinavian wolves (*Canis lupus*) based on microsatellite markers. *Molecular Ecology* 10:1959-1966.

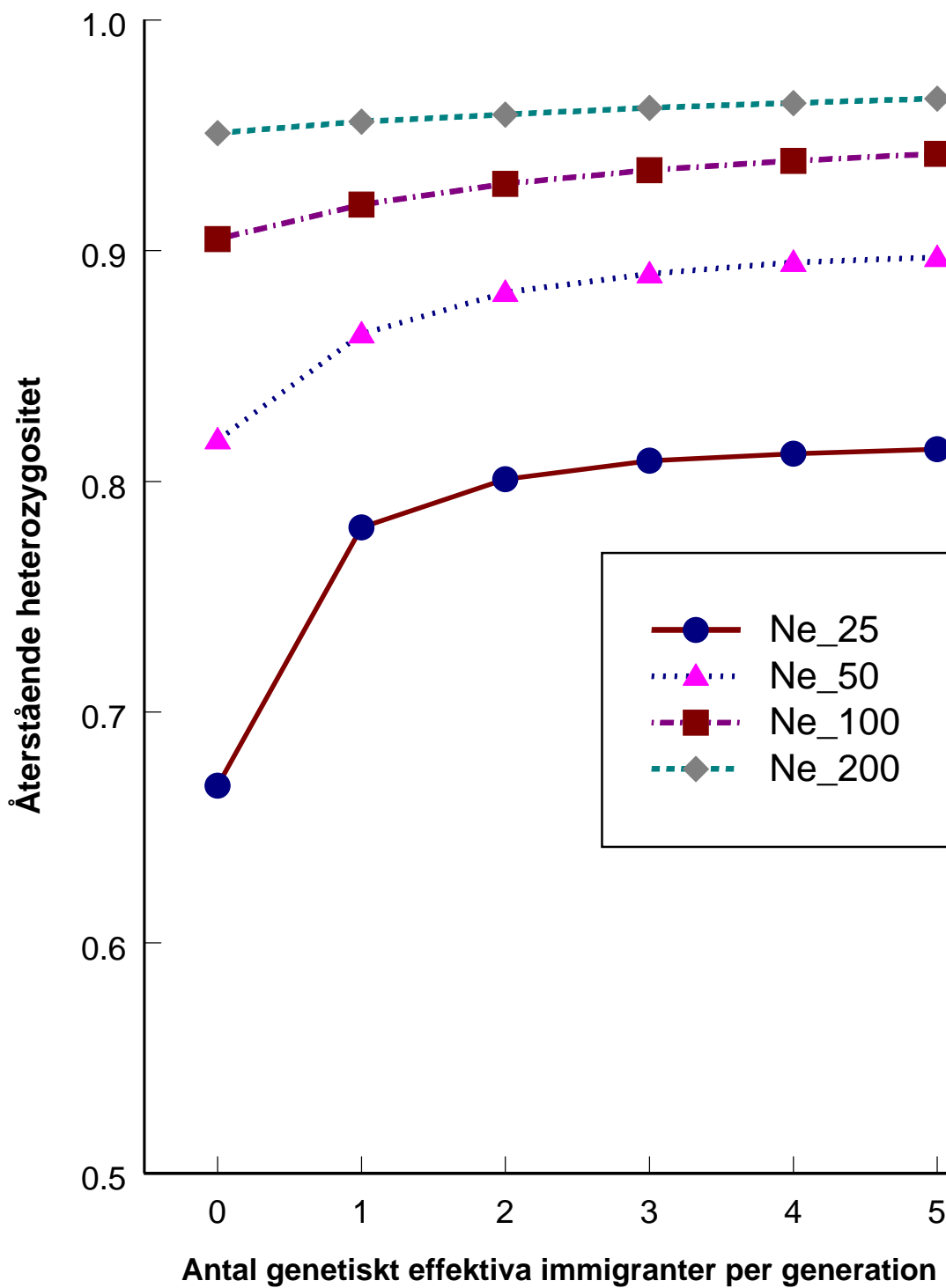
Sundqvist, A-K, Ellegren, H & Vilà, C. 2008. Wolf or dog? Genetic identification of predators from saliva collected around bite wounds on prey. *Conservation Genetics* 9:1275-1279.

