# Bestandens overlevelse for dummies…

*Tormod Vaaland Burkey, Philosophiae Doctoris (populasjonsdynamikk/bevaringsbiologi); 2019*
*Visiting Scientist, Center for Ecological and Evolutionary Synthesis (CEES), Universitetet i Oslo*

*Tillatelser til å drepe store, rødlistede rovdyr kan etter norsk lov bare gis dersom dette "ikke truer bestandens overlevelse". Hva som truer bestandens overlevelse er et biologisk-faglig spørsmål, det er ikke noe hvor man stikker fingeren i lufta og tenker på et tall. Skal man forvalte små, truede bestander, trenger man å forstå stokastiske prosesser i små populasjoner, populasjonsdynamikk og populasjonsgenetikk. Skal man gjøre noe så rart som å aktivt redusere bestandssstørrelsen av en allerede kritisk utryddelsestruet art må man, rent vitenskapsfilosofisk, ikke bare gjøre en analyse, man må gjøre en veldig god analyse. For å avstå fra å gi en slik tillatelse trenger man imidlertid ikke gjøre mer enn å henvise til norsk lov og føre var-prinsippet.*

**Innholdsfortegnelse**

**Innholdsfortegnelse** ..... **1**
**Innledning** ..... **2**
***Bestandsbegrepet*** ..... ***2***
***Sannsynlighetsregning*** ..... ***3***
***Hva vil det si å true bestandens overlevelse?*** ..... ***3***
***Noen ord om rødlisten*** ..... ***5***
***En biolog er ikke en biolog er ikke en biolog*** ..... ***6***
**Ordliste** ..... **7**
**Populasjonsdynamikk** ..... **7**
*Miljøstokastisitet* ..... *8*
*Katastrofer* ..... *8*
*Epidemier* ..... *9*
*Andre arter* ..... *9*
*Carrying Capacity (miljøets bæreevne):* ..... *9*
*Allee effect* ..... *9*
**Populasjonsgenetikk** ..... **10**
*Populasjonsgenetikk er mer enn innavl.* ..... *10*
*Kortsiktig levedyktighet, genetisk:* ..... *10*
*Langsiktig levedyktighet, genetisk:* ..... *10*
*Founder effect* ..... *10*
*Drift* ..... *11*
*Effektiv bestandsstørrelse* ..... *11*
*Genetisk flaskehals* ..... *14*
*Tap av heterozygositet* ..... *15*
*Tap av sjeldne alleler* ..... *15*
*Innavl* ..... *16*
*Innavlsdepresjon* ..... *17*
**Både populasjonsdynamikk og populasjonsgenetikk** ..... **19**
***Levedyktighetsanalyse*** ..... ***19***
*Gynnsam bevarandestatus (gunstig bevaringsstatus)* ..... *22*
*Metapopulasjonsperspektiv* ..... *24*
**Økologisk funksjonelle rolle** ..... **25**
**Juss** ..... **25**
**Politikk** ..... **27**
**Vitenskapsfiliosofi: err on the side of caution** ..... **27**
**Konklusjon** ..... **28**
**Litteratur** ..... **31**

**Innledning**

Når norsk forvaltning gir tillatelse til å drepe trude rovdyr ved lisensjakt er de nødt til å påstå at "dette truer ikke bestandens overlevelse", fordi ellers kunne de ikke gi slike tillatelser. Å true bestandens overlevelse er nemlig i strid med norsk lov. I tillegg kan det selvfølgelig være andre grunner til å ikke gi tillatelse til lisensjakt, men hensynet til bestandens overlevelse er det viktigste. Ifølge gjentatte uttalelser fra alle sider i tidligere rettssaker: "[hensynet til] bestandens overlevelse er ufravikelig." Dette er et skriv for å forklare hva som ligger i "bestandens overlevelse" og de sentrale elementene en må ta hensyn til for å kunne si noe meningsfylt om dette. Vi kan bruke ulven som eksempel fordi ulven er vår mest kritisk utryddelsestruede pattedyrart (med mulig unntak av fjellreven), fordi den illustrerer med all mulig tydelighet de faktorene som spiller inn på bestandens overlevelse, og fordi problemstillingen stadig er aktuell med ulv, med årlige lisensjakter og stadige rettssaker. Med de ekstreme utfordringene som ulven har i Norge er forvaltningens behandling av ulvebestanden den mest outrerte vi kan vise til.

Siden den første store ulvejakten i Østerdalen i 2001 har vi hatt gjentatte rettssaker for å utfordre grunnlaget for vedtakene om lisensfelling (Tingretten 2005, Tingretten 2006, Lagmannsretten 2007, Tingretten 2018, Lagmannsretten 2019, for ikke å nevne rettssakene for å få stanset jakten inntil det rettslige grunnlaget kunne prøves for retten—eller en eventuell runde i Høyesterett etter anker av den siste dommen fra Borgarting Lagmannsrett). Ved slike tillatelser (forvaltningsvedtak) skal vedtaket begrunnes. Det sies stadig at "vedtaket ikke truer bestandens overlevelse". Denne påstanden blir aldri begrunnet av forvaltningen. I nyere tid er det blitt vanlig å henvise til Stortingets rovviltforlik. Vi har hatt dommer i tingretten og lagmannsretten som bare påstår at "bestandens overlevelse" er ensbetydende med det bestandsmålet Stortinget har satt. Det er jo åpenbart feil. Stortinget har ikke foretatt noen vurdering av hva et slikt bestandsmål vil ha å si for bestandens overlevelse, og de har heller ikke bedt noen foreta en slik vurdering eller å fortelle dem hva de må ta hensyn til og hva de trenger å vite. Det burde være åpenbart at også Stortinget må forholde seg til de lover de selv har laget—og kanskje spesielt til Grunnloven. At Stortinget ikke har slik informasjon, eller at forvaltningen ikke sørger for at folkevalgte og velgere har slik nødvendig informasjon, må etter min mening være et brudd på henholdsvis miljøinformasjonsloven, Århuskonvensjonen og Grunnloven (paragraf 112).

Man kan ikke gå utifra at man alltid vil kunne redde en art eller en populasjon når man en gang går inn for det. Historien er full av arter som har dødd ut, til tross for at man—etter først å ha redusert bestanden—har brukt masse ressurser i forsøk på å bygge den opp igjen. Man kan ikke garantere at redningsaksjoner vil virke når man trenger dem.

Selv det å ta individer inn i fangenskap og avle på dem gir ofte ikke suksess når man prøver å reintrodusere dem i naturen. (Blant de viktigste faktorene å sørge for her er at det fortsatt finnes egnet habitat å introdusere individene inn i, at de vet hvordan de skal leve i naturen, og at de ikke har mistet vesentlige aspekter av sin kultur, og at de fortsatt er genetisk koadaptert til miljøet de skal reintroduseres i).

Følgelig er det selvfølgelig ikke slik at en bestand ikke er truet med utryddelse så lenge det er noen få individer igjen i naturen. Dette burde være godt forstått i Norge, hvor fjellreven har vært totalfredet siden 1930 uten at den har klart å ta seg opp igjen og kommet seg ut av status som kritisk truet. Uansett koster slike redningsaksjoner gjerne mye mer enn norsk forvaltning er villig til å bruke på andre arter.

Biomangfoldkonvensjonen (CBD) sier eksplisitt at økosystemer, arter og genetisk variasjon (biodiversitet på det genetiske plan) skal opprettholdes.

***Bestandsbegrepet***

Her vil vi bruke ordene "bestand" og "populasjon" om hverandre, da de er synonymer.

En gjengs definisjon av en "bestand" (eller en "populasjon") er "en gruppe individer av samme art som finnes innenfor et gitt område innenfor et gitt tidsrom". Så biologisk kan vi snakke om bestanden av abbor i et gitt tjern, eller vi kan snakke om bestanden av ulv i Norge, eller i Sverige, eller i Sør-Skandinavia, eller den globale bestanden av ulv i 2019.

Rovdyrforvaltningen i Norge ser ut til å ønske å forholde seg til ulvebestanden i Sør-Skandinavia når de uttaler seg om "bestandens overlevelse". Mange vil være enig om at det kan være naturlig, ettersom ulv beveger seg frem og tilbake over grensen mellom Norge og Sverige, og at det dermed biologisk kan passe å snakke om dette som én bestand. Men man kan like gjerne snakke om den norske ulvebestanden, eller bestanden av ulv i Aurskog-Høland.

