



UPPSALA  
UNIVERSITET

# Genetik och inavel hos den Svenska vargen



Robert Aspgren

---

Degree project in biology, Master of science (2 years), 2012

Examensarbete i biologi 30 hp till masterexamen, 2012

Institutionen för biologisk grundutbildning

Handledare: Jacob Höglund

Extern Opponent: Kim Karlsson Moritz

# Sammandrag

Inom bevarandebiologi har man mer och mer uppmärksammat vikten av organismernas genetik. Hur en organism lever, förökar sig, ser ut och så vidare bestäms delvis av dess genetiska uppsättning. En individs överlevnad beror med andra ord på dess genetik. En individ som lider av inavelsdepression har lägre fitness, detta på grund av att den är produkten av en närbesläktad parning det vill säga inavel. Detta kan ha olika orsaker, men en av huvudorsakerna är förlusten av heterozygositet och fixerandet av letala alleler. Inavelsdepression är mer en regel än ett undantag för små och isolerade populationer, som den svenska vargpopulationen.

Detta projekt är uppdelat i två delar, där den första delen bör ses som en sammanfattning av senare års forskning och resultat inom bevarandebiologi med inavel som grund. Denna del bör kunna användas som grundmaterial för beslutstagare inom alla områden som direkt eller indirekt berör naturvård och bevarandet av hotade arter för att snabbt och enkelt kunna få en inblick och en bild på resultaten från de senare årens forskning och framsteg inom naturvård och bevarandebiologi.

Den andra delen är mer inriktad på varg och främst den Svenska vargpopulationen. Här kommer först en beskrivning av vargens biologi, ekologiska betydelse mm. Därefter inriktar jag mig mer på den Svenska vargen och de försök som gjorts för att minska dess inavel. Till sist har jag utformat egna simuleringar med denna population som grund. Beslutet att införa licensjakt på den svenska vargpopulationen i ett bevarandesyfte har både risats och rosats och fångade min uppmärksamhet. Mina simuleringar med två olika jaktscenarier, med licensjakten som bas, visade att denna form utav jakt inte har gynnat den Svenska vargflockens genetik utan förmodligen gjort den ännu sämre.

# Inledning

En liten population, vare sig det rör sig om djur, växter eller andra organismer kan vara väldigt skör mot förändringar i dess miljö. En population som är liten och även isolerad från andra populationer av samma art är förmodligen även inavlad. Inavel är därför ett förmodat stort problem för en sådan population. Även om en liten population är känslig och kan gå under på grund av fler orsaker än inavel är konsekvenserna av en historia av inavel dock till en stor nackdel för en population, på grund av den genetiska lasten. Detta gäller även om populationen i fråga lyckats öka i individantal.

Med inavel menar man att en organism parar och förökar sig med en närbesläktad individ (Hedrick & Kalinowski 2000). Detta leder till inavelsdepression, som i sin tur drabbar avkomman hos dessa två närbesläktade individer och definieras som minskning av fitness hos densamma (Hedrick & Kalinowski 2000). Med fitness menas här till exempel en individs överlevnad, tillväxt och fertilitet, både för individen själv och även dess avkomma (Cummings & Klug 2005). Det kan finnas många orsaker till att en liten population dör ut, dock tros inavelsdepression vara en stor del.

Det finns många orsaker till att en population blir mindre. Det kan vara allt från habitatminskning, fragmentering, tjuvskytte och andra liknande mänskliga påverkningar till inomartskonkurrens, plötslig naturlig miljöförändring eller att dess föda minskar. En liten population drabbas snabbare av inavel än vad en stor population gör. För att en population, liten som stor, inte ska bli inavlad, eller i alla fall ha lägre risk för det, krävs det att den hela tiden får ett genetiskt utbyte från andra populationer. En av de främsta orsaker som kan leda till inavel är fragmentering av habitat. Om en population blir isolerad och därigenom förlorar det genetiska utbytet med andra populationer av samma art genom förlusten av immigranter kommer denna population att bli mer och mer inavlad. Även om många organismer har ett förmodat ”inbyggt skydd”, som gråvargen, mot att föröka sig med närbesläktade individer är förmodligen driften att föra sina gener vidare till nästa generation starkare (VonHoldt *et al.* 2008).

I en idealisk population är den genetiska variationen stor. Denna variation är viktig för en populations förmåga att överleva både små och stora förändringar i miljön. En inavlad och isolerad population förlorar den variationen - genetisk drift - som den en gång hade och därigenom sin förmåga att stå emot och hantera förändringar i miljön.

Den svenska gråvargen, det vill säga den fennoskandiska vargen, består idag av en liten population. Varje vinter sammanställs en rapport över antalet vargar i Sverige och Norge (Ulv i Skandinava). Vintern 2010/11 hade man kommit fram till att det fanns ca 235-266 vargar i Sverige (Wabakken *et al.* 2011). Sedan 1966 är vargen fridlyst i Sverige, men fram till dess var det tillåtet att jaga den. På 1960-talet ansågs den svenska vargen vara utrotad. 1966 hittade man däremot ett producerande par som troligtvis emigrerade från den stora Finsk/Ryska populationen (Liberg *et al.* 2005). År 1991 immigrerade en ny varghane till den svenska vargpopulationen och bidrog med nytt genetiskt material till den redan befintliga vargpopulationen. Dessa tre vargar är grunden för dagens vargstam i Sverige

Tidigare har inavel och inavelsdepression varit svårt att mäta och är fortfarande svårt att mäta i naturliga populationer. Genom att göra en stamtavla för en population kan man räkna ut dess inavelskoefficient. Inavelskoefficienter definieras som sannolikheten att en individs båda alleler är densamma och därigenom härstammar från en och samma allel (Charlesworth & Willis 2009). Dock har Liberg *et al.* (2005) med hjälp av nya molekylära tekniker lyckats framställa en stamtavla för den svenska vargpopulationen som sträcker sig från år 1983 till 2002. Här har de spårat släktskapen mellan individer från de som lever idag till de tre ursprungsvargarna. Sedan har de räknat ut inavelskoefficienten för dessa. De första åren parade sig helsyskon med varandra, vilket ledde till en hög inavelskoefficient. Inavelskoefficienten minskade däremot relativt mycket när den immigrerade hanen introducerades till den då väldigt lilla vargpopulationen som fanns. Dock ökade den igen efter några år och vid slutet av Libergs stamtavla (Liberg *et al.* 2005) det vill säga år 2001-02 låg inavelskoefficienten mellan 0,188 – 0,402 där merparten var över 0,25, ett värde som överrensstämmer med helsyskonparning.

Liberg och hans kollegor (Liberg *et al.* 2005) fann även en väldigt stark korrelation mellan valparnas överlevnad och inavelskoefficienten. En ökning på 0,1 för inavelskoefficienten gjorde att överlevnaden för valparna minskade med 1,15 vilket i sin tur minskar populationstillväxten med 0,08. Detta indikerar då att om den genomsnittliga inavelskoefficienten skulle ligga på 0,48 skulle populationstillväxten vara 1, det vill säga, ingen ökning av populationen skulle ske.

När denna studie gjordes var den enda nya immigranten till den befintliga populationen på 13 år denna hane som kom 1991. Däremot har det efter denna studie kommit några nya vargar till Sverige. Dock har bara en av dessa överlevt och förökat sig (Hedrick & Fredrickson 2010). Detta gör den svenska vargpopulationen till en liten och även isolerad population vilket ökar risken för inavel.

Denna uppsats sammanfattar senare års forskning och resultat inom bevarandebiologi med inavel som grund. Huvudfokus ligger på varg och främst den svenska vargpopulationen och de försök som gjorts för att minska dess inavel. Jag har också utformat egna simuleringar med denna population som grund. Beslutet att införa licensjakt på den svenska vargpopulationen i ett bevarandesyfte har både risats och rosats och fångade min uppmärksamhet. Min frågeställning är om dagens vargjakt har någon effekt (positiv eller negativ) på inavelskoefficienten hos den svenska vargpopulationen. Kan effekten förstärkas i något av de två jaktscenarierna? Vad kan göras för att förbättra den? Kan någon effekt av inavelsdepression förväntas på populationsutvecklingen i de olika scenarierna?

# Material och metoder

## Litteratursök

Litteratursökningen i detta projekt har utgått från inavel och problematiken som det medför. Jag har gått igenom en mängd olika ord och begrepp och försökt koppla dem till hur de påverkar och påverkas av olika populationers levnadssätt och historia.

## Simuleringar

Jag har två olika jaktscenarier där den första går ut på att slumpmässigt och den andra på att kontrollerat skjuta av ett visst antal individer i en hypotetisk population. Det slumpmässiga uttaget är utformat för att påminna om dagens licensjakt på varg medan det kontrollerade uttaget är utformat för att försöka avverka de individer i populationen med högst inavelskoefficienter. Innan själva avskjutningen sker i de två olika jaktscenarierna räknas ett medelvärde på inavelskoefficienten ut. Sedan utförs samma sak efter avskjutningen för att kunna jämföra de båda och på så sätt se en eventuell skillnad före och efter men även för att försöka bedöma om kontrollerad jakt är bättre eller sämre än den mer slumpmässiga formen av jakt vi har idag

Med hjälp av Libergs stamtavla (Liberg *et al.* 2005) och dess inavelskoefficienter kunde min hypotetiska population göras lik den riktiga vargpopulationen för att lättare kunna jämföra mina resultat med Libergs stamtavla.

Jag simulerade även vad som händer med en stängd population över tiden. Den svenska vargpopulationen är mer eller mindre en stängd population och syftet var att se vad som händer med en liknande population över tiden och jämföra detta med mina andra resultat och dagens vargpopulation för att på så vis utvärdera överlevnadschanserna för vargpopulationen.

De program jag använde var *Populus* som är utformat utav D. N. Alstad vid universitetet i Minnesota (Alstad 2012) och *Microsoft Excel* (Microsoft 2012).

*Populus* använde jag för att kunna se vad som händer med en stängd population över tiden med inavel som utgångspunkt. Detta för att se hur inaveln förändras i den stängda populationen över tiden vid olika fasta betingelser som antal generationer, populationsstorlek och startvärde för F. *Populus* valdes på grund av att det är lättöverskådligt och att det är lämpat för mitt ändamål. Dessutom hade jag Libergs publicerade resultat (Liberg *et al.* 2005) på hur inaveln i den svenska vargpopulationen förändrades vid introducerandet av en ny obesläktad individ. Dessa resultat kunde jag jämföra med resultaten från *Populus*.

*Microsoft Excel* använde jag till att se hur två olika jaktscenarier påverkar F i en hypotetisk population med framslumpade F-värden för varje individ. Jag ville se hur medel-F för hela populationen påverkades vid jakt, om det minskade eller ökade och vilket av de båda scenarierna som uppnådde bäst resultat. De faktorer jag valde att ändra på var populationsstorleken och antalet individer som avverkades i populationen, dessa två faktorer var alltid lika för de båda jaktscenarierna. Jaktscenarierna är utformade på så vis att de skulle kunna simulera ett verkligt tillvägagångssätt vid bevarandesyften för en population som är inavlad och som man vill minska inaveln hos.