Vilà, C., Sundqvist, A.-K., Flagstad Ø, Seddon, J., Björnerfeldt, S., Kojola, I., Casulli, A., Sand, H., Wabakken, P., Ellegren, H. Rescue of a severely bottlenecked wolf (*Canis lupus*) population by a single immigrant. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 270:91-97.

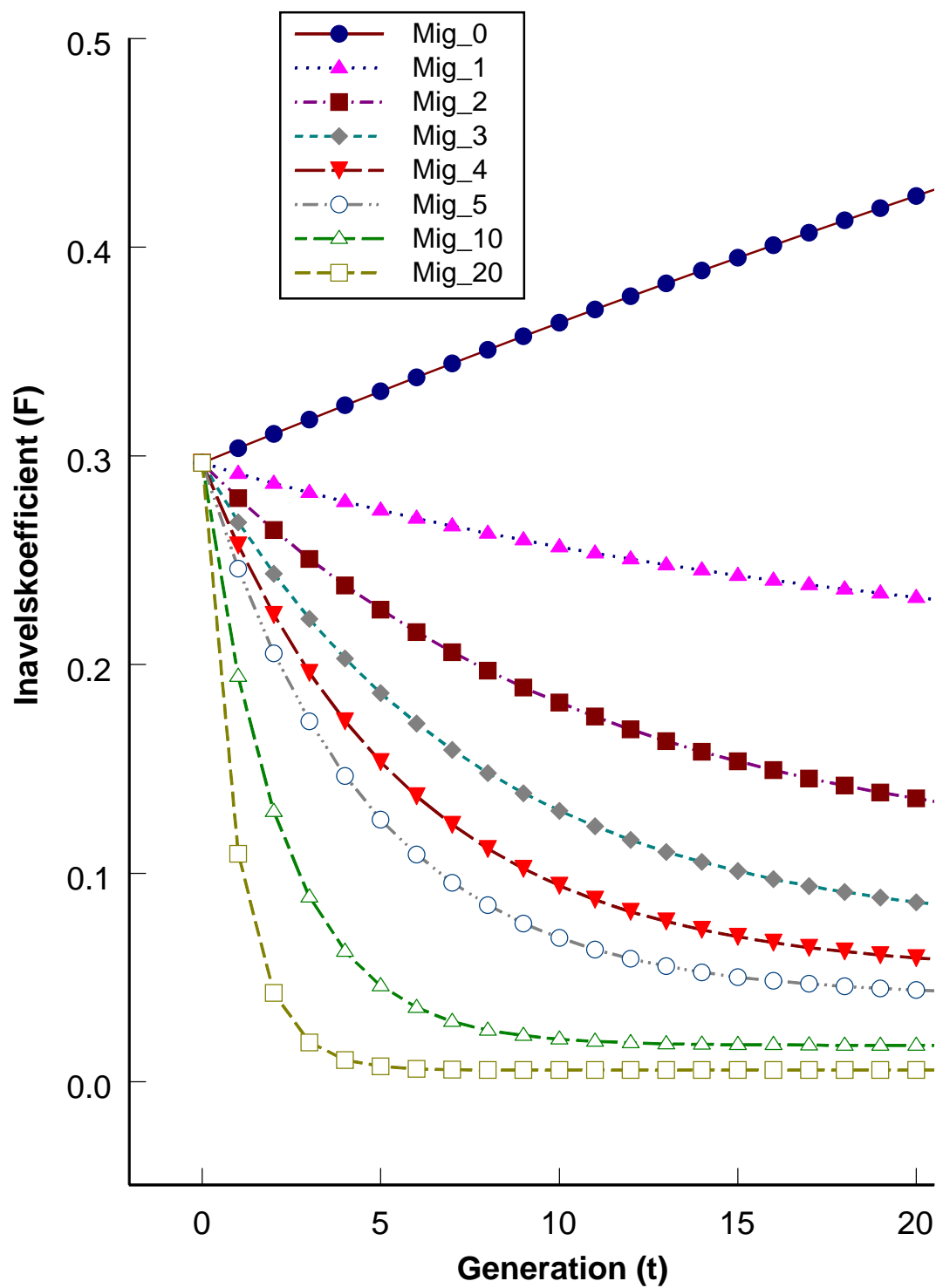
Wright, S. 1977. *Evolution and the genetics of populations. A treatise in four volumes. Volume 3. Experimental results and evolutionary deductions.* The University of Chicago Press, Chicago and London.