Juridisk er det imidlertid naturlig at forvaltningen i Norge forholder seg til *bestanden i Norge*, ettersom Norge er det arealet hvor den nasjonale forvaltningen har myndighet og ansvar. Man kan tolke det slik at Naturmangfoldloven forplikter oss til å ta vare på ulven *i Norge*, og at norsk forvaltning forplikter å sørge for at det vil fortsette å være en bestand av ulv i Norge i fremtiden, og til enhver tid. Man kan også tolke det slik at Grunnloven gir oss rett til en natur, *i Norge*, som inneholder ulv. Dermed ville det også være en forsømmelse av ansvar å overlate til Sverige å sørge for at vi fortsatt har ulv i Norge. Man kan også argumentere med at en forvaltning som baserer seg på at Sverige skal opprettholde en ulvebestand som er slik at den til enhver tid ville kunne produsere innvandrende ulv til Norge for å

opprettholde eller gjenopprette en bestand av norsk ulv, ville være å ta frihetsgrader fra svensk forvaltning. Norsk forvaltning har ihvertfall bare suverenitet på norsk territorium, per definisjon.

### *Sannsynlighetsregning*

"Bestandens overlevelse" handler om sannsynligheter. De fleste lærer ikke så mye sannsynlighetsregning, og byråkrater, politikere, endog jurister, er ikke noe unntak.

I en *deterministisk* modell går vi utifra at utfall er bestemt på en måte hvor ikke tilfeldigheter spiller inn, eller ihvertfall at vi kan overse tilfeldigheter. Hvis for eksempel en bestand dobler seg hver generasjon, kan vi skrive en bestandsutvikling slik:

$$N_{t+1} = 2N_t.$$

der $N_t$ er bestandsstørrelsen (etter -tettheten) ved tid $t$. I en slik deterministisk modell, hvor vekstraten (i dette tilfellet 2) er større enn én, vil bestanden aldri dø ut. Men en slik representasjon er ikke en god representasjon av den virkelige verden.

I en verden hvor tilfeldigheter spiller inn (eller vi ikke har nok informasjon til å kunne belage oss på en fullstendig deterministisk modell) er det hensiktsmessig med en modell som tillater dette, en *stokastisk* modell.

I små bestander kan tilfeldigheter få ganske store utslag. Tenk deg for eksempel en ukjønnet organisme som bare lever ett år, men på slutten av det året har den en 50% sjanse for å reprodusere, og da får den fire avkom. Den har 50% sjanse for å overleve frem til den har sjansen til å reprodusere. Hvis bestanden bare er på ti individer, er det en ikke-triviell sannsynlighet for at ingen av disse individene overlever eller reproduserer et år, og arten/bestanden dør ut. Hvis imidlertid bestanden er på en million individer er sannsynligheten for at ingen av individene skal overleve og reprodusere forsvinnende liten. Derfor spiller bestandsstørrelser en viktig rolle, og små bestander må modelleres ved bruk av *stokastiske* modeller. Deterministiske modeller strekker ikke til for små bestander, eller der andre typer tilfeldigheter (stokastisitet) kan slå ut. Stokastiske modeller er nettopp modeller som inkorporerer tilfeldigheter og variasjon i utfallene —tar hensyn til tilfeldige begivenheter. De er sannsynlighetsmodeller.

Noe tilsvarende skjer når vi slår mynt og kron. Hvis vi slår mynt en million ganger vil utfallet bli ganske tett opptil 50-50, så vi kan regne med at vi vil få ca. en halv million kron og en halv million mynt. Slår du derimot kron og mynt ti ganger, kan du forvente et relativt stort avvik fra 50-50.

Skal man si noe om en bestands utdøelsesrisiko må man også ta hensyn til sannsynligheten for utbrudd av mulige epidemier (enten i arten selv eller dens byttedyr/matkilder), og sannsynligheten for andre "katastrofer" som kan slå hardt ut på bestandsstørrelser et år, eller en serie med påfølgende år (f.eks. skogbranner, uvær, tørke, flom, eller andre naturlige eller unaturlige begivenheter som kan ha store utslag på overlevelse, reproduksjon eller migrasjon hos arten selv eller dens byttedyr/matkilder).

Det kan godt tenkes terskelverdier hvor utdøelsessannsynlighetene gjør et byks hvis bestandsstørrelsen faller under et visst nivå. Men generelt er utdøelseskurver ganske "glatte" med bestandsstørrelse, og utdøelsessannsynligheten er aldri null.

Skal man si noen om bestandens overlevelse må man se på sannsynligheter, svingninger i små bestander. I mindre bestander spiller tilfeldigheter (stokastisitet) en større rolle, og de er sårbare for stokastisitet i både populasjonsdynamikken og i populasjonsgenetikken.

I tillegg er modellen over selvfølgelig ikke en god representasjon av virkeligheten, fordi ingen bestander vokser evig og ubegrenset. Vekstraten vil alltid, før eller siden, gå ned ved større tettheter. Da trenger man en *tetthetsavhengig* modell, slik som for eksempel den logistiske vekstmodellen. Rundt en slik må man også ha stokastisitet for å kunne modellere artens risiko for å dø ut realistisk.

### *Hva vil det si å true bestandens overlevelse?*

Det er åpenbart at økt mortalitet i en kritisk truet bestand truer bestandens overlevelse. En kritisk truet art har allerede uakseptabelt høy sannsynlighet for å dø ut. Å legge til en ekstra mortalitet er å gjøre denne sannsynligheten, som allerede er for høy, høyere. Det vil gjøre bestanden *mer truet*.

Å "true bestandens overlevelse" er å øke bestandens sannsynlighet for å dø ut. Dette har med sannsynligheter å gjøre, så hvis man skal kunne si noe fornuftig om bestandens overlevelse må man være vant til å tenke probabilistisk. For en art som allerede er truet, som ulven (som ifølge den norske rødlisten er i den sterkeste truethetskategorien før utdøen:

kritisk truet ("critically endangered"), da må det bety at utdøelsessannsynligheten øker. Er bestanden ikke i utgangspunktet truet kunne det bety å øke utdøelsessannsynligheten slik at bestanden *blir* utryddelsestruet.

MVP, eller Minste Levedyktige Bestand (Minimum Viable Population), illustrerer det probabilistiske i dette med bestandens overlevelse. Tradisjonelt har minste levedyktige bestand blitt definert som den bestandsstørrelsen som gir mindre enn 1% sjanse for å dø ut på 100 år, eller f.eks. mindre enn 5% sjanse for å dø ut på 1000 år, eller kanskje på 100 generasjoner.

På en måte kan man derfor hevde at MVP gjør det til et politisk eller etisk spørsmål hvor stor risiko for at en art eller bestand skal dø ut som er akseptabelt, og på hvilken tidshorisont. Isåfall må man gjøre dette til en politisk/etisk diskusjon, i disse termer.

MVP gir kanskje inntrykk av at det er en bestemt bestandsstørrelse under hvilket bestanden er truet med utryddelse, og over hvilket den ikke er truet, men risikoen for at en art eller bestand dør ut er aldri lik null. Og på noen måter hadde det kanskje vært bedre å snakke om det tilgjengelige habitatet, eller hva som reelt er miljøets bæreevne for bestanden—eller det *de facto* taket på hvor stor bestanden kan bli, ettersom bestandsstørrelsen endrer seg fortløpende, mens tilgjengelig habitat eller taket på bestanden ofte har vel så mye å si.

Traill et. al (2007) har gjort et metastudy på 30 år med publiserte estimater av minste levedyktige bestand. Ved å se på fordelingen av estimerte MVPer på tvers av 287 bestander og 211 arter kommer de frem til en medianverdi på 4169 individer med et 95% konfidensintervall på 3577–5129. De standardiserte MVP til mindre enn 1% sannsynlighet for å dø ut på 40 generasjoner. (For ulv har man estimert generasjonstiden til 5 år, så dette tilsvarerer en tidshorisont på 200 år for ulv.) Medianverdien og konfidensintervallet er sammenlignbart med anbefalte bestandsstørrelser på 4500 individer basert på genetiske data, og median MVP på 5816 rapportert for vertebrater (referanser i Traill et al.). Medianverdien for standardiserte MVPer for pattedyr var på 3876 individer (95% konfidensintervall: 2261–5095). Av de fem inkluderte publikasjonene som var på ulv (*Canis lupus*) var modellene brukt vilt forskjellige med hensyn på hvilke faktorer de inkluderte og ga estimater på 40, 500, 400, 6332, og 100 individer, men standardisert havnet alle innenfor intervallet fra 5513 til 8753 individer.