Det första scenariot gick ut på att avverkningen skedde slumpmässigt, dvs utan hänsyn till en enskild individs F-värde, medans det andra gick ut på att avverka de individer med högst F-värden i populationen, dvs en kontrollerad avverkning. Märk här att jag inte gör någon skillnad på ålder, kön eller om individen ingår i ett producerande alfapar eller inte. Dessa faktorer är svåra att skilja på i en simulation som denna, dock är F-värdet för en individ densamma oavsett, vilket gör att svaret blir detsamma.

### Utförande av simuleringar

De grundbetingelser som gäller i *Populus* säger att om jag tex väljer en populationsstorlek på 100 betyder detta att det är 100 individer som parar sig och förökar sig slumpmässigt. Detta är dock inte sant i en vargpopulation (se "Bakgrundsfakta om vargen"). Därför är populationsstorleken satt till en hypotetisk siffra som representerar antalet producerande alfapar i populationen, istället för att inbegripa hela populationen. Jag har därför varit tvungen att räkna ut hur många alfapar/flockar det finns i den Svenska populationen. Jag har valt att räkna med att en flock består av i genomsnitt sju individer och varje flock har ett producerande alfapar. I en population med tex 300 individer, finns det  $300/7$  st flockar (avrundat till närmaste heltal), vilket användes som populationsstorlek i *Populus* när jag gjorde mina beräkningar. Siffran sju som genomsnittlig flockstorlek är egentligen inte självklar då det finns flockar som kan överstiga 20 individer såväl som det finns flockar som består av endast en individ. Räknar man dock att ett alfapar i en totalt sett liten population om 100 – 500 individer i ett stort område som Sverige producerar ca 3 – 7 valpar per år, så ger det en flockstorlek på ca 5 – 9 individer om man förutsätter att individer hela tiden lämnar sin flock för att hitta en egen. Detta ger en genomsnittlig siffra på ca sju individer per flock. Anledningen till att jag hade en bestämd siffra för flockstorleken är också för att jag skulle kunna jämföra mina resultat på hur F förändras med tiden vid olika populationsstorlek.

I *Excel* skapade jag ett arbetsblad vilket jag döpte till avverkningsmodell och som jag sedan programmerade ett makro till, vilket gjorde att jag med ett enkelt knapptryck kunde simulera fram hur många resultat jag ville. Varje nytt knapptryck innebar en ny simulering med nya framslumpade F-värden för varje individ i populationen och därmed helt nya uträkningar och medel-F för de båda jaktscenarierna. Detta gjorde att jag kunde få fram unika resultat för varje simulering så att jag sedan kunde räkna ut ett medelvärde för alla simuleringar för båda jaktscenarierna och på så vis se vilket av de båda jaktscenarierna som var det bästa för populationen utifrån ett bevarandeperspektiv. Jag gjorde totalt 20 simuleringar för varje avverkning som jag sedan räknade ut medelvärdet för.

Genom att ändra populationsstorleken och antalet avverkade individer kunde jag se om man kunde förbättra slutresultatet genom att manipulera dessa faktorer. Detta gjorde jag genom att skapa två olika avverkningsmodeller, där den enda skillnaden var att den ena avverkningsmodellen hade en populationsstorlek på 230 individer (A230) och den andra på 410 individer (A410). Antalet avverkade individer var densamma i båda avverkningsmodellerna. Första avverkningen var på 20 individer i båda avverkningsmodellerna därefter skedde en procentuell ökning för antalet avverkade individer på 24%, 50%, 60%, 70%, 80% och 90% av den totala populationsstorleken. Populationsstorleken för A230 och A410 var alltid 230 och 410 inför varje avverkning och

inför varje avverkning simulerades det fram nya värden för var och en av de 230 respektive 410 individerna. Totala antalet avverkade individer skiljde sig mellan de båda populationerna, med den procentuella ökningen var densamma.

För att mer kunna jämföra resultaten från mina simuleringar med dagens vargpopulation gjorde jag även två olika simuleringsserier (serie 1 och serie 2) för de båda avverkningsmodellerna. I den första serien lät jag F-värdet för individerna variera från 0 – 0,5 men i den andra serien lät jag istället samma värden variera från 0,2 – 0,5 vilket är mer likt situationen för dagens vargpopulation. Detta gjordes för att se hur den svenska vargpopulationen har påverkats av den licensjakt som har skett.

# Resultat och diskussion

När man studerar populationsgenetik studerar man främst inte enskilda individers genetik utan hela populationens genetik och hur den förändras över tiden. Hur den genetiska variationen mellan populationer och inom populationer förändras är viktigt inom bevarandebiologi, när man vill ta reda på hur en population står rent genetiskt, är det stor/liten variation, förekommer inavel osv. Har en population en hög allelfrekvens, dvs hög heterozygositet, har populationen större chans att överleva förändringar i miljön och har även få eller inga inavelseffekter. Är däremot allelfrekvensen låg, dvs hög homozygositet, har den lägre chans att överleva en förändring, just på grund av att den genetiska variationen är låg och de förmodade inavelseffekterna är stora.

## Genetisk variation

En viktig förutsättning för att evolution ska ske är att någon form av selektion sker. Med detta menas att vissa individer har större chans till överlevnad och reproduktion än andra i en population och att det gör en viss genotyp mer framgångsrik än andra. För att selektion ska kunna ske krävs därför en variation individer emellan. Om alla individer vore lika skulle alla ha samma förutsättningar och ingen selektion vore aktuell. Denna variation kan uttryckas på olika sätt, tex storleken på näbben, större chans till reproduktion osv, men det kan också vara dolda recessiva alleler som inte ”syns” förrän de behövs. Med genetisk variation menar man helt enkelt individer som skiljer sig åt genetiskt genom att de har olika genotyper. (Höglund 2009).

Genetisk variation i en population upprätthålls genom att individer migrerar mellan populationer, att mutationer sker (som skapar nya alleler, både bra och dåliga) och att det sker ett genetiskt utbyte mellan genetiskt olika individer av samma art. En population som på ett eller annat sätt blir isolerad och inte får detta utbyte kommer sakta men säkert att förlora sin genetiska variation. Detta sker genom att individer blir mer och mer närbesläktade och därigenom får gradvis mer liknande genetik. Genetisk variation är ofta av betydande vikt för utrotningshotade arter som ofta lever i små och isolerade populationer. Detta gör dem än mer hotade av tex miljöförändringar men även av andra inavelseffekter som kommer av den låga genetiska variationen. Ju mindre en population blir desto snabbare sker minskningen av variation. Detta leder till att populationen hamnar i den negativa utrotningsvirveln (eng. *the extinction vortex*).

Den genetiska variationen hos en population är en nyckelfråga när man talar om bevarandebiologi och den påverkas av en mängd olika mekanismer och händelser. Mekanismer som flaskhals, effektiv populationsstorlek, purging, founder effekt osv. Populationsmängd och genetisk variation hänger även ofta ihop med allelrikedom, polymorfism och heterozygositet. En stor population har högre variation, allelrikedom polymorfism och heterozygositet än en liten population. En sådan population har även högre homozygositet som leder till individer med lägre fitness pga inavelseffekter. För att en liten utrotningshotad population ska få de rätta åtgärderna krävs därför att man kan uppskatta dess genetiska variation.



## **Inavel**

Inavel leder till ökad homozygositet, dvs ändrar frekvensen av genotyper i en population. Även om det tar flera generationer beroende på populationens storlek kommer alla individer att till slut vara homozygota (Cummings & Klug 2005). Dock kommer allelfrekvensen vara densamma oavsett hur inavlad en population blir vilket betyder att inavel i sig inte är en evolutionär mekanism (Laikre *et al.* 1993). När två individer med identiskt ursprung parar sig och får avkommor kan dessa avkommor komma att visa olika spår på inavel som tex hög grad av homozygositet, ytliga defekter, lägre fitness mm (Charlesworth & Willis 2009). Ett av de större problemen är att letala recessiva alleler kan komma att uttryckas och därmed försvaga en redan liten population. Andra märkbara inavelsrelaterade problem är lägre fertilitet. Studier på en vargpopulation i fångenskap i skandinaviska zoo visar tecken på svår inavel i form av lägre reproduktion och överlevnad men även lägre vikt hos avkomman. Vargpopulationen visar även tecken på en ärftlig ögonsjukdom som drabbar vissa individer och gör dem helt eller delvis blinda (Laikre *et al.* 1991).

För att ta reda på hur inavlad en population är använder man sig av *inavelskoefficienten* ( $F$ ). Om  $F = 0$  betyder det att det inte finns några homozygoter i populationen för allelen i fråga. Är däremot  $F = 1$  betyder det att alla individer i populationen är homozygoter.  $F$  definieras som sannolikheten att båda allelerna i en gen har samma ursprung, dvs att de kommer från en och samma individ.

## **Teorier och modeller**

Inavelsdepression definieras som minskningen i medelfitness i en population. Dock är dess styrka och inverkan på populationer väldigt olika beroende på arten i fråga och den genetiska statusen hos denna population men även på vilka genotyper den påverkar (Hedrick & Kalinowski 2000).

Det finns två teorier som beskriver hur fitness kan minska i en inavlad population genom ökad homozygositet (Charlesworth & Willis 2009, Charlesworth & Charlesworth 1999, Höglund 2009). Dessa båda teorier har länge diskuterats och ingen av dem har dock kunnat utesluta den andra (Charlesworth & Willis 2009, Charlesworth & Charlesworth 1999, Höglund 2009). Den ena av dessa två teorier kallas för *overdominance* och beskriver att det finns ett övertag för heterozygoter i populationen. När denna population då blir inavlad minskar antalet heterozygoter och bidrar till inavelsdepression.

Den andra teorin kallas för *dominance hypothesis*. Den säger att inavelsdepressionen beror på dödliga recessiva eller delvis recessiva alleler. Dessa finns alltid närvarande i populationer i olika koncentrationer och uppstår ofta genom mutation (Charlesworth & Willis 2009). När en population blir inavlad ökar homozygositeten och därmed är det större chans att individer kommer att bli homozygota för även dessa dödliga alleler och därigenom ökar inavelsdepressionen (Charlesworth & Charlesworth 1999).

Den teori som verkar vara mer övervägande och vara den som bäst beskriver

inavelsdepression är dominance hypothesis (Höglund 2009, Charlesworth & Charlesworth 1999) även om det fortfarande är svårt att avgöra vilken som är viktigast och att det snarare tros vara en samverkan av de båda (Charlesworth & Willis 2009). Tittar vi på populationer som inte har några tecken på inavel är det svårt att hitta stöd för overdominance. Skulle denna teori gälla skulle det då finnas ett stort överflöd av heterozygoter, men detta är oftast inte fallet (Charlesworth & Willis 2009). Ser man istället på en inavlad population kan man hitta tecken på overdominance.