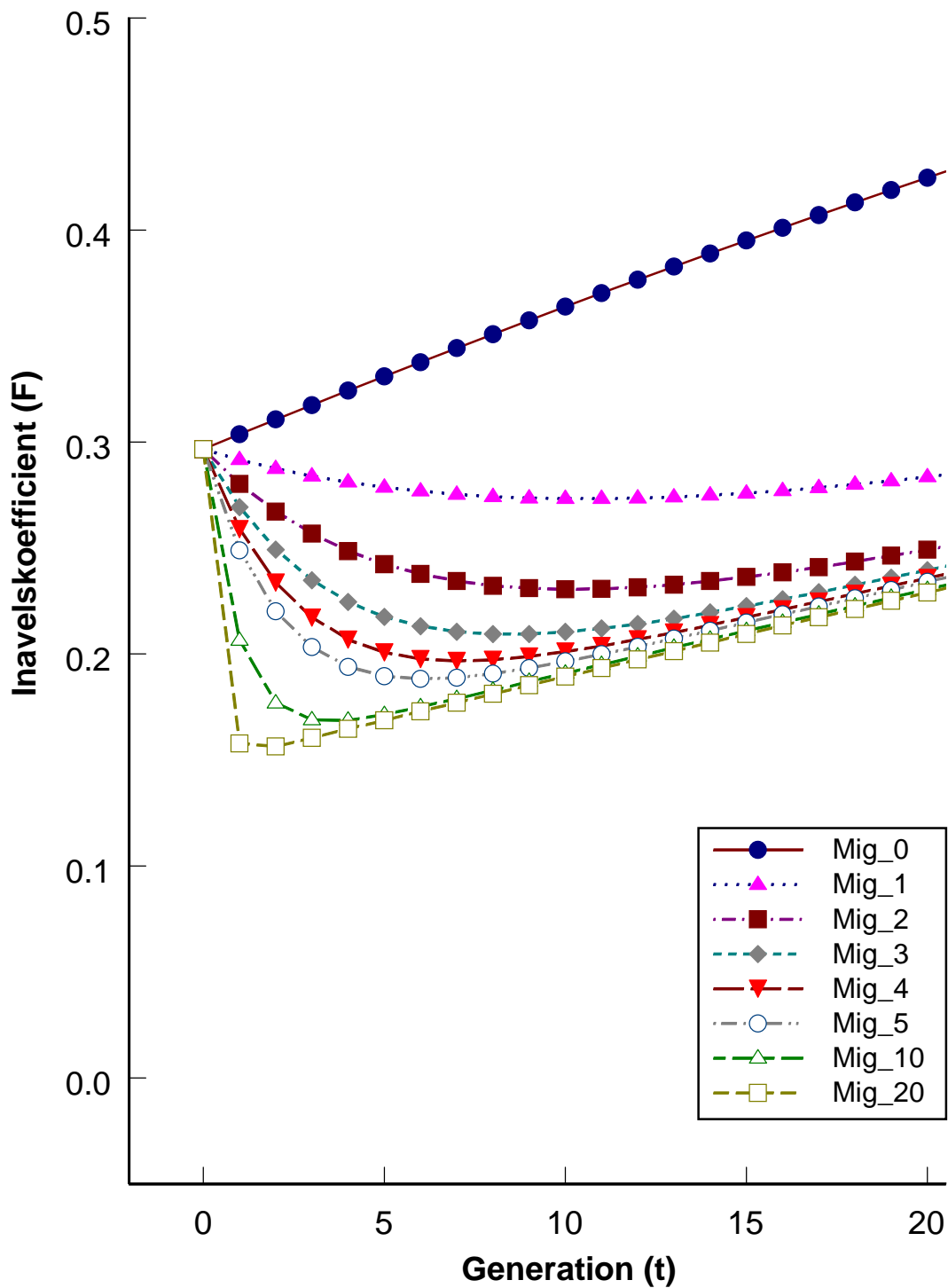
Figur 1a. Återstående heterozygositet [$H(t=20)/H(t=0)$] efter 20 generationer (c. 100 år) vid olika N_e och m . Immigration från en oändligt stor population.