Etter IUCNs kriterier for rødlisten over truede arter er de kriteriene (av flere) som baserer seg på kvantitative levedyktighetsanalyser slik at 1) en art der estimert utdøelsesrisiko er minst 50% på 10 år eller 3 generasjoner regnes som kritisk truet (CR, "critically endangered"), 2) minst 20% på 20 år eller 5 generasjoner regnes som sterkt truet (EN), og 3) minst 10% på 100 år regnes som sårbar (VU). Samlet havner kategorien CR, EN, og VU under rubrikken "truet". På den norske rødlisten havner ulv som kritisk truet, mens gaupe, jerv og bjørn havner som sterkt truet, men ikke på grunnlag av dette kriteriet (kriterium E), fordi de havner der under kriterier som er lettere å konstatere, og fordi ingen levedyktighetsanalyse er blitt utført. Se https://artsdatabanken.no/Rodliste/Metode).

Extinction Vortex:
En annen, men mindre utbredt, måte å snakke om minste levedyktige bestand på er den bestandsstørrelsen som er større enn at arten blir sugd inn i en ond sirkel mellom populasjonsdynamikken og populasjonsgenetikken som ender med extinction. En slik ond sirkel kan gå slik at, for eksempel, populasjonsdynamikken (mortalitet og reproduksjon, påvirket av faktorer som kan inkludere menneskelig påvirkning, eller en epidemi, eller en miljøforringelse) kan redusere bestandsstørrelsen til nivåer hvor populasjonsgenetikken blir sårbar for drift og innavl, som igjen påvirker mortalitet og reproduksjon slik at bestandsstørrelsen reduseres ytterligere, osv.

Levedyktighetsanalyse (PVA—Population Viability/Vulnerability Analysis)
Hensikten med en levedyktighetsanalyse er å identifisere en MVP som reduserer risikoen for utdøen til et akseptabelt nivå. Alternativt rett å slett å estimere risikoen for at en art eller en bestand kan komme til å dø ut. Ville vi for eksempel vite hvor sårbar ulvebestanden er for å dø ut, eventuelt hvor sårbar den er med eller uten lisensjakt, ville man utføre en kvantitativ levedyktighetsanalyse. Slike levelyktighetsanalyser må gjøres med simuleringer på en datamaskin (stokastiske modeller).

Ulv er i utgangspunktet godt stilt: de kan få unger hvert år, de kan få relativt store kull, og de har veldig god tilgang på mat i dagens utbredelsesområde i Sør-Skandinavia. Dermed kan de ha relativt høy forventet vekstrate når bestanden er liten og vil kunne vokse seg ut av den verste faresonen om de får være i fred. På den annen side, den sør-skandinaviske ulvebestanden lider av ekstrem innavl og founder effect, som allerede har resultert i vesentlig mindre kullstørrelser (Liberg et al. 2005), redusert fertilitet, og diverse fysiske skavanker som kan påvirke overlevelse.

"Å true bestandens overlevelse" må i denne sammenhengen bety "øke sannsynligheten for å dø ut". Rent matematisk kan en utdøelsessannsynlighet som fortsatt er liten allikevel ha blitt utsatt for en stor økning. Som tabellen under viser, representerer for eksempel en 0.1% sannsynlighet som økes til 1% sannsynlighet en økning på 900% (en ti-dobling), mens en økning fra 1% til 2% er en økning på 100%, osv.

Man kan jo også tenke på dette som analogt til et helsetilfelle hos mennesker, hvor kanskje en miljøgift eller en matvare påfører en kreftrisiko. Hvis en slik miljøgift øker faren for at man får kreft fra la oss si 0.01% til 0.04% er dette et

risikomoment som firedobler kreftrisikoen (eller en økning på 300%) og derfor tas meget alvorlig, selv om faren for at man får kreft fortsatt bare er 0.04%.

Tabell 1. Hypotetisk tenkte tilfeller av utdøelsessannsynligheter uten uttak (første kolonne), med uttak (andre kolonne), og den faktiske økningen i utdøelsessannsynligheten et slikt uttak representere (kolonne tre).

| P(utdøelse) | Med uttak | Økning |
|---|---|---|
| 0,1 % | 1 % | 900 % |
| 1 % | 2 % | 100 % |
| 5 % | 10 % | 100 % |
| 20 % | 25 % | 25 % |
| 50 % | 75 % | 50 % |

La oss tenke oss at bestanden i utgangspunktet har en sannsynlighet som i kolonnen til venstre for å dø ut innen en gitt tid, f.eks. etter 100 år. Med en økning fra 5% til 10% her ville man f.eks kunne vippe en bestand opp fra det IUCN kaller "nær truet", til "sårbar"—altså innenfor begrepet "truet" etter IUCNs inndeling. Selv om noen kanskje ville kunne anse en 10% sjanse for å dø på 100 år som relativt lav, vil det altså i dette tilfellet være a) en ganske stor økning, og b) nok til at man måtte si at "uttaket truer bestandens overlevelse".

Rent populasjonsgenetisk har man lenge operert med tommelfingelregelen 50/500 for en minste levedyktige bestand. Disse stammer fra en regel om at man på kort sikt trenger en effektiv bestandsstørrelse på mer enn 50 for å unngå innavlsdepresjon (en effektiv bestandsstørrelse, $N_e$, på 50 gir en økning i innavlskoeffisienten på én prosent per generasjon), og at man må ha en $N_e$>500 for å opprettholde evnen til evolusjonær tilpasning på lang sikt (Franklin 1980; effektiv bestandsstørrelse forklares under, under populasjonsgenetikk. Det viktigste å være klar over er at en bestands "effektive bestandsstørrelse" typisk er langt mindre enn antall individer i bestanden). Selv i en bestand som er upåvirket av innavlsdepresjon, skaper sampling effekter endringer i genfrekvenser som har alvorlige konsekvenser for bestandens evne til å tilpasse seg endringer gjennom evolusjon.

Når man anvender disse på den skandinaviske ulvebestanden bør man ha i mente at denne *allerede* lider av innavlsdepresjon, founder effekt, tap av sjeldne alleler (og på alle måter redusert genetisk variasjon; se under, under populasjonsgenetikk og ordliste).

### *Noen ord om rødlisten*

I senere år har rødlistet blitt mer kvantitativ, med klare, kvantitative regler for når og hvordan en art skal havne i den ene kategorien eller den andre. Allikevel er det sjelden arbeidet med slik kategorisering er blitt utført på et kvantitativt og rigorøst grunnlag (etter kriterium E). Når de er det er de som oftest blitt klassifisert gjennom den lettest tilgjengelige faktoren, f.eks. "antall reproduserende individer".

Hva gjelder ulven i Norge, er den klassifisert som kritisk utryddelsestruet (CR) under kriterium D1: Antall reproduserende individer < 50. (Husk at hos ulv så er det bare alfaindividene som reproduserer.)

Kategoriene kritisk truet (CR—critically endangered), sterkt truet (E—endangered) og sårbar (VU—vulnerable) faller alle innenfor begrepet "truet", mens NT—near threatened og LC—Least concern og datamangel (DD—data deficient), alle faller utenfor.
Alle kategoriene RE (Regionally Extinct), CR, E, VU, NT og DD, er "rødlistet", mens livskraftig (LC—Least Concern), ikke egnet (NA—not available) og ikke vurdert (NE—not evaluated) ikke er det.

F.eks. ilder er kategorisert som sårbar på grunnlag av "Antall reproduserende individ ≤ 1000", mens ulv er kategorisert som kritisk truet på grunnlag av "Antall reproduserende individ ≤ 50".

