

Delredovisning av uppdrag rörande rovdjursförvaltningen (dnr 235-3697-10);
frågorna 1-4 till Leverantör 2

Leverantör 2, Pär Forslund, Institutionen för ekologi, Sveriges lantbruksuniversitet

Uppdraget

NV uppdrar åt Pär Forslund på SLU att utreda nedanstående frågor och redovisa svar på ett sådant sätt att resultatet kan användas som underlag till Naturvårdsverkets redovisning av regeringsuppdraget om rutiner för införsel och utplantering av varg. Redovisning ska ske digitalt.

Mål

Målet med uppdraget gällande frågorna 1-4 har varit att belysa

- hur mycket inavelsgraden i den skandinaviska populationen kan minskas genom införsel av vargar som antas vara obesläktade med varandra och med de skandinaviska vargarna
- vad som händer med inavelsgraden över tiden vid olika antal införda genetiskt effektiva vargar
- hur mycket framtida invandring/införsel som krävs för att bibehålla den inavelsgrad som uppnåtts med den tänkta åtgärden att införa nya vargar under en femårsperiod
- hur snabbt inavelsgraden kommer att öka vid olika maximala populationsstorlekar givet att ingen spontan invandring eller ingen införsel av vargar sker

Generell metodbeskrivning

De frågor som ställts inom uppdraget har undersökts med hjälp av en populationsmodell som konstruerats av mig i samarbete med forskare inom det skandinaviska vargprojektet Skandulv. Samma populationsmodell har använts i de tidigare uppdrag jag haft för Naturvårdsverket i samband med förvaltningen av den svenska vargpopulationen, och har beskrivits utförligare i de tidigare rapporter jag bidragit till (Naturvårdsverket rapport [Dnr 429-8585-08 Nv]; Liberg et al. 2009).

Kort beskrivet är modellen individbaserad och integrerar demografi och genetik bl a genom att simulera släktskap mellan individer. Den genetiska process som modelleras är den inavelsdepression som förekommer i populationen genom att ökande inavel ger lägre kullstorlek (Liberg et al. 2005). Modellen tar dock inte upp de effekter av genetisk variation på livstidsreproduktion som rapporterats (Bensch et al. 2006). Som ingångsvärden i modellen har jag använt empiriska data från Skandulvprojektet, d v s i fält uppmätta värden på reproduktion, överlevnad och inavelsdepression. Modellen simulerar slumpmässig

populationstillväxt på grund av demografisk stokasticitet. Modellen är också utformad så att beskattning, maximal populationsstorlek och invandring kan varieras. Med hjälp av detta kan olika scenarier, d v s möjliga förvaltningsåtgärder, konstrueras och undersökas. De scenarier som undersökts simulerar införsel av vargar, olika maximala populationsstorlekar och olika kontinuerliga invandringshastigheter av vargar som är obesläktade med varandra och med vargarna i den skandinaviska populationen. I varje scenario simulerades populationsutvecklingen över 100 år, och varje scenario upprepades i 500 simuleringar.

Frågorna

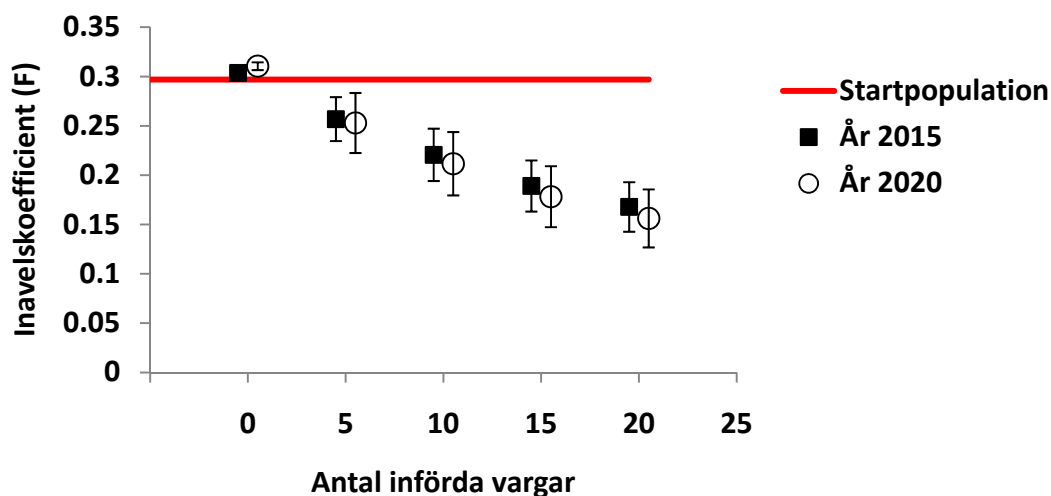
1. Hur stor blir inavelskoefficienten inom 5 -10 år efter införsel av 0-20 genetiskt effektiva individer som är obesläktade med de skandinaviska vargarna?