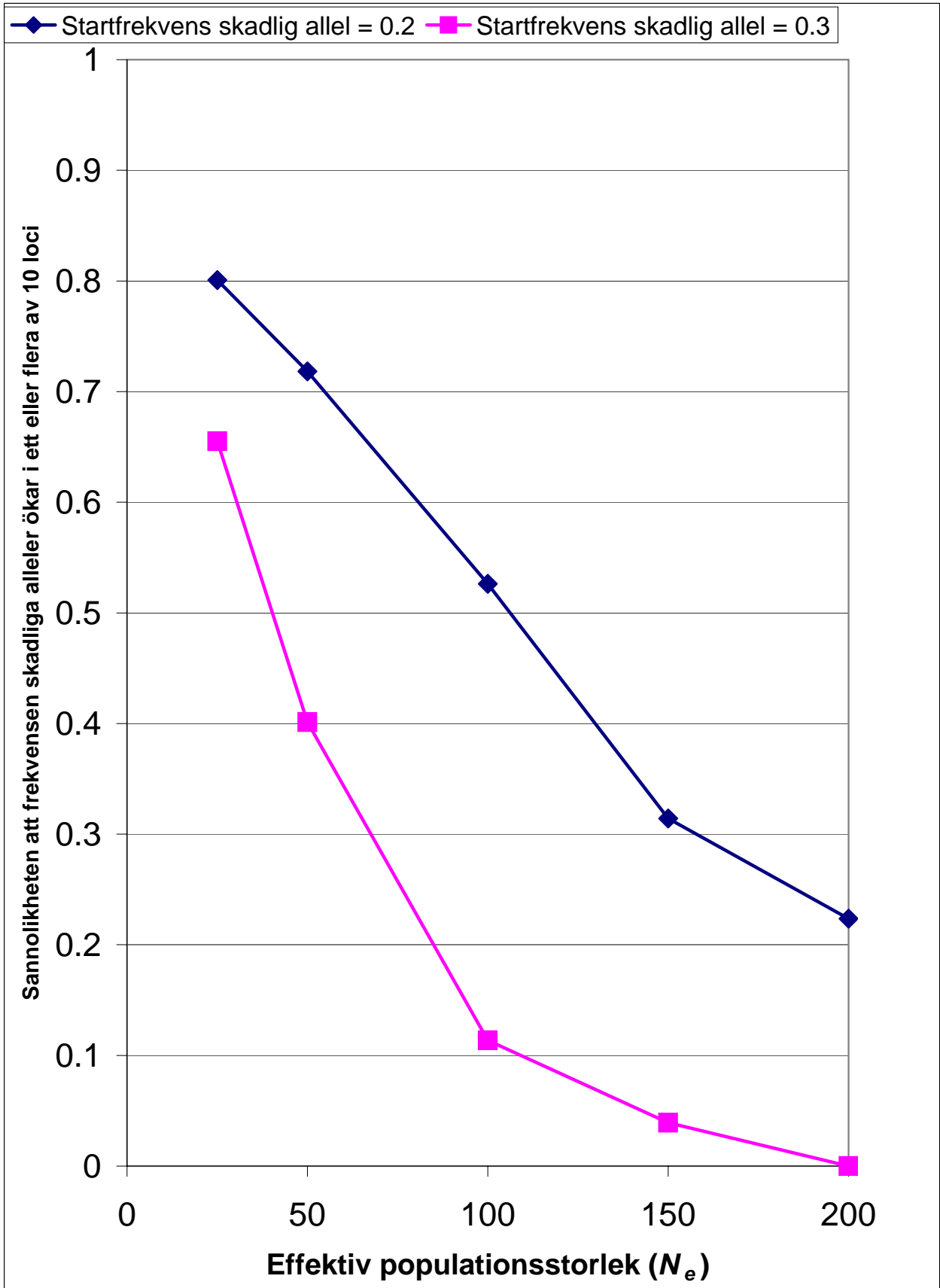
Figur 1b. Återstående heterozygositet [$H(t=20)/H(t=0)$] efter 20 generationer (c. 100 år) vid olika N_e och m . Immigration från en population med samma effektiva storlek.



Figur 2a. Förändring av F över 20 generationer (c. 100 år) vid olika antal immigranter per generation (0-20) från en oändligt stor population. Mottagande population har $N_e=50$.



Figur 2b. Förändring av F över 20 generationer (c. 100 år) vid olika antal immigranter per generation (0-20) från en population av samma storlek ($N_e=50$).



Figur 3. Sannolikheten att frekvensen skadliga alleler ökar i ett eller flera av 10 loci. Initiala frekvensen av den skadliga allelen i varje locus är 0.2 eller 0.3. Selektionen mot homozygoter är $s=0.5$.