Artsdatabanken hevder selv at "Alle arter vurderes mot alle fem kriterier, og det kriteriet eller de kriteriene som gir høyeste risiko for utdøing, blir gjeldende." Men sannheten er at, til en første approksimasjon, INGEN arter blir utsatt for analyse i henhold til kriterium E: Kvantitativ analyse av risiko for utdøing (≥ 10 % sannsynlighet for utdøing på 100 år). Dette gir seg selv, fordi en slik analyse ville være arbeidskrevende, kreve data som oftest ikke er tilgjengelige, og kreve ferdigheter som de som sitter i komitéene ikke innehar.

På en rødliste for Skandinavia ville ulven fortsatt havnet som kritisk truet etter kriterium D—bestandsstørrelse estimert til å være lavere enn 50 reproduserende individer. På en rødliste for Norden ville ulven antagelig havnet som sterkt truet (<250 reproduserende individer) etter de siste inventeringene for Norge/Sverige og for Finland, selv om de heller ikke er veldig mye over kriteriet for kritisk truet.

Allikevel er ikke rødlisten en autoritativ eller kvantitativ indikasjon på utdøelsessannsynligheter, siden en kvantitativ analyse av levedyktighet nesten aldri er det kriteriet (kriterium E i IUCNs inndeling) som ligger til grunn for kategoriseringen av en gitt art. For eksempel er ulven i Norge kategorisert som "kritisk truet", ikke under denne kategoriens kriterium E (kvantitativ analyse som viser minst 50% sannsynlighet for å dø ut innen tre generasjoner, altså 15 år i ulvens tilfelle), men under kriterium D.

***En biolog er ikke en biolog er ikke en biolog***

Spørsmålet om bestandens overlevelse handler om a) populasjonsdynamikk, og b) populasjonsgenetikk. Dette er spesialiserte fagfelt innen biologien. De er ganske matematiske undergrener av biologien. En "naturforvalter" er ikke nødvendigvis en biolog, ei heller nødvendigvis sterk matematisk. Andre felter innen biologien er slikt som fysiologi, cellebiologi, botanikk, limnologi, evolusjonsbiologi, genetikk, osv. Det holder ikke å spørre en fysiolog om populasjonsdynamikk, med mindre vedkommende også er populasjonsdynamiker. Feltbiologer er heller ikke nødvendigvis øvet i populasjonsdynamikk eller populasjonsgenetikk, faktisk er de det nesten aldri. Det holder ikke engang å spørre en genetiker om populasjonsgenetikk, med mindre vedkommende også er populasjonsgenetiker og er vant til å betrakte, beregne og modellere tap av sjeldne alleler, reduksjon av genetisk variasjon som funksjon av effektiv bestandsstørrelse, osv. En "ulveforsker" er ikke nødvendigvis en populasjonsdynamiker. Skal du si noe om ulvebestandens levedyktighet, kan du godt få rådata fra en genetiker og fra en ulveforsker, men analysen eller eventuelle svar må du få fra populasjondynamikere og populasjonsgenetikere. I tillegg må spørsmålet gjerne simuleres på en datamaskin.

Populasjonsdynamikk og populasjonsgenetikk er kjernen i å avgjøre om et "uttak" truer bestandens overlevelse eller ikke. Dette er kvantitative spørsmål som har med sannsynlighetsregning og estimering å gjøre, og må avgjøres av folk som er vant til å befatte seg med og regne på sannsynligheter, forventning og variasjon, og kanskje høyere momenter i en sannsynlighetsfordeling, og samtidig har oversikt over de faktorene som vil påvirke resultatet, og hvilke mål som må vurderes. Slike sannsynligheter må modelleres med alle realistiske og relevante mekanismer tatt hensyn til—ihvertfall hvis man skal hevde at "uttaket truer ikke bestandens overlevelse".

Så får man spørre seg hvor mange populasjonsdynamikere og populasjonsgenetikere miljødirektoratet/klimadepartementet har forhørt seg med før de proklamerer at "uttaket truer ikke bestandens overlevelse", eller hvor mange Stortinget har forhørt seg med før de satte bestandsmål for vårt mest kritisk utryddelsestruede pattedyr. Noen ser ut til å tro at Stortinget har tatt hensyn til bestandens overlevelse når de satte de såkalte bestandsmålene for våre store rovdyr. Det har Stortinget selvfølgelig ikke. Stortinget har ikke foretatt noen slik analyse, og de har heller ikke innhentet informasjon fra noen som kunne ha opplyst dem, og de har ikke bedt om en slik analyse eller innkalt noen kvalifiserte til å gi dem informasjon. Det er selvfølgelig ikke slik at Stortingets bestandsmål kan erstatte en levedyktighetsanalyse, verken i forvaltningen eller i jussen.

**Ordliste**

| | |
|---|---|
| Allee-effekter | Mekanismer som gjør at en bestand har relativt lav vekst ved lave tettheter istedenfor den forventede høye veksten ved lave tettheter. |
| Stokastisitet | Gjenstand for tilfeldigheter/påvirket av begivenheter med en viss sannsynlighet. |
| Carrying capacity | Miljøets bæreevne, typisk definert som den tettheten en bestand har når den har forventet bestandsvekst lik null (én i en diskret modell ($N_{t+1}/N_t=1$), null i en kontinuerlig modell (dN/dt=0, der N er bestandsstørrelsen ved tid t). |
| Utdøen/extinction | Når en art eller bestand dør ut, altså at det siste individet dør. |
| Metapopulasjon | En samling populasjoner av en gitt art, knyttet sammen av noe migrasjon. |
| Fitness | Evolusjonær tilpasning som gjør at man kan reprodusere og føre sine gener videre til neste generasjon. Ofte målt ved relativ frekvens av egne gener representert i fremtidige generasjoner. |
| Allel/Alleler | I en diploid organisme (en med to utgaver av hvert kromosom, ett nedarvet fra mor og og ett fra far), en utgave av et gitt gen på en gitt lokalitet på et gitt kromosom (som man da har to av). |
| Heterozygositet | For et gitt gen, at man har to ulike alleler. |
| Homozygositet | For et gitt gen, at de to allelene man har er like. |
| Drift | Utslag av tilfeldigheter i hvilke alleler som blir representert i neste generasjon, og deres frekvens. |
| Innavlskoeffisient | Variabel (fra 0 til 1) som sier noe om hvor innavlet et individ er, definert som sannsynligheten for at de to allelene på et gitt gen er identical by descent (identisk fordi de er nedarvet fra samme opphav—en stamfar eller -mor som de to foreldrene har felles). Den gjennomsnittlige innavlskoeeffisienten for individer i en bestand er et uttrykk for innavlsgraden i en bestand, og gir et relativt uttrykk for hvor mye genetisk variasjon det finnes i bestanden. |
| PVA | Population Vulnerability Analysis (alt. Population Viability Analysis). En sårbarhetsanalyse/levedyktighetsanalyse som gir en estimert sannsynlighet, *p*, for hvor stor risiko det er for at en bestand dør ut innen en gitt tid, *t*. |
| MVP | Minimal Viable Population. Norsk approksimasjon: Minste levedyktige bestand. Enten a) en bestandsstørrelse som gir en akseptabelt lav sannsynlighet, *p*, for at bestanden skal dø ut innen en gitt tid, *t*, eller b) en bestand som er stor nok til at den ikke blir sugd inn i en extinction vortex. |
| Extinction vortex | En ond spiral i samspillet mellom populasjonsdynamikk og populasjonsgenetikk som fører til at bestanden dør ut. |
| FCS | Favorable Conservation Status, et EU-begrep. Svensk: Gynnsam bevarandestatus. Norsk approksimasjon: Gunstig bevaringsstatus. |

**Populasjonsdynamikk**

Skal du modellere små bestander er det mange faktorer som spiller inn.

Deterministisk nedgang: hvis bestandsveksten er konsekvent negativ vil bestanden dø ut deterministisk. Veksten kan modelleres diskret eller kontinuerlig.

En diskret modell (diskrete tidsintervaller, f.eks. på ett år), kan skrives

$$N_{t+1} = R(N_t)N_t,$$

hvor $N_t$ er bestandsstørrelsen ved tid *t*, og $R(N_t)$ er den tetthetsavhengige diskrete vekstraten. En slik modell vil gi deterministisk utdøen for $R(N_t)<1$.