### **Outbreeding enhancement**

Heterosis är ett fenomen som uppstår då man korsar två redan inavlade populationer med varandra och dess avkomma har då högre fitness än de båda föräldragenerationernas medelvärde, detta har länge använts inom tex jordbruket (Charlesworth & Willis 2009). Heterosis kan även kallas för outbreeding enhancement och är motsatsen till outbreeding depression (Lynch). Att hybridgenerationen får bättre fitness beror på att de recessiva skadliga allelerna maskeras. Säg att den ena av de två inavlade föräldragenerationerna har fixerats och blivit homozygota för följande alleler aa-bb-cc och den andra inavlade föräldragenerationen har fixerats för AA-BB-CC. Deras heterozygota och mer vigöra avkomma kan då få följande genotyper: Aa-Bb-Cc. Avkommans genotyper maskerar då effekterna av de båda föräldragenerationernas recessiva alleler då de inte var homozygota för samma skadliga alleler (Lynch).

### **Outbreeding depression**

Ett fenomen som kan uppstå när två genetiskt skilda individer parar sig är outbreeding depression. Effekten av detta blir att avkomman från dessa genetiskt skilda individer får lägre fitness än sina föräldrar. Detta kan hända två populationer ur samma art som skiljer sig åt morfologiskt pga deras respektive lokala miljö. Skulle individer ur de båda populationerna parar sig med varandra kan dess avkomma komma att vara ett mellanting mellan sina båda föräldrar. Exempel på outbreeding depression kan vara svåra att hitta men det betyder inte att den är helt frånvarande. Detta gör att om man vill rädda en hotad population från inavel genom outbreeding enhancement är man tvungen att hitta individer som är så lika den hotade populationen som möjligt. Outbreeding depression behöver heller inte yttra sig i de första generationerna, utan kan bli värre över tiden.

När man försöker rädda inavlade och hotade arter är maximering av den genetiska variationen den vanligaste och första åtgärden man vidtar. Hur detta mål uppnås skiljer sig, men oftast handlar det om att introducera individer från andra populationer av samma art till den inavlade populationen, detta kallas för *genetic rescue* (Hedrick & Kalinowski 2000). Det är dock viktigt att undvika outbreeding depression (Hedrick & Fredrickson 2009).

Det finns även en annan form av rescue som heter *demographic rescue*. Denna går ut på att man introducerar nya individer i ett försök att öka den effektiva populationsstorleken (Mannan *et al.* 2006). Dessa båda former av rescue kan vara svåra att skilja på (Hedrick & Fredrickson 2009) och följer samma metoder och övervägningar när de ska appliceras. Skillnaden är dock att det vid demographic rescue oftast används och behövs ett större antal

immigranter än vid genetic rescue, vilket medför större ansträngningar och medel vid sådana aktioner (Mannan *et al.* 2006).

Philip W Hedrick utvecklade en metod för att ta reda på de positiva och negativa effekterna av att införa immigranter till en inavlad population. Denna metod kan förklaras med en hypotetisk population vilken är hotad och har genotyperna AA, Aa och aa med den genomsnittliga fitnessen 1:1:0,5 för respektive genotyp. Denna population är fixerad för den dödliga a-allelen, medan den andra utomstående populationen är fixerad för A-allelen. Skulle genflödet mellan dessa populationer för första generationen vara 20% och därefter 2,5% skulle man redan efter 10 generationer få en maximerad fitness för just denna gen. Detta tyder på en positiv trend vid införandet av immigranter till hotade populationer.

Skulle däremot den hotade populationen ha någon lokalt anpassad allel (vilket de ofta kan ha), skulle den eventuellt kunna försvinna pga genflödet från den andra populationen. Men om fitnessen för genotyperna istället var 1:1,2:1,2 skulle vi endast se en liten minskning i fitness trots genflödet och den användbara allelen skulle på så vis finnas kvar i den hotade populationen. Detta tyder på att även om en hotad population är lokalt anpassad och skiljer sig ifrån andra populationer av samma art kommer den trots detta att svara positivt på genutbytet med den andra populationen.

Det finns många lyckade exempel på introducerandet av immigranter i hotade inavlade arter, både naturliga och utförda av människan. I fallet med Florida panther (*Felis concolor coryi*) där man 1995 introducerade individer från en population i Texas har introduktionen visat sig lyckad då inavelsdepressionen pga många förmodade fixerade dödliga alleler minskade redan efter första generationen (Hedrick & Fredrickson 2009). Ett liknande exempel kommer från Sverige där man försökte rädda en isolerad population av huggorm (*Vipera berus*) på liknande sätt. Denna population hade en väldigt låg värvningsfrekvens och många deformerade och dödfödda avkommor observerades. Man introducerade hanindivider från en annan population under en treårsperiod och man kunde se en stadig ökning av rekryter hos populationen (Hedrick & Kalinowski 2000). Ett annat exempel från en naturlig händelse är när den svenska vargstammen, som endast grundats av två individer på 1980-talet, fick nya gener från en immigrant från Ryssland under 1990-talet. Denna immigrant minskade markant inavelsdepressionen i populationen (Vilá *et al.* 2002).

Waite *et al.* (2005) gjorde flera experiment med små populationer med inavlade bönvivar (*Callosobruchus maculatus*) för att påvisa effekterna av genetic rescue. Dessa experiment utfördes genom att de bytte ut 0, 1, 3 eller 5 honor i olika populationer och ersatte dem med lika många nya honimmigranter. Istället för att addera en ny hona till populationen bytte man ut honorna för att inte få resultat som kunde bero på demographic rescue. De utförde experimenten i två olika faser (fas 1 och fas 2). Under fas 1 hade de inavlade populationer som fick variera mellan 6 – 60 individer i 10 generationer där könskvoten var 5:1 (till fördel till honorna). I dessa populationer (80 till antal) var  $F = 0,375$  vilket indikerar en relativt hög inavel. Dessa populationer innehöll från start 1 hane och 5 honor. Beroende på vilken testgrupp det var varierade antalet honimmigranter, från att 1 hona byttes ut till 1 immigrant i en population till att alla honor byttes ut till 5 immigranter i en annan population.

Fas 2 började där fas 1 slutade dvs efter generation 10. Då införde man en konstant carrying capacity, som stannade vid 10 individer för varje generation. Denna fas pågick även den i 10 generationer där det inte skedde någon mer immigration och alla populationer behandlades lika.

Resultaten från dessa experiment visade att de populationer som inte fått några immigranter dog ut mycket snabbare i fas 2 än de populationer som hade fått immigranter, samtidigt som utdöenderisken minskade kraftigt med ökat antal immigranter. Detta betyder att en liten inavlad population kan räddas genom att endast en immigrant introduceras till populationen (dock ökade de positiva aspekterna med ökat antal immigranter). Med räddas menas här att inavelskoefficienten och utdöenderisken minskar.

Under fas 2 noterades även tecken på att purging (utrensandet av skadliga alleler genom inavel) hade skett i de populationer som inte hade någon immigrant och de som endast hade 1 immigrant. Dessa tecken var att kvasiutrotning (den lägsta tänkbara populationsstorleken) först var högt för att sedan minska dramatiskt i de populationer där det var 1 immigrant. Liknande skedde i de populationer som inte hade någon immigrant, men här minskade först kvasiutrotning för att sedan öka igen. Detta förklarades med att purging först skedde. Men utan några immigranter följdes detta av ökad inavelsdepression vilket gjorde att kvasiutrotning än en gång ökade. Detta är ett exempel på att purging kan ske i inavlade populationer.

### **Empiriska bevis på inavelsdepression**

Det finns en hel del exempel som visar att inavel och inavelsdepression finns och påverkar individer i allra högsta grad. Exempel som ovan av Waite *et al.* (2005) visar även de hur inavel kan påverka en liten och isolerad population. Det finns dock de som hävdar att andra faktorer i högre grad hotar populationer, som tex fragmentering, habitatminskning, jakt osv. Det som ändå talar för att man bör beakta de genetiska hoten är att de inte bara påverkar individer och populationen direkt, genom tex lägre fitness utan kan framförallt ge bestående och långsiktiga problem genom en ökad genetisk last. Detta kan göra populationen lättpåverkad för tex sjukdomar och göra populationen mindre anpassningsbar för framtida oförutsedda förändringar. Nedan följer en del exempel på hur inavel och inavelsdepression påverkar en population och hur de kan åtgärdas.

Under en väldigt kall vinter vid 1950-talet emigrerade ett vargpar ut till ön Isle Royale i Lake Superior, Michigan, USA. Denna ö hade gott om föda åt vargarna och utan några andra konkurrerande vargflockar ökade flocken i storlek. 30 år senare hade populationsstorleken ökat från två till hela 50 individer. Men efter denna ökning följde år av populationsminskning tills det endast återstod ett tiotal och inga nya kullar föddes. Denna minskning kunde dock inte bero på minskning av föda, då det fanns i överflöd. Ingen synbar sjukdom kunde heller beskriva denna abrupta minskning av individer. Efter att man till slut tittade på storleken av hos de överlevande individerna kunde man fastställa att de led av stor inavelsdepression. Det visade sig att vargarna var så inavlade att de alla kunde betraktas som helsyskon (Cummings *et al.* 2005).

Man har tagit prov på vilda geparder som visar att de har en väldigt hög homozygositet som skulle kunna påvisa inavelsdepression. Man tror att de har gått igenom en flaskhals någon gång i historien och som följd av det har de få levande individer tvingats till inavel. Även fysiska spår som asymmetri tros vara tecken på detta. Dock hävdar Merola (1994) att detta inte behöver påvisa att geparden lider av inavelsdepression; många rovdjur har hög homozygositet, geparden har inte mer än vissa andra arter och rovdjur visar dessutom generellt tecken på lägre genetisk variation än andra däggdjur. Även tecken som infertilitet, minskad kullstorlek osv, som skulle kunna påvisa inavelsdepression, har oftast endast påvisats hos geparder i fångenskap. Det kan därför bero på levnadsvillkoren där de då lever och kan därför inte appliceras på de vilt levande geparderna. Detta säger i sådana fall emot det generella intrycket att djur i det vilda ofta påvisar värre effekter av inavelsdepression än djur som lever i fångenskap (Laikre 1993). Trots detta är det många som anser att geparden visar tecken på inavelsdepression (Hedrick & Kalinowski 2000, Cummings *et al.* 2005, O'Brien *et al.* 1986) och enligt Laikre *et al.* (1995) är rovdjur i sig lika känsliga för inavel som andra. Deras resultat och undersökningar handlar dock om djur i fångenskap och de påpekar även att vilda djur kanske inte alls påvisar samma påverkan från inavel som djur i fångenskap. Men detta till trots bör man utgå ifrån att effekterna är desamma vare sig populationen i fråga lever i fångenskap eller i det vilda.

En stor population av lejon (ca 100 individer) lever i Ngorongoro-kratern i Tanzania som är en stor vulkankrater. Dessa lejon lever i en miljö som är isolerad från omgivningen pga kraterväggarna, vilket gör det svårt för djur att ta sig in och ut, där även människan utgör ett hinder. Utöver detta är miljön inne i kratern otroligt gynnsam, både vad gäller habitat och föda, för lejonen, vilket gör att de inte vill lämna området. Ibland händer det att något lejon migrerar ut från området men det har inte kommit några nya immigranter till populationen sedan man började studera lejonen individuellt år 1975. Detta gör att populationen inte får något genetiskt utbyte från andra lejonpopulationer, vilket leder till att lejonen i Ngorongoro förlorar mer och mer av sin genetiska variation pga inavel. Denna population vet man även ha grundats av 6-15 individer vilket gör att populationen lider av founder effekt.