Metod: Frågan undersöktes genom att modellera scenarier med införsel av genetiskt effektiva individer fördelade över en period av fyra år och kontrastera det mot ett scenario då inga vargar införs eller vandrar in spontant. De scenarier av införsel som simulerades var totalt 5, 10, 15 eller 20 vargar över de fyra åren. Jag antog att vart och ett av de fyra åren hade samma sannolikhet (25 %) att få införda vargar, men det exakta antalet varje specifikt år slumpades fram, dock med restriktionen att det totala antalet över de fyra åren blev exakt 5, 10, 15 eller 20 individer. Könstillhörigheten hos införda vargar slumpades också med antagandet att könskvoten är 1:1. De införda vargarna antogs vara obesläktade med varandra och med individerna i den skandinaviska populationen.

Vidare antogs att vargpopulationen varje år begränsades till 240 individer (210 svenska och 30 norska vargar), samt att det finns en underliggande skydds jakt som antogs beskatta populationen med 5 % när populationen understeg gränsen 240 individer. Vid populationsstorlekar över 240 individer beskattades däremot genom att slumpmässigt ta bort det antal individer som översteg den maximala populationsstorleken. I dessa fall antogs skyddsjakten ingå i det antalet.

Resultat: Modellen förutsäger att med utebliven införsel eller spontan invandring av obesläktade individer kommer inavelskoefficienten att öka med runt en procentenhet efter 5 och 10 år (Figur 1). Med införsel av vargar som är obesläktade med de skandinaviska vargarna förväntas inavelsgraden sjunka, förutsatt att de införda vargarna kommer att ingå i den reproducerande populationen (jämför den röda linjen i Figur 1 som visar startpopulationens inavelsgrad med de inavelsgrader som förväntas efter 5 och 10 år). Vid införsel av totalt 5 vargar förväntas inavelskoefficienten bli $F_{2015}=0.26$ och $F_{2020}=0.25$ efter 5 respektive 10 år (Figur 1). Med totalt 20 införda genetiskt effektiva vargar blir dessa siffror $F_{2015}=0.17$ och $F_{2020}=0.16$, och värdena för 10 och 15 införda vargar ligger mellan dessa yttervärden (Figur 1).

Dessa resultat pekar alltså på att även om många vargar förs in i populationen och lyckas reproducera sig, kommer inavelsgraden fortfarande att vara relativt hög. I den modell jag nu använt undantas inte införda individer och deras avkomma från beskattning eftersom jag antagit slumpmässig avskjutning. Jag kommer i en senare redovisning att undersöka vilken betydelse det har för inavelsgraden om de införda vargarna och deras avkomma undantas från jakt (fråga 5 i uppdraget).



Figur 1. Modellresultat av genomsnittlig inavelskoefficient (F) i populationen i förhållande till totalt antal införda vargar åren 2011-2014. Figuren visar inavelskoefficienten i modellens startpopulation (röd, heldragen linje) samt år 2015 och år 2020. Felstaplar anger \pm standardavvikelse.

2. Hur snabbt kommer inavelskoefficienten att sjunka efter införsel av sådana vargar vid olika maximala populationsstorlekar?