En enkel kontinuerlig modell (tiden som en kontinuerlig variabel), kan skrives

$$\frac{dN}{dt} = r(N)N,$$

hvor *N* er bestandstettheten og *r(N)* er den tetthetsavhengige kontinuerlige vekstraten. En slik modell vil gi deterministisk utdøen for r(N)<0. Men det er jo nærliggende at *r(N)* er positiv for noen (typisk lave) bestandstettheter og negativ for andre (typisk høye) bestandsstettheter. Slik vil bestanden tendere mot en dynamisk likevektstilstand bestemt av ytre omstendigheter (som påvirker demografiske parametre som overlevelse og reproduksjon). Den bestandsstørrelsen/-tettheten der R(N)=0 er fokus for en slik dynamisk likevekt, som kan betraktes som miljøets bæreevne (carrying capacity, *K*) for arten. *K* er det punktet, eller regionen, som bestanden forventes å være stabil rundt —selv om det kan være mye variasjon (svingninger) rundt et slikt punkt. [$E[R(K)] = 0$, der E betegner forventningen til en variabel med en sannsynlighetsfordeling.]

Klarer man å unngå at bestandsutviklingen ikke er negativ sammenhengende veldig lenge bør det være mulig å unngå deterministisk utdøen. Men det er ikke dermed sagt at bestanden er utenfor fare for å dø ut.

I en stokastisk modell kan bestanden nemlig også dø ut selv om forventningen er at den skal vokse. Dette på grunn av de tilfeldige utslagene i små bestander.

I en populasjonsdynamisk modell er de viktigste parametrene slike faktorer eller kovariater som påvirker overlevelse, reproduksjon, og migrasjon. Disse kan påvirkes av slike ting som egen bestandsstørrelse/tetthet, mattilgang (tettheten av byttedyr, eller beitekvalitet), parasitter og sykdommer, miljøvariasjon (som kan være slike ting som klimaparametre som påvirker mattilgang (de andre artene man spiser, som igjen kan være byttedyr eller planter), energibruk, fysisk form, osv.) og igjen ytre faktorer som påvirker disse (og forskjellige former for uår, som vi kan kalle "katastrofer").

I en lukket bestand er det to faktorer som påvirker vekstraten: reproduksjon og mortalitet (dødelighet, hvor det å overleve er det inverse av å dø). Vi kan skrive r(N) = f(N) - d(N), hvor f er fødselsraten og d er dødsraten. Men fødselsraten og dødsraten er nok ikke bare funksjoner av N; de kan også være funksjoner av miljøvariasjon, hva som skjer med mattilgangen (som gjerne er andre arter) og predasjon (det at man blir spist av andre arter), evt. om man rammes av sykdom eller parasitisme (som ofte også er andre arter). Da kunne man kanskje skrive r(N, v, f, p, s) = f(N, v, f, p, s) - d(N, v, f, p, s), der v står for (miljø)variasjon, f (food) står for mattilgang, p for predasjon, og s for sykdom. Men faktorene v, f, p, og s vil jo ikke være enkle konstanter, men i sin tur avhengige av andre arters tetthet, miljøvariasjon, osv. I en bestand som ikke er lukket, men hvor individer kan komme inn utenfra eller selv bevege seg ut, et r også påvirket av migrasjon, m, slik: r = f - d - m, hvor m er netto migrasjon, forskjellen mellom utvandring og innvandring. Vekst = fødsel - død - migrasjon. Så lenge fødselsraten + immigrasjonsraten er større enn dødsraten + emigrasjonsraten vil bestanden vokse.

Dermed skulle de viktigste parametrene i demografiske (populasjonsdynamiske modeller) være introdusert. Men det er jo ikke alltid man vil eller trenger å ta hensyn til alle disse faktorene. Derimot kan det være verdt å si litt mer om faktorer som er særlig avgjørende når det kommer til dette med "bestandens overlevelse":

*Stokastisitet i små populasjoner/demografisk stokastisitet*
I små bestander kan tilfeldigheter som påvirker de demografiske ratene få store konsekvenser. For eksempel, de fem siste gjenlevende individene av Dusky Seaside Sparrow var alle hanner (Lacy 1992). Demografisk stokastisitet kommer til uttrykk som stokastisitet i demografiske parametre. Demografiske parametre er slike ting som overlevelse/død, fertilitet, kullstørrelse, kjønnsfordeling, osv. Demografisk stokastisitet er altså utslag i slike parametre som best kan modelleres som utsatt for tilfeldigheter. De behøver ikke dermed være helt tilfeldige, det kan godt være et deterministisk element (for eksempel tetthetsavhengigheten) som det stokastiske elementet kommer på toppen av…

Skal man modellere stokastisitet ordentlig, bør man ha god kunnskap om relevante variasjoners (sannsynlighets)fordeling.

*Miljøstokastisitet*
Miljøvariasjon kan være slike ting som har med vær og vind å gjøre: tørke, harde vintre, snedybde, vekstsesongens begynnelse, varighet og intensitet, nedbørsmengde og tidspunkt, osv. Svingninger i "miljøet" kan på sett og vis også være andre arter. Vær og klima kan påvirke mattilgangen for byttedyr, som igen påvirker mattilgangen for rovdyrene. Det kan jo også være trender i slike miljøvariasjoner, for eksempel når det er snakk om klimaendringer.

*Katastrofer*
Noen miljøsvingninger kan være så sterke at man ville kalle dem "katastrofer". Et sterkt utslag i bestander som arten er avhengig av, for eksempel byttedyr i tilfelle rovdyr, eller beitekvaliteten i tilfelle herbivorer (planteetere). Brann, uår, tørke, flom, introduserte arter—alle slike forekomster kan være å betrakte som "katastrofer". Slike katastrofer kan også medvirke til å tidvis trekke bestandsstørrelsen ned i en region hvor den er særlig sårbar for demografisk stokastisitet (og også genetisk stokastisitet).

*Epidemier*
Selv en stor bestand kan tidvis bli decimert av sykdom og epidemier. Tidvise epidemier kan altså også redusere bestanden slik at den blir sårbar for tilfeldigheter i små bestander.

*Andre arter*
Sykdom kan ofte være utslag av andre arter, selv om artsbegrepet kan bli litt ullent når det er snakk om bakterier eller virus. Det kan også være snakk om parasitter, hvor artsbegrepet er lettere å anvende. Mattilgangen er som oftest snakk om andre arter, og hvis utsettes for rovdyr (predasjon) er dette en dødsårsak som kanskje bør modelleres som en fler-artsinteraksjon. Hvis du ikke eksplisitt skal modellere predator-byttedyr interaksjoner, parasitisme/sykdom, mutualismer osv.—hvilket ville kreve en fler-artsmodell—så kunne du kanskje modellere slikt som miljøstokastisitet eller katastrofer/epidemier. Men siden disse nødvendigvis ikke ville oppføre seg slik ville det være mer korrekt å ty til fler-artsmodeller. Da går simuleringstiden nødvendigvis opp eksponensielt, og antall antagelser og datamengden som kreves for parameterestimater og formen på avhengighetsforhold vil også øke tilsvarende.

*Carrying Capacity (miljøets bæreevne):*

Tetthetsavhengighet er avgjørende i alle reelle populasjoner. Derfor går det ikke an å modellere truede bestander uten tetthetsavhengighet. Når bestandstettheter er lave er det god mattilgang og vekstrater er typisk positive. Ved høye bestandstettheter blir mattilgangen gjerne dårlig og vekstratene negative. Dette er tetthetsavhengighet, som gjør at ingen bestander vokser utover alle grenser. Det må tas hensyn til i bestandsmodellering.

Den aller enkleste modellen med tetthetsavhengighet, den logistiske vekstmodellen, skrives ofte som

$$\frac{dN}{dt} = rN\left(\frac{K-N}{K}\right),$$

der *N* er bestandsstørrelsen, *r* er den kontinuerlige vekstraten, og *K* er carrying capacity (den bestandstettheten hvor forholdene vil være slik at bestanden ikke vokser, altså der dN/dt=0). [Det er verdt å merke seg at i denne vanlige formuleringen er ikke tetthetsavhengigheten innebygget i r, altså en r(N), men vekstraten er modulert av dette eksterne leddet, den brøken som forteller hvordan bestandsstørrelsen (eller tettheten) ligger i forhold til denne bæreevnen.]