De vargar som lever i fångenskap i Sverige är inavlade då de endast var ett fåtal individer som grundade populationen, dvs de har en stor founder effekt. Populationen lider även av inavelsdepression och visar detta i form av minskad vikt hos nyfödda valpar, kortare livslängd, sämre reproduktion och en ärftlig ögonsjukdom som successivt gör individen nästan eller helt blind (Laikre *et al.* 1993). Detta visar att vargar faktiskt lider av inavelsdepression i motsats till vad många förr trodde. Dessa vargar är viktiga i arbetet med att bevara det fennoskandiska arvet. Dock har en del av detta arv redan gått förlorat i och med införandet av vargar från andra länder. De förmodade 8 specifika fennoskandiska allelerna har minskat till ca 4,5 alleler per locus i genomsnitt i dagens vargar (Laikre & Ryman 1991).

I norra Sverige lever en liten isolerad population av myskoxar (*Ovibus moschatus*). Fem individer grundade populationen, som i sin tur härstammar från en annan population i Norge. Dessa fem individer var en hane och två honor med varsin kalv, man vet dock inte om dessa individer var närbesläktade. I mitten av 1980-talet nådde populationen sitt maximum på 30

individer men har sedan dess minskat då reproduktionen minskade och hade minskat till 12 individer i slutet av 1994, idag återstår 7 djur (Myskoxe.com 012612).

Man har kunnat identifiera orsaker till detta i form av minskad fertilitet och livslängd för populationen, vilket troligen hör ihop med ökad inavelsdepression. Andra orsaker som skulle kunna påverka populationen vore tillgången på föda och habitat. Den närmsta konkurrent till födotillgångarna är renen (*Rangifer tarandus*) men det har visat sig att det inte finns någon sådan konkurrens mellan de båda arterna. Habitatet de lever i är på gränsen för var myskoxar vanligtvis lever, men andra lyckade introduktioner av samma art i andra liknande habitat, på samma breddgrader i Alaska, Sibirien och Kanada har varit lyckade. Men även misslyckade försök har skett, båda två i Norge (Svalbard och Bardu). Detta till trots har inga tecken på att de Svenska myskoxarna skulle påverkas negativt av habitatet hittats (Laikre *et al.* 1996). I detta exempel måste det dock understrykas att mer statistiska utvärderingar inte har varit möjlig pga otillräcklig data. Men trots att man inte kunnat se om andra orsaker än inavel (som tex habitat) har påverkat populationen negativt, är detta ett exempel som ändå tyder på att vilt levande populationer kan påverkas av inavel och är därför av betydelse då man gör upp planer för att skydda hotade och isolerade populationer.

Ett annat exempel kommer från en undersökning på brunbjörnar (*Ursus arctos*) som lever i fångenskap i nordiska zoo. Dessa björnar har inte fötts upp i något bevarandesyfte och man har därför inte tänkt på björnarnas genetik när man fött upp dem. I denna undersökning har man endast haft tillgång till kullstorlekarna som enda fitnessrelaterade referens. Undersökningen saknar andra fakta som skulle kunna styrka deras resultat. Trots den mängd data som fanns tillgänglig kunde de ändå finna en positiv korrelation till minskad kullstorlek med ökad inavel. Dessa effekter var heller inte korrelerat till levnadsvillkor då de olika individerna levde i olika nordiska zoo och det har inte påverkat kullstorleken. Dessa resultat tyder även de på att rovdjur inte är anpassade till hög inavel. Det fanns även fall där albinism hade förekommit, som även det är ett tecken på inavelsdepression. De visar även att effekterna på kullstorleken i avseende på andelen inavel är väldigt lika från art till art (Laikre *et al.* 1995).

Ett experiment utfört av Jimenez *et al.* (1994) på vitfotad mus (*Peromyscus leucopus neboracensis*) nära Chicago, USA visar dock hur inavel påverkar en naturligt levande population. Jimenez och hans kollegor samlade in individer från studieplatsen som sedan användes till att föda upp en inavlade och en ej inavlade population av möss. Dessa två populationer släpptes sedan ut igen i tre olika perioder i studieplatsen som under denna tid hade ett lågt antal möss, vilket kunde tyda på att miljön var extra hård för mössen. Genom att de i en 10-veckorsperiod fångade och återfångade mössen kunde de se klara skillnader på överlevnad hos de olika muspopulationerna. Den inavlade populationen visade på lägre överlevnad än de möss som inte var inavlade. En annan märkbar skillnad var att de inavlade mössen minskade i kroppsfett under de 10 veckorna som experimentet pågick (Hedrick & Kalinowski 2000).

Ett annat exempel som visar hur inavel påverkar naturliga populationer kommer från en population av song sparrow (*Melospiza melodia*) på Mandarte Island, British Columbia, USA.

Den här populationen genomgår periodvis nergångar i individantal dvs flaskhalsar. Under 1989 skedde en sådan nedgång för populationen vilket ledde till att 89% av de vuxna individerna dog. Som tur var hade denna population länge undersökts och man hade kunnat räkna ut nästan alla individers inavelskoefficient. Det intressanta var att av de 10 överlevande fåglarna hade en inavelskoefficient på 0,0065 medan den var 0,0312 för de individer som dog. Även här kan man se tydliga tecken på hur inavel påverkar individer negativt (Hedrick & Kaliniowski 2000).

Dessa exempel visar att inavelsdepression är ett förekommande fenomen. De visar även att den vanligt förekommande tron att rovdjur skulle vara mer anpassade till inavel och därmed inte visa lika allvarliga och negativa effekter av inavel är fel. Förutfattade meningar som dessa kan göra att beslutstagare inte är lika försiktiga när de gäller rovdjur och därför accepterar mindre populationer av dessa än för andra djur vid försök att bevara dem.

Några av dessa exempel visar att inavelsdepression är allvarligt även i det vilda, kanske till och med ännu allvarligare (Hedrick & Kalinowski 2000, Laikre *et al.* 1995, Laikre *et al.* 1996, Cummings *et al.* 2005). Detta i sin tur visar att tron på att vilda djur får lägre effekter av inavel än djur i fångenskap är fel eller åtminstone skev (Miller 1994, Pray *et al.* 1994, Jimenez *et al.* 1994, Keller *et al.* 1994, Kalinowski *et al.* 2000 och Hedrick & Kalinowski 2000), detta då vilda djur bevisligen får sämre fitness med ökad inavel även i det vilda (Hedrick & Kalinowski 2000). Den allmänna uppfattningen är även att djur i det vilda har sämre livsvillkor än de som lever i fångenskap som vad gäller tillgång till föda, skydd mot väder och andra djur, ingen inom- eller utomartskonkurrens, hjälp vid sjukdom och skada mm (Hedrick & Kalinowski 2000). Skulle man då vända på det hela så bör djur i det vilda påverkas mer av inavel än djur i fångenskap då allt annat tyder på att djur i fångenskap klarar sig bättre än djur i det vilda.

Inavel är ett förekommande fenomen men det kan vara svårt att upptäcka. Även om en population har hög inavelsdepression, är liten och till synes väldigt skör kan man rädda den. Fler exempel visar att om detta är fallet kan man på olika sätt hjälpa populationen så att den blir starkare genetiskt, kanske enklast med hjälp av immigration (Hedrick & Kalinowski 2000). Effekten av inavel och hur lätt en population påverkas av inavel, skiljer sig mycket från art till art. Men även många andra aspekter spelar in, så som populationsstorlek, founder effekt, immigration, effektiv populationsstorlek osv som påverkar en populations respons på inavel.

### **Bakgrundsfakta om vargen**

Vargen (*Canis lupus*) är ett rovdjur inom familjen hunddjur (*Canidae*). Varg finns i stort sett i alla olika slags klimat och habitat. Antalet vargar har dock minskat drastiskt mot vad de en gång varit. Förr fanns den i stort sett i hela världen men den finns nu i begränsade områden. Vargen är dock väldigt anpassningsbar och pga sin reproduktion och det faktum att de rör sig lätt och relativt obehindrat genom olika terrängar kan den förmodligen återerövra dess förra områden (Mech 1970). Även det faktum att vargen är väldigt bred i sin diet (Meriggi & Lovari 1996) och kan jaga byten från gnagare till hovdjur som bison och älg mm stöder detta (Aspgren 2008).

Vargen är ett väldigt socialt djur, de lever i flock som ofta består av familjemedlemmar med ett producerande alfapar och dess avkomma (Mech 1999). Flocken består av en familj där de båda föräldrarna är det producerande alfaparet och har en väldigt hög föräldrainsättning jämfört med andra liknande djur. Det kan hända att fler än alfahonan producerar men det hör inte till vanligheten. Det finns tillfällen då vargar som inte har en genetisk samhörighet blir accepterade i en flock, men det rör sig då oftast unga vargar i lägre rang (Mech & Boitani 2003). Vid en ålder på mellan 10 – 53 månader är valparna oftast tvungna att lämna flocken för att söka en partner och bilda en egen flock och på så vis lämna plats åt en ny generation (Mech 1999).

Vargar har ett starkt naturligt motstånd till att para sig med närbesläktade individer (Vonholdt *et al.* 2008, Forbes & Boyd 1997). När alfahonan eller -hanen dör ersätts den av en okänd varg och på så vis hindrar det inavel från att ske (Mech 1999). Trots detta finns exempel på vargpopulationer som blivit väldigt inavlade, tex populationen i Isle Royal (Cummings *et al.* 2005) och den Svenska populationen (Liberg *et al.* 2005).

### **Vargens ekologiska betydelse**

Vargens indirekta betydelse för mångfalden och den lokala ekologin har visat sig vara stor. I Yellowstone National Park (YNP), USA har man sett en ökning av mångfalden efter vargens intåg i parken (Ripple *et al.* 2001). Även i Banff National Park, Kanada, kunde man se en ökning av mångfalden då vargar blev omflyttade dit (Hebblewhite *et al.* 2005). Trots att naturliga studier av terrestra habitat är få finns det ändå en del som gjorts och de visar att närvaro av större rovdjur i sin roll som toppredator i system som tidigare förlorat en sådan, har en positiv påverkan på mångfalden och det naturliga ekosystemet. När denna toppredator tas bort ur ett ekosystem orsakar det en trofisk kaskad vilket påverkar de lägre nivåerna negativt både vad gäller mångfald, minskade populationsstorlekar, habitatförstöring och jorderosion (Ripple *et al.* 2009). Därför är det viktigt att bevara stora rovdjur som vargen för att bibehålla mångfalden och styrkan i ekosystem (Hebblewhite *et al.* 2005, Elmhagen *et al.* 2010, Ripple *et al.* 2009).