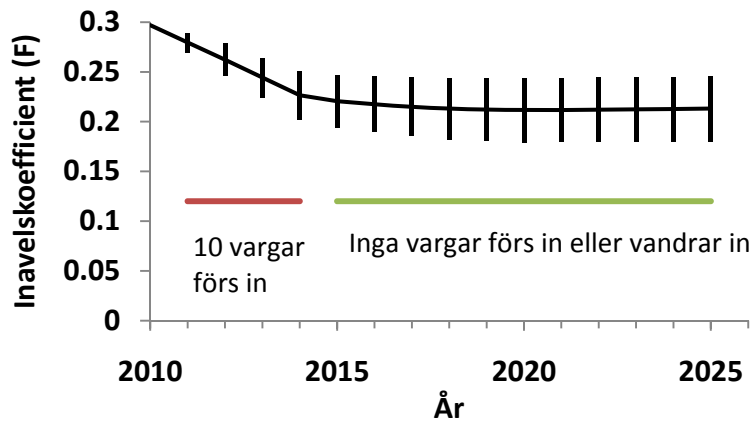
Metod: se fråga 1. Observera att införsel av vargar antogs vara jämnt fördelad över en period av fyra år. Jag undersökte minskningen av inavelskoefficienten vid två olika maximala populationsstorlekar – 240 och 500 individer.

Resultat: Minskningen av inavel i populationen kommer enligt modellresultaten att bli relativt snabb efter införsel av nya, obesläktade vargar (Figur 2). Hur snabb responsen blir på införsel av nya vargar är oberoende av hur många vargar som förs in (jämför Figur 2a och 2b), även om inavelsgraden naturligtvis minskar mer ju fler vargar som förs in (Figur 1 och 2). Responsen på införsel är också i stort sett oberoende av maximal populationsstorlek. Visserligen blir responsen något långsammare och ger något mindre effekt vid en maximal populationsstorlek på 500 individer jämfört med 240 individer, men skillnaderna är så små att de inte har någon praktisk betydelse (jämför Figur 2b och 2c). Den relativt snabba responsen beror på att de vargar som i modellen tillförs populationen antas vara genetiskt effektiva immigranter, d v s de antas gå direkt in i reproduktionen och snabbt producera avkomor av första generationen med inavelskoefficienten 0. Om de vargar som förs in i populationen *inte* reproducerar sig direkt kommer minskningen av inavelsgrad naturligtvis att gå långsammare. Effekten på inavelsgraden blir alltså snabbare ju snabbare nya, obesläktade vargar börjar reproducera sig i populationen. I teorin kan alltså en tidsvinst på något eller några få år göras genom att tillföra många vargar så snabbt som möjligt. Med avseende på en förbättring av vargpopulationens genetiska situation och populationens sårbarhet torde dock denna tidsvinst vara av marginell betydelse jämfört med om

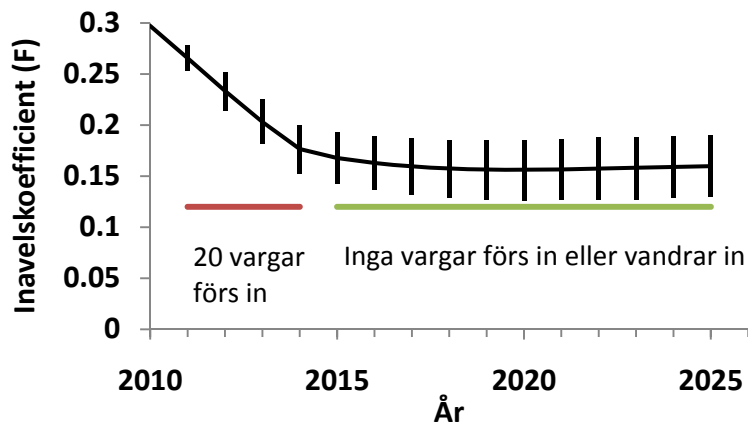
utsättningen av nya vargar sker etappvis i något långsammare tempo inom den givna tidsramen för införsel av nya vargar.