Det avgjørende her er at en slik tetthetsavhengighet må være med i en realistisk modellering av ulvens dynamikk. Videre fungerer bæreevnen som et slags tak på bestandens vekst. Det vil si, bestanden vil stort sett svinge under (eller rundt) miljøets bæreevne for vedkommende bestand. For utregningen av utdøelsessannsynligheter er et slikt "tak" helt avgjørende for realismen, fordi den hindrer en simulert bestand i å vokse over alle grenser, hvor utdøelsessannsynligheten er marginal, og dermed å la slike tilfeller dominere estimatene av bestandens tid til utdøen.

I praksis under dagens norske forvaltning er det Stortingets bestandsmål som *de facto* setter taket for bestandsutviklingen og derfor representerer den viktigste tetthetsavhengigheten i den norske ulvebestanden. Alt over 4-6 flokker (og i praksis mindre enn dette) utløser nedskytinger, slik at den forventede overlevelsen og reproduksjonen over en slik bestandstetthet ligger an til å være lik null.

*Allee effect*

Det vanlige i populasjonsdynamikken er negativ tetthetsavhengighet. Ved høye tettheter blir det mer konkurranse om maten, og individer kan interferere med hverandre på forskjellige måter, slik at man får en negativ feedback på bestandsveksten ved høye tettheter. Men man kan også få negative utslag på bestandsveksten ved lavere tettheter. Dette er såkalte Allee-effekter (selv om Allee-effekter teknisk sett er en positiv feedback-løkke—når det først går dårlig med en bestand går det enda dårligere, hvilket igjen kan føre direkte til at bestanden dør ut). Allee-effekter hos ulv kan være mange. Ulv er sosiale dyr som samarbeider om jakt, ungepass, forsvar, og mye annet. Jaktsuksess etc. vil derfor være lavere i mindre tette bestander, der flere lever i små flokker, i rene pardannelser, eller som enkeltindivider. Mekanismer for å unngå innavl vil også innebære en Allee-effekt hvis man stort sett har nært beslektede individer i nærheten. Flokkdannelser og stimer hjelper byttedyr å overleve (safety in numbers). Et annet eksempel på Allee-effekter er hvaler, som kan ha store vanskeligheter med å finne hverandre i et stort hav når de er få—særlig i et hav fullt av støyende båter og annet som interfererer med deres langdistanse-kommunikasjon.

Ulv er sosiale og samarbeidende dyr, så de kan gjøre det mye dårligere når flokken og/eller bestanden reduseres. Slik lavere suksess ved lave tetthetheter er kjernen i Allee-effekter.

Slike faktorer og effekter, som disse over, som påvirker populasjonsdynamikken, bør være med i en (populasjonsdynamisk) levedyktighetsanalyse.

Det viktigste i en populasjonsdynamisk simulering er å få tetthetsavhengigheten riktig. Og i en predator-byttedyr interaksjon kan du også settes opp svingninger som gjør at bestanden tidvis er nede på lavere nivå. Og da må man

kanskje også ta hensyn til byttedyrpopulasjonen og dens tetthet. Det vil igjen si å ta hensyn til miljøvariasjoner, variasjon i byttedyrenes mattilgang, og hvordan tettheten av byttedyr påvirker tettheten av rovdyr og vice versa. Da må man kanskje til med flerartsmodeller for å kunne simulere risikoen for å dø ut på en ansvarlig måte.

Arter kan også ha mutualister (andre arter som bistår bestanden uten å være byttedyr eller mat), og/eller parasitter (epizoider) som påvirker bestandssvingningene.

Skal man forutsi noe (og vite hvor mye tillit man kan ha til slike forutsigelser), for eksempel hvordan det kan komme til å gå med en ulvebestand hvis man reduserer den med 30%, må man modellere dem. I praksis gjør alle modeller forenklende antagelser, og valg som har med hva man vil ta hensyn til å gjøre, men hvilke antagelser og valg som er akseptable og tilstrekkelig realistiske kommer an på situasjonen og hvordan resultatene skal brukes. Skal man bruke dem til noe så i utgangspunktet bisart som å pålegge en ekstra dødelighet på en allerede kritisk utryddelsestruet art, må disse antagelsene og valgene være svært gode (i betydningen *konservative*/"err on the side of caution").

**Populasjonsgenetikk**

*Populasjonsgenetikk er mer enn innavl.*

Det er mye snakk om innavl når man snakker om populasjonsgenetikk i forvaltningen av truede arter. Først og fremst gjelder dette diskusjonen i Norge rundt ulv. Innavl er viktig fordi innavl fører til en høy frekvens av gener som er identiske nedarvede (identical by descent). Fordi man da gjerne får slike gener fra begge foreldrene, og dermed blir homozygot for uheldige gener, kan skadelige recessive gener komme til uttrykk, hvilket er en hovedårsak til innavlsdepresjon. Innavlsdepresjon kan for eksempel gi seg utslag i fysiske skavanker som gir redusert overlevelse, så vel som redusert fertilitet og lave kullstørrelser.

Evnen til å tilpasse seg evolusjonært over tid (evolusjonsraten) er proporsjonal med mengden av genetisk variasjon som er tilgjengelig (Fisher 1930). Med en reduksjon i genetisk variasjon reduseres også den potensielle hastigheten bestanden kan forandre seg med i respons til miljøendringer, og fremtidige utviklingsmuligheter reduseres. Dessuten er heterozygositet (eller høy genetisk variasjon i individer og bestander) ofte korrelert med høyere fitness. (Et individs fitness måles som andelen av dets gener som er representert i gensammensetningen i fremtidige generasjoner. Høy fitness er resultatet av relativ reproduksjonssuksess—altså å få flere avkom som selv overlever til å reprodusere, enn det andre individer gjør.) Tap av heterozygositet kan føre til lavere fitness og høyere risiko for at bestanden dør ut (Leslie et al. 1996).

*Kortsiktig levedyktighet, genetisk:*
Nok genetisk variasjon til å kunne unngå innavl og innavlsdepresjon. Tilstrekkelig genetisk variasjon til å kunne overleve en eventuell epidemi. Bestanden må være så stor at ikke genetisk drift (under) fører til innavl på kort sikt.

*Langsiktig levedyktighet, genetisk:*
Tilstrekkelig genetisk variasjon til å sikre evolusjonær tilpasningsdyktighet på sikt. Blant slike trusler på sikt kan man tenke seg evne til å tilpasse seg endringer i miljøet (f.eks. klimaendringer), opprettholde tilstrekkelig genetisk variasjon på sikt til å kunne overleve eventuelle epidemier og lignende. For å opprettholde genetisk variasjon må bestandsstørrelsen være stor nok til at den ikke mister genetisk variasjon gjennom drift og seleksjon raskere enn genetisk variasjon kommer til via mutasjoner (og eventuelt innvandring utenfra).

Arvbar genetisk variasjon er en forutsetning for evolusjonær tilpasning og essensielt for at det naturlige utvalg skal kunne operere. Den genetisk variasjonen, med et utvalg av forskjellige alleler på hvert gen, er det som gir muligheter for fremtidig evolusjon, og spesielt bestandens evne til å kunne overleve og tilpasse seg endringer i miljøet, inklusive sykdommer/epidemier og andre "katastrofer" som kan komme til å ramme i fremtiden.

*Founder effect*

En founder effect er at den genetiske variasjonen i bestanden begrenser seg til den genetiske variasjonen som var tilstede i de individene som stiftet bestanden (founders; founder = grunnlegger, stifter). Den sør-skandinaviske ulvebestanden ble "stiftet" av ett par som etablerte seg grenseområdet på begynnelsen av 1980-tallet. Av disse founderne ble hunnen drept i 1985 og hannen forsvant et år senere (Kordas 2018). Frem til 1991 stammet alle individer fra dette ene parret, og hadde selvfølgelig da bare den genetiske variasjon som var tilstede i de opprinnelige to individene. I 1991 lyktes det én ulv å komme inn utenfra og reprodusere i bestanden. Bestandsveksten tok seg betydelig opp etter denne begivenheten. De fleste dyr unngår gjerne innavl så langt det er mulig. Ankomsten av én ulv utenfra, og dens etterkommere, gav litt større utvalg i partnervalg for å unngå den mest ekstreme innavlen.