Stora rovdjur som vargen har alltså en stor betydelse i ekosystemen i sin roll som toppredator. De har direkta effekter på sitt huvudbytesdjur (älg, elk, och andra hjortdjur) genom att jaga det men också genom att ändra dess beteende (Ripple *et al.* 2001). Men de har även indirekta effekter på andra trofiska nivåer både vad gäller flora och fauna. En minskning av vargens huvudbytesdjur minskar dess påverkan på den/de växter som det djuret livnär sig på. Men vargen påverkar även mindre rovdjur som då minskar sin påverkan på sina bytesdjur (Elmhagen *et al.* 2010), så kallad top-down control (Ricklefs 2000). I Sverige kan vi se en stor skillnad på antal älgar (1,3 älgar/km<sup>2</sup>) jämfört med Karelia, Ryssland (0,25 älgar/km<sup>2</sup>) som är ett område med liknande klimat och habitat men med vargar närvarande (Angelstam *et al.* 2000). En studie av Högberg från 2001 visar att antalet skador på skog i Sverige är positivt korrelerat till älgdensitet (Högberg 2001). Ju högre densitet av älgar desto större skador på skogen. Detta betyder alltså att skador på träd är större i ett område som Sverige utan varg än ett liknande område i Ryssland med varg.



I Nya Zeeland har åtta arter ur familjen *Cervidae* (horndjur som tex rådjur, älg, elk mm ) introducerats. Utan rovdjur ökade populationerna drastiskt vilket ändrade vegetationen till den stora grad vilket ledde till att man på 1930-talet var tvungen att kraftigt gallra ur (engelskans *culling*) individer för att minska populationsökningen. Trots detta har många växtarter försvunnit och många har fortfarande svårt att återhämta sig trots att det på vissa ställen inte längre finns några horndjur närvarande (Ripple *et al.* 2009).

Liknande har även hänt på flera ställen i Kanada. Här introducerades svartsvansad hjort (*Odocoileus hemionus*) till några öar medan några öar lämnades orörda. Efter introducerandet har man jämfört de olika öarna med varandra. På öar med den svartsvansade hjorten och utan några rovdjur finns 85% färre buskar och örtartad växtlighet samtidigt som antalet växtarter minskat med upp till 20-50% jämfört med öar utan den svartsvansade hjorten (Ripple *et al.* 2009). Även antalet fåglar har minskat drastiskt på dessa öar och marklevande invertebrater har minskat med så mycket som 90%.

Detta är bara några få exempel på områden med hovdjur som saknar stora rovdjur. Liknande exempel kan hittas i Japan, England, Skottland och i många delstater i USA m.fl. Detta visar än en gång att avsaknaden av stora rovdjur leder till att hovdjur frodas och dess framfart påverkar ekosystem negativt på många sätt (Ripple *et al.* 2009).

Återinförandet av varg i områden som varit fria från varg väcker stor debatt, främst hos tamboskapsägarna. I YNP återinförde man vargen genom att fånga vargar i Kanada och sedan släppa ut dem i YNP. Vargarna har sedan dess ökat så pass mycket att det nu inte finns tillräckligt med plats inne i parken vilket gjort att vargar har börjat söka sig utanför gränserna till parken. Detta har ökat missnöjet och ilskan gentemot vargen hos lokalbefolkningen och främst tamboskapsägarna som ofta mister tamboskap pga vargen (Crying wolf 2012). I Sverige har vi en liknande situation där den ökande vargpopulationen ger ett ökat missnöje bland lokalbefolkningen.

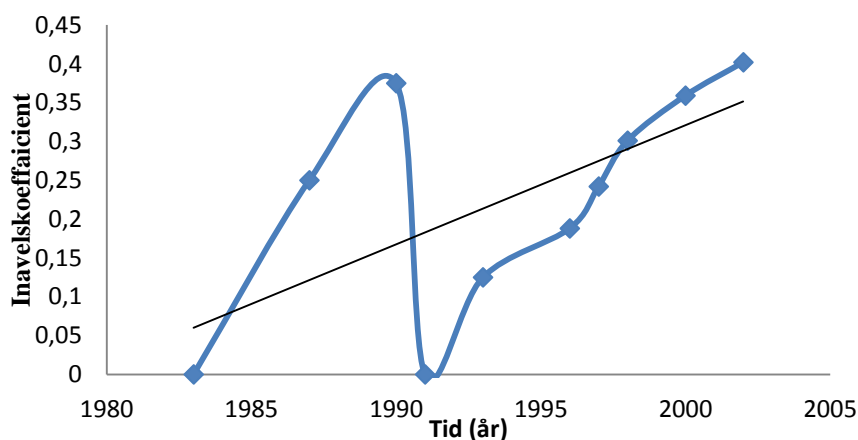
Det är viktigt att inte bara släppa ut dessa rovdjur och låta dem växa okontrollerat. Det kommer förmodligen, som i YNP, att leda till att rovdjuren ökar explosionsartat pga den stora födotillgången. Detta kommer att jämnas ut sig med tiden enligt Lotka-Volterra-modellen, men kan dock ta lång tid. När rovdjuren ökar så pass mycket och snabbt, som i YNP, kommer dess skada på tamboskap att öka, speciellt då trenden är på väg nedåt för de lokala hovdjurspopulationerna. Därför kan en lösning vara att kontrollera den utsläppta rovdjurspopulationen så att den inte växer för fort som den gjort i YNP och låta både rovdjurspopulationen och hovdjurspopulationerna sakta jämnas ut sig tills det att man har ett stabilt system mellan de båda.

### **Resultat från simuleringarna**

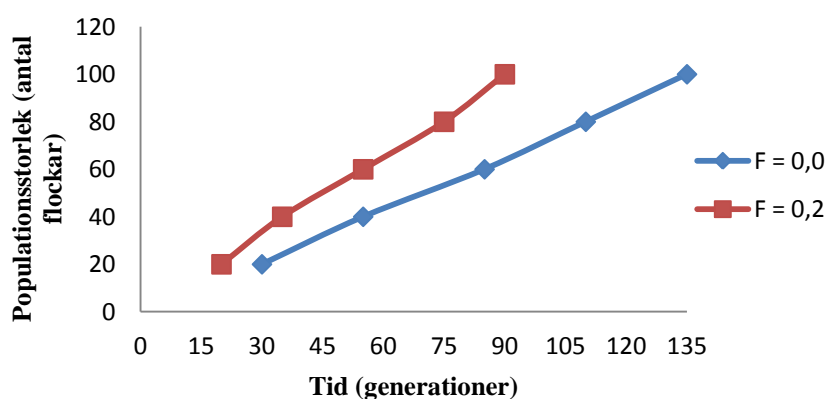
De teoretiska resultat jag erhållit från mina simuleringar i de båda programmen (*Populus* och *Excel*) överensstämmer med redan publicerade resultat. Dessa visar att en stängd population kan inte bli av med dess genetiska last om man inte gör aktiva försök att minska den, tex genom inplantering av nya genetiskt skilda individer eller ett kontrollerat uttag av de individer med högst genetisk last.

Resultat från Populus visar att en stängd population utan några som helst immigranter, vare sig om  $F$  är låg eller hög i början eller om startpopulationen är stor eller liten, alltid kommer att öka och bli mer och mer inavlad, det är bara frågan om när - inte om - detta sker. I de olika simuleringar jag utförde ändrade jag startvärdet för  $F$  och antalet flockar i ett försök att se vad som påverkar populationen mest av  $F$  och populationsstorlek.

Jämför man dessa resultat med Libergs stamtavla (Liberg *et al.* 2005) kan man se att de överrensstämmer väldigt väl med varandra (figur 1 och 2). I Libergs stamtavla kan man även se betydelsen av en immigrant (figur 1 se år 1991). Här ser man tydligt hur  $F$  minskade drastiskt år 1991 då en immigrant anslöt sig till den Svenska vargpopulationen och parade sig. Man kan även se hur avsaknaden av nya immigranter har gjort att  $F$  än en gång har ökat. I en sammanställning utifrån de resultat jag fick från *Populus* (figur 2) kunde jag se en klar trend som visade att ju mindre en population blir desto snabbare ökar inaveln.



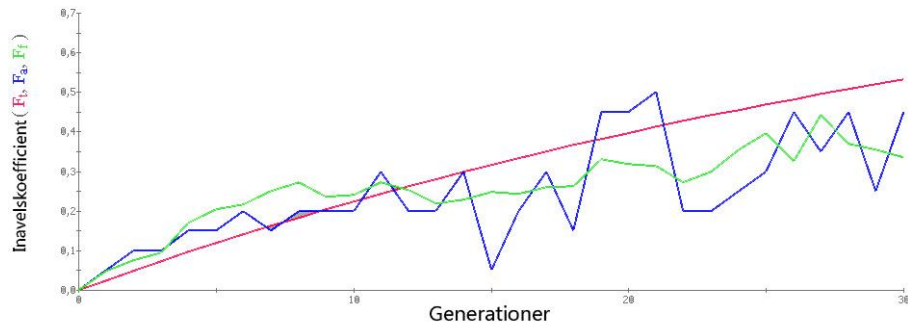
Figur 1. Sammanställning av Libergs pedigree (Liberg *et al.* 2005) som visar hur  $F$  i den Svenska vargpopulationen ökar med tiden men även hur den drastiskt minskar vid införandet av en immigrant som skede år 1991.



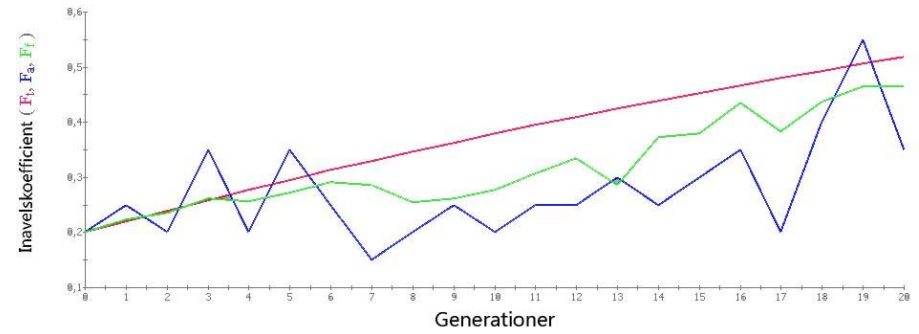
Figur 2. Tiden för  $F$  att bli 0,5 vs populationsstorleken, sammanställning för de individuella simulationerna gjorda i *Populus*. Populationsstorleken påverkar hur många generationer det tar för populationen att uppnå ett  $F$  på 0,5. Man kan även se att det går snabbare, dvs färre generationer om startvärdet på  $F$  är 0,2 istället för 0.

Vidare visas nedan resultaten för de enskilda simuleringarna (figur 3). I den första simulationen (figur 3 a) lät jag antalet flockar vara väldigt hög, 100st och startvärdet på  $F = 0$ .