När införseln av vargar har upphört (efter år 4 i modellen, se Figur 2), förväntas inavelsgraden ändå att fortsätta att sjunka under en femårsperiod (något senare vid en maximal populationsstorlek på 500 individer). Det beror på att de införda vargarnas avkommor (i flera generationer) blir allt fler och har låg eller ingen inavel (Figur 2). Det skall noteras att när minskningen av inavel upphör (c. år 2020 i modellen), förväntas inavelsgraden att återigen börja stiga då inga obesläktade vargar längre vandrar in eller tillförs populationen (se vidare fråga 3).

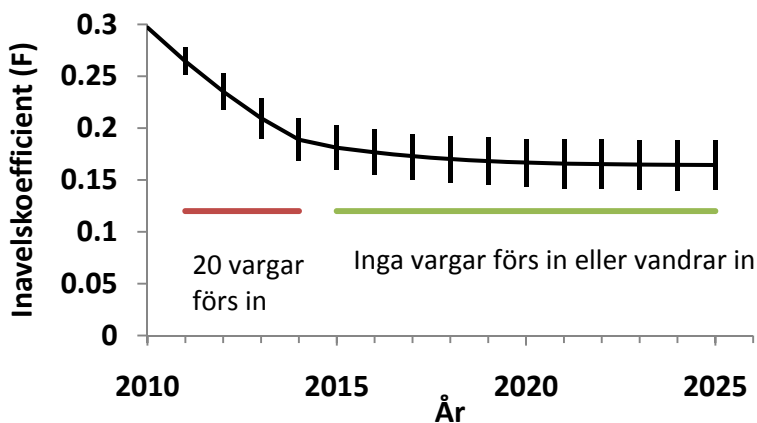
(a)



(b)



(c)



Figur 2. Modellresultat av genomsnittlig inavelskoefficient (F) i populationen vid införel av (a) 10 och (b) 20 genetisk effektiva vargar under de fyra första åren (röd markering) vid en maximal populationsstorlek på 240 individer. Figur (c) visar förväntad inavelskoefficient med 20 införda genetisk effektiva vargar under de fyra första åren vid en maximal populationsstorlek på 500 individer. Efter åren med införel av vargar (röd markering) antas ingen ytterligare införel eller invandring ske (grön markering). Felstaplar anger \pm standardavvikelse.

3. Hur stor, kontinuerlig invandring kommer att krävas för att hålla inavelskoefficienten konstant efter denna införsel av vargar?

Metod: Frågan undersöktes genom modellerade scenarier med en maximal populationsstorlek på 240 vargar, olika totalantal införda vargar under en fyraårsperiod (som ovan), samt kontinuerlig invandring av vargar efter denna fyraårsperiod. Den kontinuerliga invandringen antogs i olika scenarier ha de genomsnittliga frekvenserna 0.1, 0.2, 0.5 och 1 genetiskt effektiva immigranter/år. Invandringen var dock slumpmässig vad beträffar såväl antal som kön (sannolikhet för hankön=80%) varje specifikt år i varje simulering givet att de ovan nämnda frekvenserna uppnåddes. Som jämförelse gjordes också scenario med en maximal populationsstorlek på 500 vargar, 20 införda genetiskt effektiva vargar och ingen invandring eller införsel efter fyraårsperioden med införsel.

Resultat: Fortsatt, kontinuerlig invandring (eller införsel) av obesläktade vargar till populationen är nödvändig för att bibehålla den sänkta inavelsgrad som kan åstadkommas med en tillfälligt stor införsel av vargar (Figur 3). Om ingen invandring sker efter de fyra första årens införsel av vargar, kommer inavelsgraden att åter öka i populationen efter ett tillfälligt bottenläge (Figur 3; 0 invandrare/år). Efter c. 100 år förväntas inavelskoefficienten åter ha nått upp till dagens nivå vid en maximal populationsstorlek på 240 individer (Figur 3a och b). Vid en maximal populationsstorlek på 500 individer går inavelsökningen långsammare (se Fråga 4 för vidare diskussion kring detta) och inavelsnivån förväntas efter 100 år ligga under dagens nivå (Figur 4).