Etter dette lyktes det ingen nye ulver å overleve turen gjennom reindriftsområdene i nord og få avkom i bestanden, før to individer dukket opp i nord i 2013, og ble transportert sørover av svenske myndigheter for å komme inn i bestanden i Sør-Sverige. Det viser seg imidlertid at disse to individene allerede var innavlet [$F$= 0.1 og 0.15, respektive], og med

slektskap seg imellom på nivå med helsøsken (Kardos et al. 2018). Disse to fikk avkom sammen (to av avkommene deres fikk innavlskoeffisient, *F*, på 0.26 og 0.24, respektive). Om de to innvandrerne kom fra en liten, perifér ulvestamme i Russland eller Finland kan dette forklare den høye graden av innavl.

Per idag er hele den skandinaviske ulvebestanden altså nedstammet fra kun fem individer, såkalte founders. Og siden to av disse founderne allerede var sterkt innavlede, og fikk avkom sammen, er den effektive founder effekten enda sterkere enn forventet. Ulvebestanden i Skandinavia lider allerede av innavlsdepresjon og founder effect. Bestanden er så liten at den stadig mister verdifull genetisk variasjon. Gjennomsnittlig kullstørrelse har gått ned fra seks valper til under fire. Analyse av genetiske markører viser at estimater av innavl basert på stamtre underestimerer den faktiske innavlsgraden i den sør-skandinaviske ulvestammen (Kardos et. al. 2018). Dette var altså ikke kjent før i 2018, så norske forvaltningsmyndigheter har i årevis basert seg på lavere anslag av innavlsgraden enn den faktiske; i den grad de har betraktet denne i det hele tatt.

Dette betyr at ulvestammen ikke kan ha mer genetisk variasjon totalt enn den variasjonen som var tilstede i de opprinnelige fem individene (vi kan se bort fra nye mutasjoner i denne sammenhengen, pga tidsskalaen). Dette er omtrent, men ikke akkurat, som om hele menneskeheten skulle kommet bare fra Adam og Eva for bare åtte generasjoner siden, samtidig som bestanden ble beskattet hardt og holdt nede på et veldig lavt nivå.

Men selv i de tiårene hvor det bare var tre founders drev norsk forvaltning og drepte ulv under henvisning til at dette "ikke truet bestandens overlevelse".

*Drift*

Drift fører til tap av genetisk variasjon innen en populasjon, men også genetisk divergering (økt avstand) mellom populasjoner, som følge av rene tilfeldigheter. Dette er en sampling effekt—en funksjon av tilfeldig utvalg av genene som blir representert i neste generasjon. Ved rene tilfeldigheter i små populasjoner vil enkelte gener tilfeldigvis forsvinne, andre bli fiksert i populasjonen, og genfrekvensene svinger til dels tilfeldig fra en generasjon til den neste.

I likhet med stokastisitet i populasjonsdynamikken er drift et fenomen drevet av tilfeldighet i små populasjoner. Små tilfeldigheter fører til at genfrekvenser "drifter" bort fra det som kunne forventes om prosessen var deterministisk. I små populasjoner vil man derfor risikere å "drive" bort fra det deterministiske modeller ville tilsi skulle skje, med tilhørende tap av genetisk variasjon som følge.

I en genetisk flaskehals vil genetisk drift føre til gjentatt tap av genetisk variasjon og tap av alleler. For hver generasjon mister man genetisk variasjon tilsvarende $1/2N_e$, slik at andelen genetisk variasjon som er igjen i bestanden over tid blir

$$\left[1 - \frac{1}{2N_e}\right]^t,$$

hvor $t$ er antall generasjoner ved den bestandsstørrelsen, og $N_e$ er den effektive bestandsstørrelsen. En forvalters tiltak for å redusere genetisk drift er å sørge for, så langt som mulig, en tilstrekkelig stor bestandsstørrelse til enhver tid (Leslie et al. 1996).

*Effektiv bestandsstørrelse*

Genfrekvensene innad i en bestand forandrer seg over tid som følge av seleksjon, tilfeldige prosesser som drift, eller migrasjon til eller fra andre populasjoner (i vår sammenheng er innvandring mest avgjørende). Fordi alle arter er forskjellige, og lever på forskjellige måter, er det vanskelig å si noe generelt om effekten av bestandsstørrelse, bestandssvingninger og naturlig utvalg på den genetiske variasjonen i bestanden. Populasjonsgenetikere benytter seg derfor av en idealisert bestandsstørrelse for å generalisere, beskrive, og lære om slike effekter. Effektiv bestandsstørrelse, $N_e$, er en slik idealisert bestandsstørrelse, et matematisk begrep som gjør det mulig å regne på for eksempel hvor raskt en bestand mister genetisk variasjon og hvor stor den må være for å ta vare på genetisk variasjon over tid.

Den effektive bestandsstørrelsen, $N_e$, er typisk mindre en den faktiske bestandsstørrelsen (census-bestanden, $N_c$), og den er definert som "størrelsen på en idealisert bestand som ville hatt samme grad av innavl eller tilfeldig genetisk drift (i genfrekvenser) som den aktuelle bestanden" (Kimura & Crow 1963). En slik "idealisert bestand" er ganske enkelt en tenkt bestand hvor hvert individ har lik sannsynlighet for å overføre sine gener til neste generasjon. For at det skal være tilfelle må man tenke seg en stor bestand, med ikke-overlappende generasjoner og tilfeldig pardannelse, lik kjønnsfordeling, jevn kullstørrelsesfordeling, og helt uten seleksjon. Siden virkelige bestander aldri er slik, mens populasjonsgenetiske modeller baserer seg på slike antagelser, er den effektive bestandsstørrelsen å anse som en korreksjon på den faktiske bestandsstørrelsen for at man skal kunne benytte seg av slike modeller.

Fordi man kan regne på $N_e$ finnes det formler for hvordan *x*, *y*, *z* påvirker effektiv bestandsstørrelse. Dessverre er det ikke lett å kombinere flere slike effekter i en og samme ligning, så man må mentalt prøve å forestille seg hvordan samvariasjonen av slike faktorer påvirker $N_e$. Ellers reduseres man til å gjøre simuleringer, som igjen må gjøre konkrete antagelser som ikke lett kan generaliseres.

Hos ulv er det mange grunner til at ikke alle individene som lever idag har lik sannsynlighet for å bidra til neste generasjon, og følgelig at $N_e$ er meget mindre enn den faktiske eller estimerte bestandsstørrelsen, $N_c$. Ulv har, som de fleste arter, overlappende generasjoner. Følgelig finnes det ungdyr som har lavere sannsynlighet for å få avkom representert i neste generasjon enn voksne, fordi de risikerer å dø før de blir gamle nok til å danne par og reprodusere. Videre lever ulver i flokker, hvor bare det dominante paret i flokken reproduserer. $N_e$ vil derfor diskontere alle ulvene som ikke inngår i et etablert par. Og ikke alle hunner får like store kull. Det kan for eksempel skyldes at noen er mer innavlede enn andre, og allerede lider av innavlsdepresjon. Vi kan for eksempel se at en hunn i par med en nylig innvandret hann, eller en hunn som er avkom av en innvandrer, får større kull enn de andre hunnene i den norske bestanden, som er sterkt innavlede. I naturlige bestander forekommer også diverse former for seleksjon, både på overlevelse og på reproduksjon. Andre igjen kan være for gamle til å reprodusere, eller de får mindre kull av den grunn. Forvaltningen i seg selv kan også skape avvik mellom $N_e$ og $N_c$, for eksempel ved at ulvene utenfor ulvesonen har større risiko for å bli skutt og dermed for å bli forhindret fra videre reproduksjon enn de som lever innenfor ulvesonen.