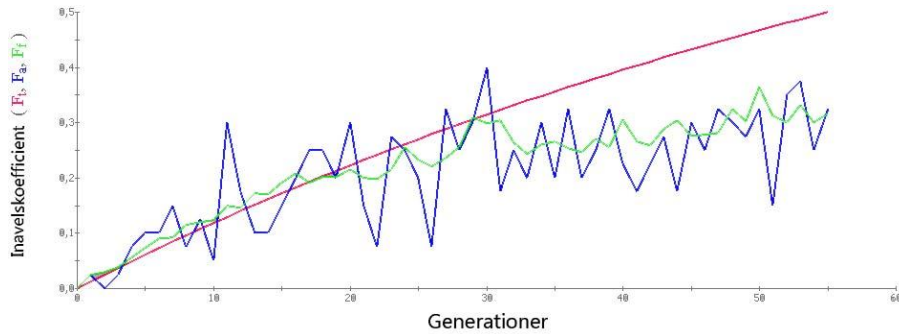
När detta var startbetingelserna för populationen tog det ca 135 generationer för att  $F$  skulle komma upp till 0,5. I den andra simuleringen (figur 3 c) var antalet flockar 80 och  $F=0$ , detta gjorde att det tog ca 110 generationer. Sedan fortsatte jag på samma sätt i tre liknande simuleringar där  $F$  hela tiden var 0 och populationsstorleken minskade med 20 för varje simulering (figur 3 e, g, och i). Sedan gjorde jag precis samma simulering en gång till (figur 3 b, d, f, h och j) men denna gång lät jag  $F$  vara 0,2 för att indikera att populationen redan är inavlad när simuleringen börjar likt vad den Svenska vargpopulationen är.



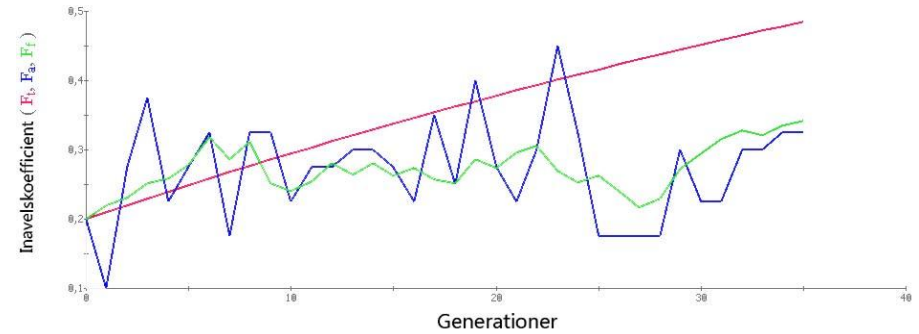
a) Populationsstorleken är här 20 och det tog ca 30 generationer tills det att  $F=0,5$



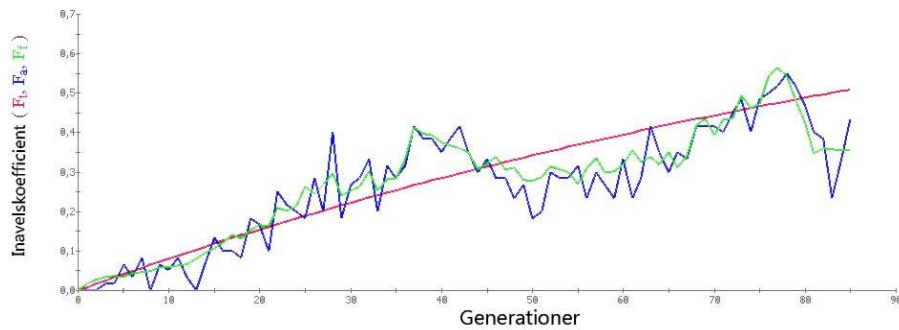
b) Populationsstorleken är här 20 och det tog ca 20 generationer tills det att  $F=0,5$



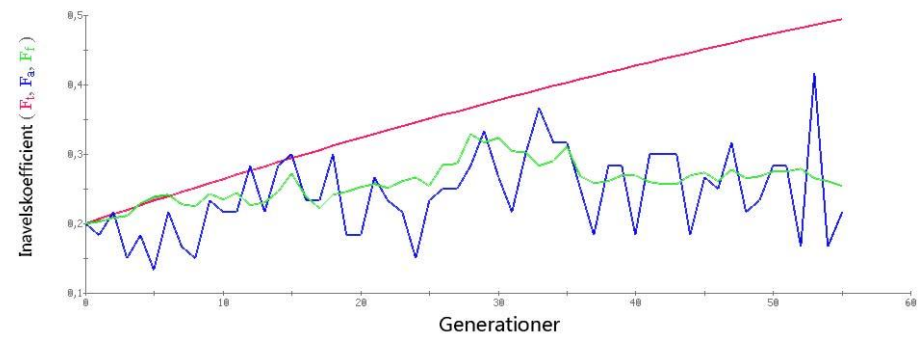
c) Populationsstorleken är här 40 och det tog ca 55 generationer tills det att  $F=0,5$



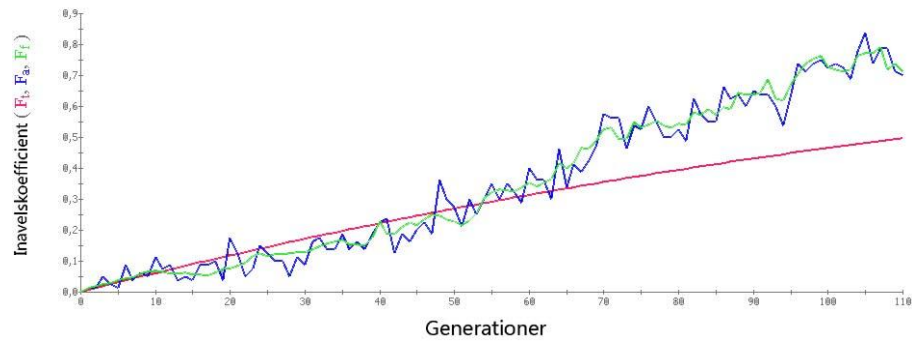
d) Populationsstorleken är här 40 och det tog ca 35 generationer tills det att  $F=0,5$



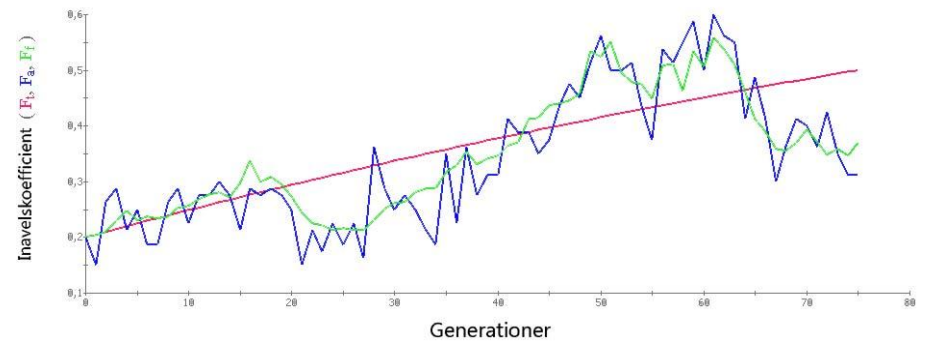
e) Populationsstorleken är här 60 och det tog ca 85 generationer tills det att  $F=0,5$



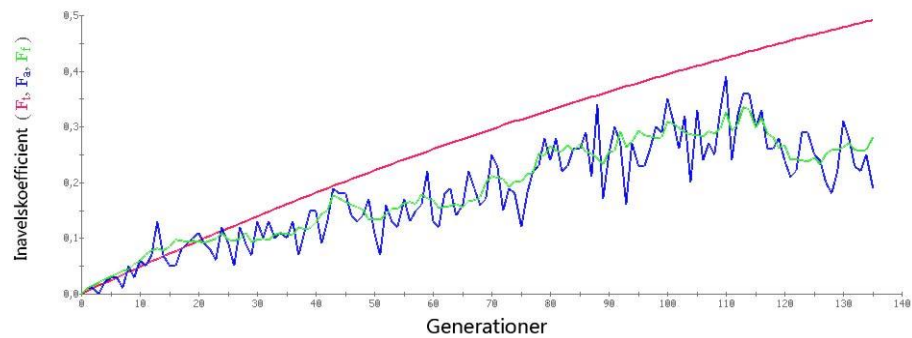
f) Populationsstorleken är här 60 och det tog ca 55 generationer tills det att  $F=0,5$



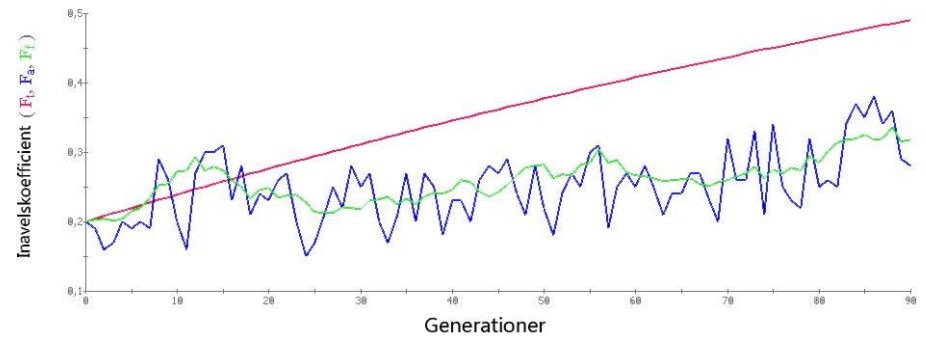
g) Populationsstorleken är här 80 och det tog ca 110 generationer tills det att  $F=0,5$



h) Populationsstorleken är här 80 och det tog ca 75 generationer tills det att  $F=0,5$



i) Populationsstorleken är här 100 och det tog ca 135 generationer tills det att  $F=0,5$



j) Populationsstorleken är här 100 och det tog ca 90 generationer tills det att  $F=0,5$

Figur 3. Inavelskoefficient vs tid, individuella simulationer (a-j) gjorda i *Populus*. a), c), e), g) och i) visar händelseförloppet då  $F=0$  där populationsstorleken ökar med 20 för varje graf från totalt 20 till 100 individer. b), d), f), h) och j) visar samma sak som de andra fem graferna, men med  $F=0,2$ . Graferna visas i par bredvid varandra efter populationsstorleken för att lättare kunna jämföra skillnaden mellan ett  $F$  som startar på 0 respektive 0,2. Röd linje ( $F_t$ ) visar inavelskoefficienten för populationen. Blå linje visar den faktiska frekvensen av homozygota individer i populationen ( $F_a$ ) och grön linje homozygositeten sett över hela populationen ( $F_f$ ) (Hamilton 2011).