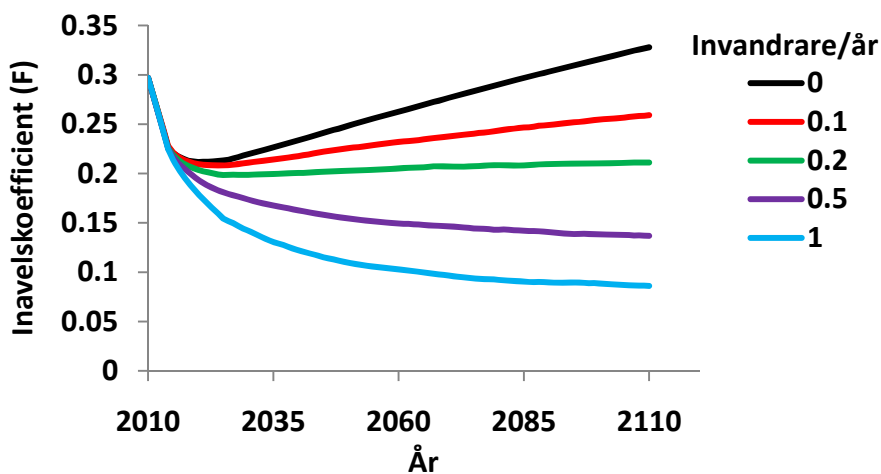
Antalet införda vargar under de första fyra åren har stor betydelse för hur stor inavelsgraden kommer att vara kommande årtionden om ingen ytterligare invandring eller införsel av vargar sker. I den situationen förväntas en inavelskoefficient på 0.25 att nås år 2051 vid 10 införda vargar, men först år 2083 vid 20 införda vargar (Figur 4). Denna tidsvinst kan vara mycket värdefull för den svenska vargpopulationen då det ger större och längre utrymme för ytterligare förvaltningsåtgärder som syftar till att förbättra den genetiska situationen. Allra bäst effekt ger införseln av 20 nya vargar om den kombineras med en maximal populationsstorlek på 500 individer. Då förväntas en inavelsnivå på 0.25 överhuvudtaget knappast uppnås inom den studerade tidshorisonten på 100 år (Figur 4). Vid 10 införda vargar under de första åren och en maximal populationsstorlek på 500 individer sammanfaller tidpunkten för när en inavelskoefficient på 0.25 uppnås med scenariot 20 införda vargar och en populationsstorlek på 240 individer. Scenariot 10, 500 kan dock tolkas som ett sämre alternativ än scenariot 20, 240 då inavelskoefficienten i det förra scenariot aldrig når så låga värden som i det senare scenariot (Figur 4).

De resonemang som förs ovan bygger på analys av de förväntade medelvärden som visas i Figur 4. Det finns naturligtvis en variation i inavelskoefficienten vid olika tidpunkter mellan simuleringar inom varje scenario, vilket innebär att de tidsskillnader som diskuteras ovan kan variera. Denna variation visas inte i Figur 4, men standardavvikelsen är i storleksordningen 10-15% av medelvärdet vilket innebär att det finns tydliga tidsskillnader mellan scenarierna.

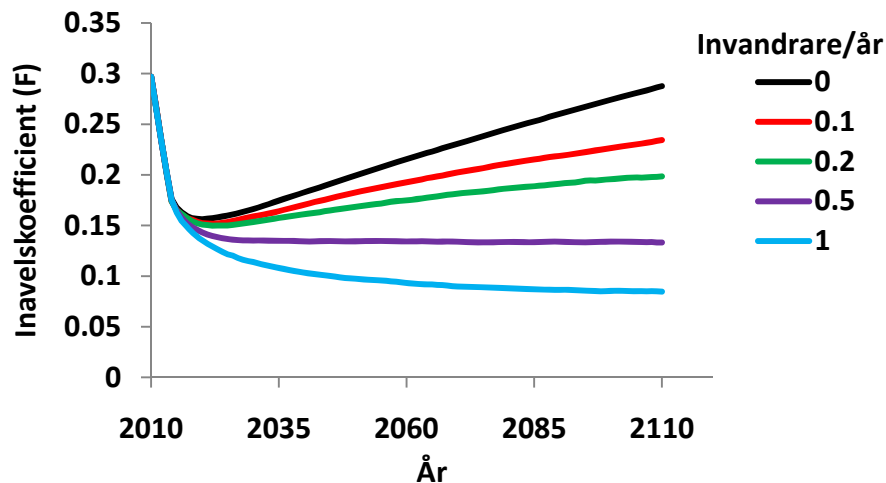
Storleken på den kontinuerliga invandringen har stor betydelse för populationens långsiktiga inavelsgrad. Ju större invandringsfrekvensen är, ju lägre inavelskoefficient kan nås i det långa loppet (Figur 3). Modellresultaten pekar på att med en invandrare/år (obesläktad med individerna i den skandinaviska populationen) nås på lång sikt en inavelsgrad på c. 0.08, och