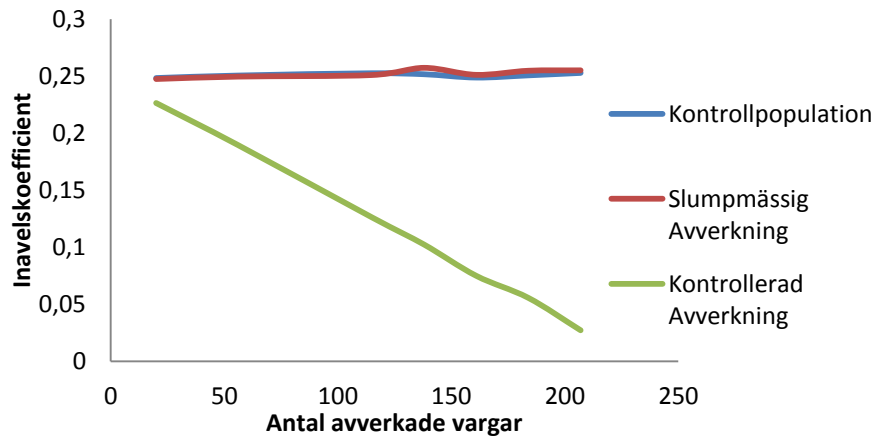
Resultaten från Excel visade i både A230 och A410 (figur 4 a och c, respektive b och d) att en kontrollerad avverkning är bättre än en slumpmässig sådan. Man kan heller inte se att det skulle var någon skillnad i trender om man har en population med ett F som varierar mellan 0-0,5 (serie 1 hos A230 och A410) eller 0,2-0,5 (serie 2 hos A230 och A410). Dessa trender är det heller ingen skillnad på om man jämför A230 och A410. Däremot sker en större förändring av medelvärdet för F i serie 1 jämfört med serie 2. I serie 1 ger en 50% avverkning en minskning på ca 0,13 för F medan densamma i serie 2 endast ger en minskning på ca 0,07.

För A230 visade både simuleringsserie 1 och 2 (figur 4 a, c) en klar skillnad mellan slumpmässig avverkning och kontrollerad avverkning. Där den slumpmässiga avverkningen inte gör någon märkbar skillnad för F vid jämförelse med kontrollpopulationen, medans man vid den kontrollerade avverkningen kan se en klar minskning av F gentemot kontrollpopulationen.

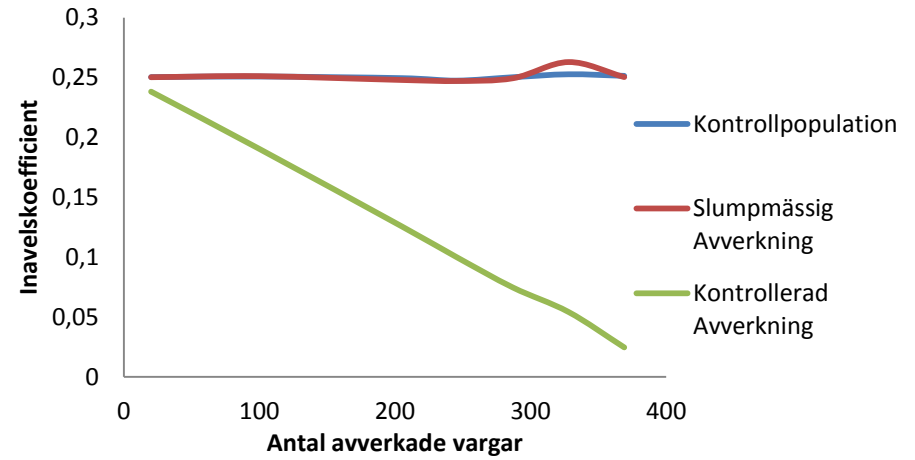
Serie 1 (figur 4 a) visar att vid kontrollerad avverkning sjunker F relativt kraftigt vid ökad avverkning. Redan vid en avverkning på ca 50 individer ser man en relativt klar skillnad gentemot slumpmässig avverkning.

Serie 2 (figur 4 c) uppvisar samma trender som i serie 1, dock blir minskningen mer blygsam.

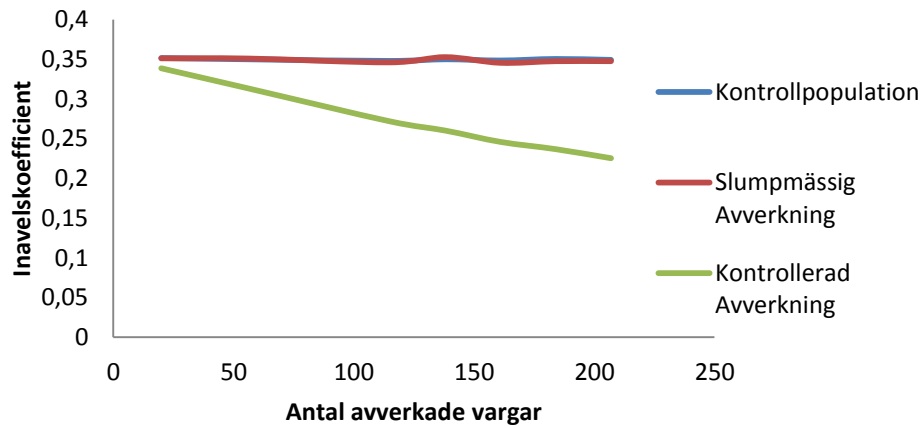
För A410 visade resultaten att denna avverkningsmodell överensstämmer tydligt med A230, här ses samma trender för både serie 1 och 2. Dock ser man i serie 2 (figur 4 d) att vid kraftig avverkning ökar F för populationen vid den slumpmässiga avverkningen och även den kontrollerade avverkningens positiva resultat mattas ut vid ökad avverkning.



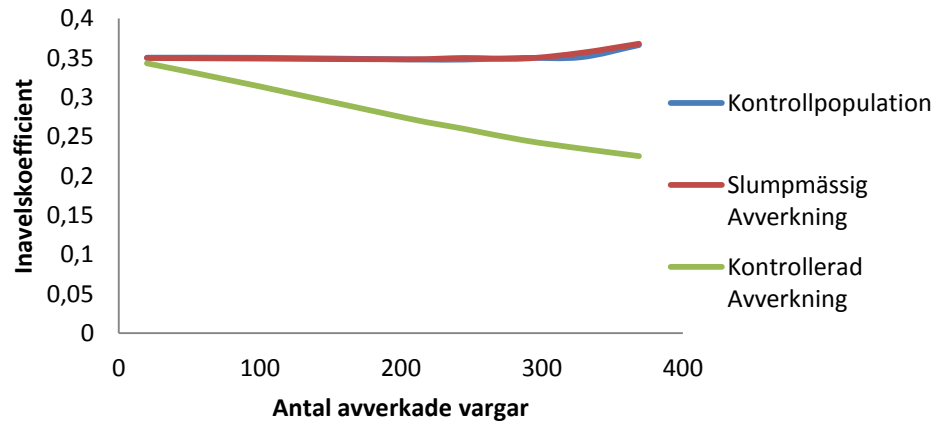
a) Serie 1 för A230



b) Serie 1 för A410



c) Serie 2 för A230



d) Serie 2 för A410

Figur 4.. Serie 1 och 2 för A230 (a och c) samt för A410 (b och d). De båda serierna för respektive avverkningsmodell är placerade bredvid varandra för att lättare kunna jämföra dem med varandra.

# Slutsatser

När planeringen av detta projekt började hade den Svenska regeringen bestämt att man skulle ha licensjakt på den svenska vargpopulationen. Däremot har man till år 2012 (110512) kommit fram till att det inte ska vara någon licensjakt, dessutom har man utfört en undersökning där man kom fram till att man var tvungen att ha en vargpopulation på minst 450 individer för att populationen ska anses livskraftig.

Den licensjakten som däremot har skett (2010 - 2011) koncentrerades på att ha ett populationstak på 210 individer, vilket betydde att man hade en jakt där man avverkade överskottet. Denna jakt utfördes i ett försök att minska inaveln i populationen.

Oavsett populationsstorlek är mina simuleringsresultat väldigt tydliga. Detta står i stark kontrast mot den svenska regeringens beslut om att licensjakt skulle införas i ett försök att minska inaveln i den svenska vargpopulationen. En naturlig population som är hotad är ofta stängd och innehåller få individer, likt den svenska vargpopulationen. Detta gör att medelvärdet för F förmodligen är ganska högt i populationen. Med hjälp av resultaten från mina simulationer kan man då dra slutsatsen att en sådan population, om ingenting förändras, kommer att gå under, då medel-F hela tiden kommer att öka för varje generation.

I serie 1 för både A230 och A410 kan man se att en kontrollerad avverkning ger positiva resultat och en relativt hög sänkning av medel F, till skillnad från den slumpmässiga. Dock krävs det en avverkning på ca 50% för att halvera medel F. Är populationen stor kan detta möjligen vara ett alternativ, men för en liten population kan det vara ett för högt pris. Här spelar dock djurens beteende en stor roll i beslutsunderlaget och det är viktigt att hålla koll på den effektiva populationsstorleken och hur fort populationen i fråga kan återhämta sig.

I serie 2 för både A230 och A410 kan man ur en ren bevarandesynvinkel säga att ingen av de båda jaktmetoderna är att föredra då de inte alls sänker medel F tillräckligt mycket, men framförallt att om man ska se en skillnad på medel F krävs en stor avverkning på närmare 90%.

Efter att jag sammanfattat resultaten från mina simulationer anser jag att dagens vargpopulation i Sverige inte har gynnats av den jakt som har utförts tidigare år. Valet att avverka individer relativt slumpmässigt istället för att på ett mer kontrollerat sätt har dessutom förvärrat situationen. Istället för att ta nya vargar från andra populationer (Finland eller Ryssland) och på så sätt faktiskt minska inaveln i den svenska vargpopulationen har den troligtvis nu istället ökat. Påståendet att man är tvungen att ha minst 450 vargar för att få en livskraftig population kan vara fel väg att gå, då antalet individer inte är problemet utan snarare att immigrationen är obefintlig.

Det mest effektiva alternativet för att öka en populations genetiska variation tycks vara genom immigration. Detta har testats praktiskt och teoretiskt och att det faktiskt fungerar framgår av sammanställningen i denna uppsats. Att införa nya gener till dagens vargpopulation i Sverige tycks vara det bästa alternativet, vilket även stöds av resultaten från mina simuleringar. Att fånga in en varg från tex Ryssland eller Finland och släppa ut den i Sverige, eller skapa en



korridor i norra Sverige som möjliggör naturlig immigration vore bra alternativ, detta eftersom vargar har svårt att komma förbi renbestånden i norra Sverige (Liberg *et al.* 2005).

Det går inte att blunda för vargens ekologiska betydelse och hur den påverkar både flora och fauna. Att ha stabila och fungerande ekologiska system med hög mångfald är eftersträvansvärt och detta bidrar vargen till. De negativa aspekterna är att de enligt många inkräktar på människans levnadssätt, ett liv vi sedan länge har blivit vana med och som vi inte vill bli av med. Vi vill kunna ha boskap utan fruktan att de ska bli attackerade av rovdjur, och vi vill ha en jaktnäring där vi kan få ett så stort uttag som möjligt. Men någonstans är vi tvungna att göra ett val och väga för- och nackdelar mot varandra och komma överens om vad som är bäst för framtiden. En bra start är att se till att de som direkt påverkas av de negativa aspekterna blir hjälpta och se till att de inte är rädda för att fortsätta leva på det sättet de är vana med. Detta kan göras genom att införa mer generösa och betydande ersättningar och annan hjälp till de som berörs av vargen.

## Tack

Ett stort tack till min handledare Jacob Höglund, till min korrekturläsare David Dahlbom och min opponent Kim Karlsson Moritz.

# Referenser

- Adolfsson, L. & Nydal, A. (2003) *The Scandinavian Wolf – an endangered species*
- Alstad, D. N. 2012 skapare av Populus: <http://www.cbs.umn.edu/populus>
- Angelstam, P. & Wikberg, P-E. & Danilov, P. & Faber, W. E. & Nygren, K. (2000) *Effects of moose density on timber quality and biodiversity restoration in Sweden, Finland, and Russian Karelia*. Alces, findarticles.com 0528-2012
- Aspgren, R. (2008) *Gråvagen: Dess biologi och beteende*. Uppsala Universitet.
- Ballou, J. D. (1996) *Ancestral inbreeding only minimally affects inbreeding depression in mammalian populations*. J Hered (1997) 88 (3): 169-178.
- Beschta, R. L. & Ripple, W. J. (2009) *Large predators and trophic cascades in terrestrial ecosystems of the western United States*. Biological conservation, doi:10.1016/j.biocon.2009.06.015
- Bush, M. E. O'Brien, S. J. & Wildt, D. E. (1986) *The Cheetah in genetic peril*. Scientific American, 254, 84-92.
- Campbell, N. A. & Reece, J. B. (2005) *Biology 7:e uppl.* San Francisco, Benjamin Cummings.
- Charlesworth, B. & Charlesworth, D. (1999) *The genetic basis of inbreeding depression*. Genetics research, Cambridge, 74: 392-304
- Charlesworth, D. & Willis, J. S. (2009) *The genetics of inbreeding depression*. Nature reviews, genetics, 10:783-796
- Crying wolf 2012: <http://www.cryingwolfmovie.com>
- Cummings, M. R. & Klug, W. S. (2005) *Essentials of genetics, 5:e uppl.* Pearson Prentice Hall, USA.
- Ellis, S. 2003. *The wolf talk*. Rainbow Publishing
- Ellis, S. 2006. *Spirit of the wolf*. Parragon Publishing
- Elmhagen, B. & Ludwig, G. & Rushton, S.P. & Helle, P. & Linden, H. (2010) *Top predators, mesopredators and their prey: interference ecosystems along bioclimatic productivity gradients*. Journal of Animal Ecology 79, 785–794.
- Fredrickson, R. J. & Siminski, P. & Woolf, M. & Hedrick, P. W. (2007) *Genetic rescue and inbreeding depression in Mexican wolves*. Proceedings of the Royal society B, 274: 2365-2371
- Hamilton, M. (2009) *Population genetics*. John Wiley & Sons

- Hebblewhite, M. & Musiani, M. & Mills, L. S. (2010) *Restoration of genetic connectivity among Northern Rockies wolf populations*. *Molecular ecology*, 19, 4383-4385.
- Hedrick, P. W. & Kalinowski, S. T. (2000) *Inbreeding depression in conservation biology*. *Annual review of ecology and systematics*, 31:139-162
- Hedrick, P. W. & Wayne, R. (2011) *Genetics and wolf conservation in the American west: lessons and challenges*. *Heredity*, 107:16-19
- Hedrick, P. W. & Fredrickson, R. (2010) *Genetic rescue guidelines with examples from Mexican wolves and Florida panthers*. *Conservation genetics*, 11:615-626
- Högberg, S. (2001) *Changes in population density of moose (Alces alces) and damage to forests in Sweden*. *Forest ecology and management*, 149, 1-3:141-151
- Höglund, J. (2009) *Evolutionary conservation genetics*. Oxford university press inc., New York
- Jimenez, J. A. & Hughes, K. A. & Alaks, G. & Graham, L. & Lacy, R. C. (1994) *An experimental study of inbreeding depression in a natural habitat*. *Science*, 266: 271 - 73
- Kalinowski, S. T. & Hedrick, P. W. & Miller, P. S. (1999) *No inbreeding depression observed in Mexican and Red wolf captive breeding programs*. *Conservation biology*, 13: 1371-1377
- Kalinowski, S. T. & Hedrick, P. W. & Miller, P. S. (2000) *Inbreeding depression in the Speke's gazelle captive breeding program*. *Conservation biology*, volume,14, issue 5, 1375-1384
- Kübarsepp, M. & Valdmann, H. (2003). *Winter diet and movements of wolf (Canis lupus) in Alampedja nature reserve, Estonia*. *Acta zoologica lituanica*, 2003, volume 13, issue 1.
- Laikre, L. & Andrén, R. & Larsson, H-O. & Ryman, N. (1996) *Inbreeding depression in brown bear Ursus arcos*. *Biological conservation*, volume 76, issue 1, 69-72.
- Laikre, L. & Ryman, N. & Lundh, N. G. (1996) *Estimated inbreeding in a small, wild muskox Ovibos moschatus population and its possible effects on population reproduction*. *Biological conservation* 79 (1997) 197-204
- Laikre, L. & Ryman, N. & Thompson, E. A. (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
- Laikre, L. & Ryman, N. (1991) *Inbreeding depression in a captive wolf (Canis lupus) population*. *Conservation biology* 5, 33-40.
- Larsson, H-O. 1988. *Varg*. Bokförlaget Natur och Kultur: Stockholm
- Liberg, O. & Andrén, H. & Pederson, H-C. & Sand, H. & Sejbeg, D. & Wabakken, P. &

Åkesson, M. & Bensch, S. (2005) *Severe inbreeding depression in a wild wolf (Canis lupus) population*. *Biology Letters* 1:17-20.

Lynch, M. *Inbreeding depression and outbreeding depression*. U.S Department of commerce/NOAA/NMFS/NWFSC/Publications

Mannan, R. W. & Marcot, B. G. & Morrison, M. L. (2006) *Wildlife.Habitat Relationships: Concepts and application*, 3:e uppl. Island press, Washington, USA.

Mech, D. L. (1995) *The challenge and opportunity of recovering wolf populations*. *Conservation biology*, (1995) Volume 9, issue 2, 270-278.

Mech, L. D and Boitani, L. 2003. *Wolves: Behavior, ecology, and conservation*. University of Chicago Press: Chicago.

Mech, L. D. 1970. *The Wolf: The ecology and behavior of an endangered species*. University of Minnesota Press: Minneapolis.

Mech, L. D. 1999. *Alpha status, dominance, and division of labor in wolf packs*. *Canadian Journal of Zoology* 77:1196-1203.

Mech, L.D. 2006. *Possible use of foresight, understanding, and planning by wolves hunting muskoxen*. *Arctic* 60:145-149

Meriggi, A. och Lovari, S. 1996. *A review of wolf predation in southern Europe: Does the wolf prefer wild prey to livestock?* *The Journal of Applied Ecology*, 33:1561-1571.

Merola, M. (1994) *A Reassessment of Homozygosity and the Case for Inbreeding Depression in the Cheetah, Acinonyx jubatus: Implications for Conservation*. *Conservation biology*, volume 8, issue 4, 961-971.

Microsoft 2012 Microsoft Excel <http://office.microsoft.com/sv-se>

Miller, P.S (1994) *Is inbreeding depression more severe in a stressful environment?* *Zoo Biology* 13:195-208.

Myskoxe.com 2012: <http://www.myskoxe.se>

O'Brien, S. J. & Wildt, D. E. & Bush, M. (1986) *The cheetah in genetic peril*. *Scientific American* 254(maj):84-92

Petersen, R. O. 1977. *Wolf ecology and prey relationship on Isle Royale*, US National Park Service, Washington

Peterson, R. O., Jacobs, A. Drummer, T. D. och Mech, L. D. 2002. *Leadership behavior in relation to dominance and reproductive status in Gray wolves, Canis lupus*. *Canadian Journal of Zoology*. 80:1405-1412.

Randi, E. (2010) *Wolves in the Great Lakes region: a phylogeographic puzzle*. Molecular ecology, 19:4386-4388

Ricklefs, R. E. (2000) *The economy of nature*, 5:e uppl. W. H. Freeman and company, USA.

Ripple, W. J. & Larsen, E. J. & Renkin, R. A. & Smith, D. W. (2001) *Trophic cascades among wolves, elk and aspen on Yellowstone National Park's northern range*. Biological conservation. 102, 227-234.

Ripple, W. J. & Rooney, T. P. & Beschta, R. L. (2009) *Large predators, deer and trophic cascades in boreal and temperate ecosystems*. I: John Terborgh och James A. Estes: Trophic Cascades, Island press, Washington D.C.

Rodman, P. S. 1981. *Inclusive fitness and group size with a reconsideration of group size in lions and wolves*. American Naturalist 118:275-283

Schenkel, R. 1967. *Submission: its features and function of the wolf and dog*. The American Zoologist. 7:319-329.

Schmidt, P.A. & Mech, L.D. 1997. *Wolf pack size and food acquisition*. American Naturalist 150(4): 513-517.

Wabakken, P. & Aronson, Å. & Strømseth, T. H. & Sand, H. & Maartmann, E. & Svensson, L. & Åkesson, M. & Flagstad, Ø. & Liberg, O. & Kojola, I. (2011) *Ulv i Skandinavien, Statusrapport for vinteren 2010-2011*

Waite, T. A. & Vucetich, J. & Saurer, M. K. & Vaughn, E. & Field, K. & Ibarra, S. (2005) *Minimizing extinction risk through genetic rescue*. Animal biodiversity and conservation , 28.2: 121-130

Wikipedia 2012: <http://www.wikipedia.org>

Vilá, C. & Sundqvist, A-K. & Flagstad, Ø. & Seddon, J. & Björnefeldt, S. & Kojola, I. & Casulli, A. & Sand, H. & Wabakken, P. & Ellegren, H. (2003) *Rescue of a severely bottlenecked wolf (Canis lupus) population by a single immigrant*. Proceeding of the Royal society B, 270:91-97

Wildt, D. E. & Bush, M. & Goodrowe, K. L. & Packer, C. & Pusey, A. E. & Brown, J. L. & Joslin, P. & O'Brien, S. J. (1987) *Reproductive and genetic consequences of founding isolated lion populations*. Nature, 329:328-331

WolfCountry.net 2012: <http://www.wolfcountry.net/information/WolfPrey.html>

Wolosz, T. 2012: <http://faculty.plattsburgh.edu/thomas.wolosz/smallpopulations.htm>

Vonholdt, B. M. & Stahler, D. R. & Bangs, E. E. & Smith, D. W. & Jimenez, M. D. & Mack, C. M. & Niemeyer, C. C. & Pollinger, J. P. & Wayne, R. K. (2010) *A novel assessment of*

*population structure and gene flow in grey wolf population of the Northern Rocky Mountains of the United States.* Molecular ecology, 19:4412-4427

Vonholdt, B. M. & Stahler, D. R. & Smith, D. W. & Earl, D. A. & Pollinger, J. P. & Wayne, R. K. (2008) *The genealogy and genetic viability of reintroduced Yellowstone grey wolves.* Molecular biology, 17:252-274

Wood, D. 1994. *Wolves.* Whitecap books ltd. Vancouver/Toronto