med i genomsnitt en invandrare vartannat år blir inavelskoefficienten långsiktigt c. 0.13 (Figur 3). Vid lägre invandningsfrekvenser förväntas högre inavelsgrader på lång sikt (Figur 3). Dessa resultat kan förklaras med att det finns olika jämviktslägen för inavelsgraden som å ena sidan beror på att inavelskoefficienten ökar i en population då besläktade individer parar sig med varandra, å andra sidan på att invandring av obesläktade individer motverkar den processen. En intressant egenskap hos detta jämviktsläge är att det teoretiskt är oberoende av populationsstorleken (Hartl & Clark 2007). Det innebär t ex att en population på 500 individer kräver samma invandningsfrekvens som en population på 200 individer för att uppnå samma jämviktsläge för inavelskoefficienten (Hartl & Clark 2007). De resultat som erhållits i mina analyser stämmer väl överens med förutsägelser från populationsgenetisk teori (Hartl & Clark 2007).

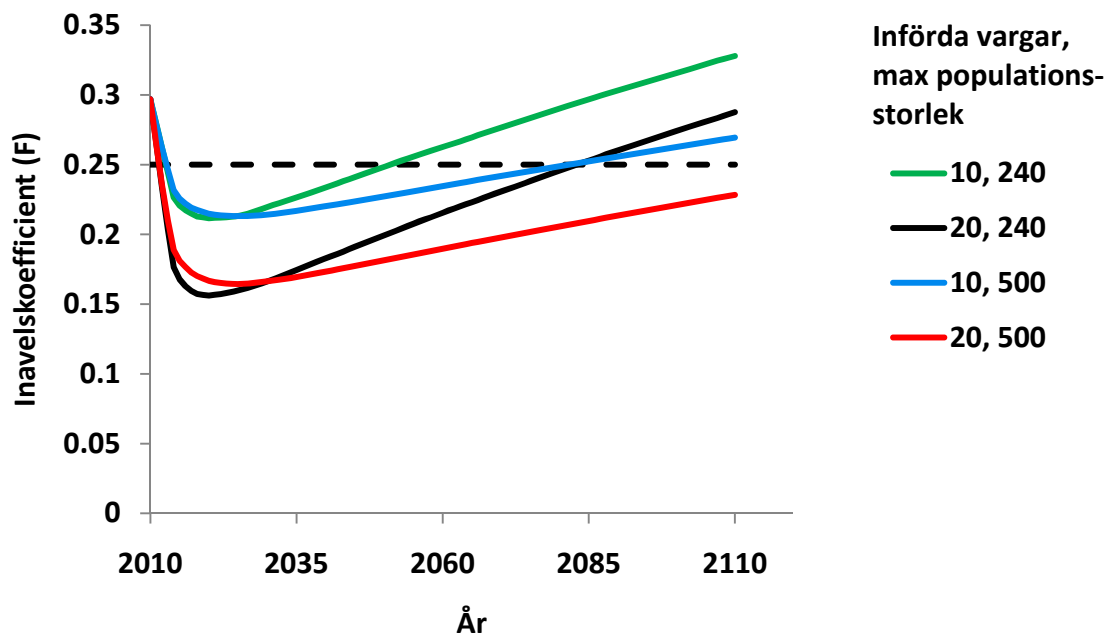
(a)



(b)



Figur 3. Modellresultat av genomsnittlig inavelskoefficient (F) i populationen vid införsel av 10 (a) och 20 (b) genetisk effektiva immigranter under de fyra första åren, och kontinuerlig invandring med olika frekvenser under efterföljande år (åren 5-100). Figurerna visar ingen spridning kring medelvärden för att underlätta läsning. De första 15 åren i denna figur visar samma resultat som i Figur 2.



Figur 4. Modellresultat av genomsnittlig inavelskoefficient (F) i populationen vid införsel av 10 eller 20 genetisk effektiva immigranter under de fyra första åren vid olika maximala populationsstorlekar. Efter åren med införsel av vargar antas ingen ytterligare införsel eller invandring ske. Figuren visar ingen spridning kring medelvärden för att underlätta läsning. Den streckade linjen markerar en inavelskoefficient på 0.25 för jämförelse (se text).

4. Hur stor blir inavelsökningen vid olika maximala populationsstorlekar om ingen införsel eller spontan invandring förekommer?

Metod: Frågan undersöktes genom att modellera scenarier utan invandring eller införsel av vargar, men med olika maximala populationsstorlekar. Den genomsnittliga inavelskoefficienten i populationen i varje tidssteg (över 100 år) i varje simulering användes sedan för att beräkna hur mycket inavelsgraden förändrades (ΔF) per generation. Detta beräknades på följande sätt:

$$\Delta F = [(F_t - F_{t-1}) / (1 - F_t)] \times T$$

där F_t och F_{t-1} är inavelskoefficienten F vid tidpunkterna t och t-1, och T är generationstiden beräknad med hjälp av den så kallade fundamentala matrisen (Caswell 2001).

Resultat: Beräkningarna visar att inavelsgraden i populationen ökar mer per generation ju mindre den maximala populationen är (Figur 5). Detta är helt enligt grundläggande populationsgenetisk teori (se t ex Hartl & Clark 2007), som säger att ökningen av inavelskoefficienten per generation i en isolerad population kan beskrivas med sambandet

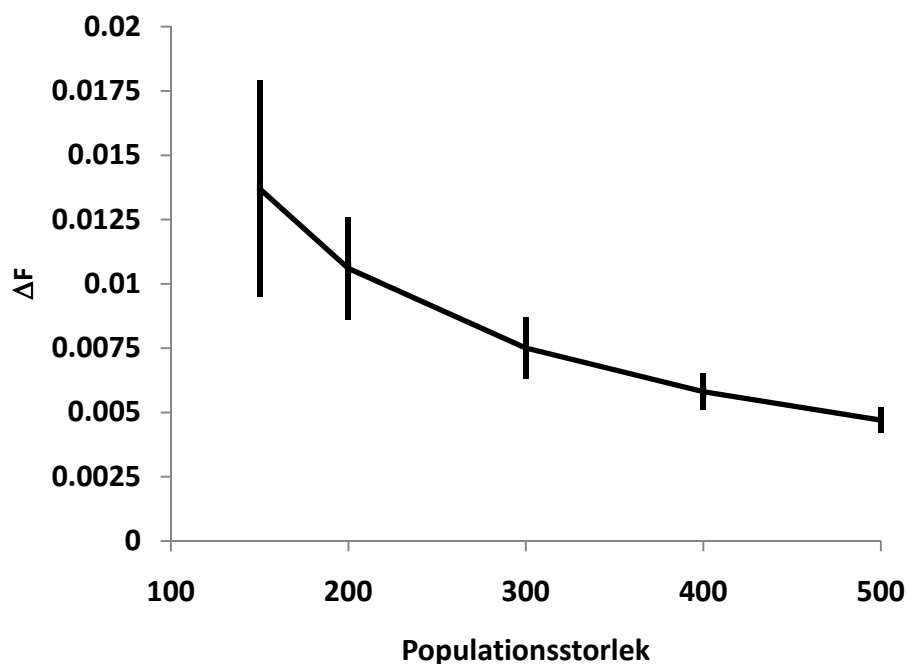
$$\Delta F = 1/2N_e$$

där N_e är den så kallade effektiva populationsstorleken.

Med den nuvarande populationsbegränsningen på maximalt 210 vargar i Sverige, vilket i praktiken betyder c. 240 vargar i den skandinaviska populationen (under antagandet att Norge hyser 30 vargar), kan man alltså förvänta sig att inaveln ökar med c. en procentenhet per generation (Figur 5). Om inavelsgraden nu ligger på $F=0.30$, innebär det att den om 20 år kommer att vara uppemot 0.35 om ingen invandring eller införsel av vargar sker.

Om populationen däremot har en storlek på 500 individer, kommer inavelsökningen endast att vara hälften så stor som med 240 vargar, medan en populationsstorlek som är mindre än dagens leder till en snabbare ökning av inavelsgraden (Figur 5).

Den viktiga slutsats man kan dra här, är att inavelsökningen kan bromsas avsevärt genom att tillåta en större vargpopulation i en situation då invandring av obesläktade vargar inte förekommer. Detta är en viktig aspekt i förvaltningen av vargpopulationen eftersom hög inavel innebär ökade risker för populationens överlevnad på grund av inavelsdepressionen. För det andra innebär hög inavel, på grund av liten populationsstorlek, att kraftigare åtgärder krävs för att sänka inavelsgraden till en önskad nivå. Det bör tilläggas att dessa slutsatser avser inavel och inavelsdepression, men frågan om populationsstorlek är mycket viktig även med avseende på förlust av genetisk variation. Den frågan behandlas dock inte i denna rapport.



Figur 5. Förändring i inavelskoefficienten (ΔF) per generation (c. 4-5 år) vid olika maximala populationsstorlekar. Felstaplar anger \pm standardavvikelse.

Slutsatser

- Om 20 vargar som är obesläktade med varandra och med individerna i den skandinaviska vargpopulationen införs i denna population och reproducerar sig (=genetiskt effektiva immigranter) förväntas inavelsgraden att sänkas till en nivå på c. $F=0.16$. Med färre tillförda individer blir inavelsgraden högre.
- Ju fler vargar som förs in under de första fyra åren ju längre tid tar det innan dagens inavelsnivå återkommer om ingen ytterligare invandring eller införsel av vargar sker. Denna tidsvinst kan vara av stor betydelse för förvaltning av populationen med syfte att förbättra den genetiska situationen, då det ger ett större utrymme för sådana åtgärder.
- Inavelsgraden förväntas sjunka relativt snabbt som svar på tillförsel av nya, reproducerande vargar. Efter att den tänkta tillförseln upphört förväntas inavelsgraden sjunka något ytterligare. Det bedöms vara av mindre betydelse ur genetisk synpunkt om många nya vargar tillförs direkt eller etappvis inom den givna tidsramen.
- Införda vargar som inte reproducerar sig någon gång under sitt liv kommer inte att påverka den genetiska situationen för den skandinaviska vargpopulationen.
- För att över längre tid bibehålla den reducerade inavelsgrad som införsel av nya vargar kan åstadkomma, krävs en fortsatt, kontinuerlig invandring/införsel av c. 1 varg per år för att långsiktigt nå en inavelsgrad av strax under 0.1. Med en kontinuerlig invandring med en varg vartannat år förväntas en långsiktig inavelsgrad på c. 0.13. Om den tänkta införseln av vargar under de närmaste år inte följs av fortsatt kontinuerlig invandring, kommer inavelsgraden att återigen börja stiga efter c. 10 år.
- Så länge naturlig invandring eller införsel av vargar inte fungerar, bör den maximala tillåtna populationen vara så stor som möjligt för att bromsa ytterligare ökning av inavelsgraden. En fördubbling av den nuvarande skandinaviska populationen innebär att inavelsökningen halveras.

Referenser

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.

Caswell H. 2001. Matrix Population Models. 2 ed., Sunderland, MA, Sinauer.

Hartl D. H. & Clark G. C. 2007. Principles of Population Genetics. 4 ed., Sunderland, MA, Sinauer.

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., Chapron G., Forslund P., Ahlqvist P., & Ängsteg I. 2009. Reglerande beskattning av den svenska vargstammen samt flyttning av varg inom landet för att förstärka vargstammens genetiska situation. Rapport till Naturvårdsverket.

Naturvårdsverket rapport [Dnr 429-8585-08 Nv]. Förslag till åtgärder som kan stärka vargstammens genetiska status.