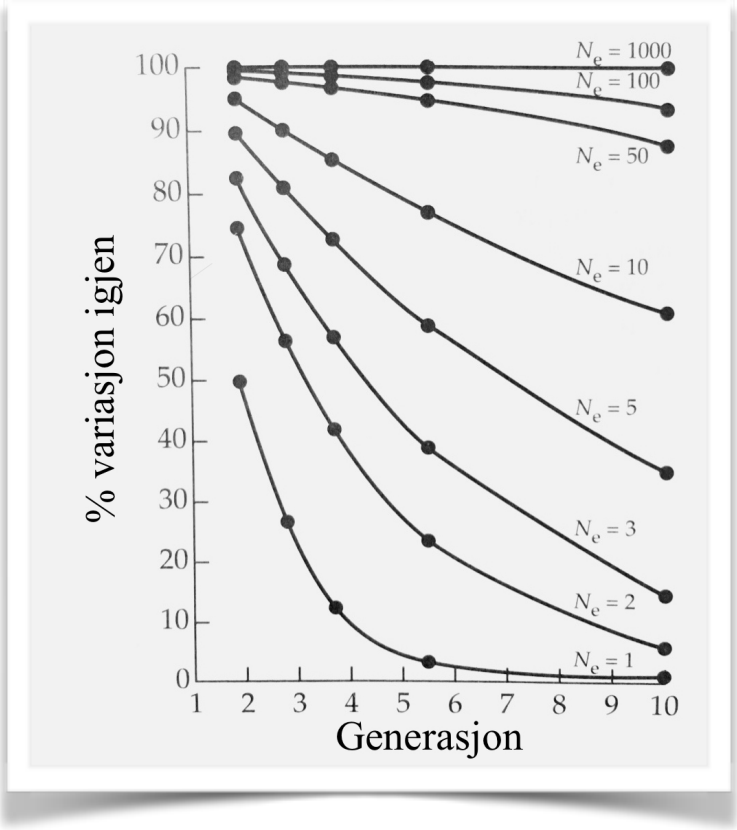
Den effektive bestandsstørrelsen kan også være betraktelig mindre hvis kjønnsfordelingen blant de reproduserende individene er ujevn. Slik er det for eksempel hos arter med en slags haremstruktur, som hjort og sjøløver, hvor noen få hanner får mange hunner, mens andre ofte ikke får noen.

Formelen for effektiv bestandssstørrelse når det er ubalanse mellom hunner og hanner som bidrar til neste generasjon er (omtrent)

$$N_e = \frac{4N_m N_f}{N_m + N_f},$$

der $N_m$ er antall hanner og $N_f$ er antall hunner (Falconer 1989).

I en populasjon av 100 hjort hvor 4 hanner hver har et harem på 24 hunner, vil altså den effektive bestandsstørrelsen bare være $N_e$ = 4*4*24/(4+24) = 13.7 (hvis alle hunnene får like mange kalver, osv.). Altså er den effektive bestandsstørrelsen i dette tilfellet bare 13.7% av den faktiske bestandsstørrelsen.




Andel genetisk variasjon som er igjen etter 10 generasjoner ved forskjellige bestandsstørrelser. Populasjonsgenetikere refererer seg til den såkalte effektive populasjonsstørrelsen $N_e$—en slags idealisert bestandsstørrelse, hvor alle individer har lik sannsynlighet for å reprodusere med alle andre, det er likevekt mellom antall hanner og hunner, og bestanden ikke blir sterkt redusert over tid (svinger). Ulv er et klassiske eksempel på en art hvor den effektive bestandsstørrelsen er mindre enn den faktiske, pga. flokk-strukturen. I en flokk på 20 individer kan det være bare to individer, alphahannen og alphahunnen, som reproduserer—så $N_e$ er fortsatt bare 2 i en slik flokk.

Vi ser hvor raskt små bestander mister genetisk variasjon—og dette er uten innavl. Det er følgelig ekstremt viktig at små bestander får vokse seg ut av en slik genetisk flaskehals så raskt som overhodet mulig. (Etter Meffe & Carroll 1994.)

Fluktuerende bestandsstørrelse vil også påvirke den effektive bestandsstørrelsen. Den effektive bestandsstørrelsen i slike tilfeller finner vi fra det harmoniske gjennomsnittet av den effektive bestandsstørrelsen i hver generasjon:

$$N_e \approx t / \sum_{i=1}^{t} 1/N_e(i),$$

hvor $N_e(t)$ er den effektive bestandsstørrelsen ved tid $t$, $t$ i generasjoner.

Et slikt harmonisk gjennomsnitt er svært følsomt for en periode med lav bestandsstørrelse. Den effektive bestandsstørrelsen over tid er mye nærmere det minste tallet enn det største tallet (Wright 1931). Hver gang bestanden kræsjer til en lav bestandsstørrelse gjennomgår den en genetisk flaskehals, som virker sterkt inn på gjennomsnittet. En voksende bestand er også fremover i tid sårbar for forhistorien med få founders, eller tidligere nedskytinger.

Sett for eksempel at en bestand som vanligvis ligger på en effektiv bestandsstørrelse på 1000 reduseres for én generasjon til 50. Da vil den effektive bestandsstørrelsen oven et intervall på ti generasjoner være

$$N_e \approx \frac{10}{\left(\frac{1}{50} + \frac{9}{1000}\right)} = 345.$$

Et sjeldent kræsj i bestandsstørrelsen, hvilket ofte kan skje gjennom miljøvariasjon eller sykdom (en epidemi), kan altså ha en dramatisk effekt på den effektive bestandsstørrelsen.

Så en nedskyting vil ikke bare gi tap av genetisk variasjon direkte og holde bestanden nede lenger, men virke direkte inn på den effektive bestandsstørrelsen, nå og i fremtiden. I en liten bestand er det avgjørende at den får vokst seg ut av den genetiske flaskehalsen så fort som mulig.

Det forventes at graden av heterozygositet reduseres med en rate på $1/2N_e$ per generasjon.

I arter med store harem, slik at bare noen få individer av ett kjønn—typisk hanner (f.eks. elefantsel eller hjort)— får parre seg, er gjerne den effektive bestandsstørrelsen veldig mye mindre enn den faktiske. Det samme gjelder hvis kjønnsfordelingen er skjev av andre grunner enn sterk konkurranse om det annet kjønn (haremdannelse). Slike forhold fører til at flere gener blir identical by descent, på samme måte som under innavl. Effektiv bestandsstørrelse hos ulv er lav sammenlignet med den vanlige bestandsstørrelsen (census population, $N_c$) fordi det hos ulv bare er alfaindividene som reproduserer.

Det viktige å være klar over i denne sammenheng er at på grunn av egenskaper som kjønnsfordeling, aldersstruktur, flokkstruktur og populasjonssvingninger, er $N_e$ nesten alltid vesentlig mindre enn $N_c$, og folk kan lett la seg lure til å tro at bestanden er større, genetisk sett, enn den faktisk er. Ulv er et klassisk eksempel på en art hvor den effektive bestandsstørrelsen er mindre enn den faktiske, pga flokk-strukturen. I en flokk på 20 individer kan det være bare to individer, alphahannen og alphahunnen, som reproduserer—så $N_e$ er fortsatt bare 2 i en slik flokk.

Forslund (2009) estimerer $N_e$ i den Sør-Skandinaviske ulvebestanden til å være ca. 20% av $N_c$ (Forslund 2009, sitert i Laikre 2011.) Men Forslund-modellen er langt fra konservativ, da den blant annet antar at miljøvariasjon ikke påvirker de demografiske parametrene, hvilket klart ikke er tilfelle i naturen, og den utelukker miljøvariasjon med varighet utover ett år (en dipp i mattilgangen kan for eksempel ta lang tid å ta seg opp igjen når det du spiser er elg). Nils Ryman har tidligere, i likhet med Andrén et al. (1999), brukt 1:10 som forholdet mellom $N_e$ og $N_c$ hos ulv i Sør-Skandinavia; det vil si at det i et gitt år bare er omlag en av ti ulver som deltar i reproduksjonen, samt at av de som reproduserer så bidrar ikke alle like mye til neste års ungekull. Hvis man så snakker om at for at bestanden—for at den skal kunne opprettholde sin evne til å tilpasse seg evolusjonært til fremtidige miljøforandringer—må ha en effektiv bestandsstørrelse på minst 500, betyr dette at den faktiske bestandsstørrelsen minst må være et sted mellom 2500 og 5000 individer.

Små populasjoner som befinner seg i en genetisk flaskehals (slik som den norske og den sør-skandinaviske ulvestammen) trenger derfor å vokse seg ut av denne situasjonen *så raskt som mulig*. Gitt at den allerede er ekstremt innavlet, og i tillegg lider av innavlsdepresjon og founder effect må man i tillegg legge best mulig til rette for at nye individer skal kunne vandre inn utenfra og leve lenge nok til å få sine gener inn i bestanden. I tillegg må slike individer og deres avkom få leve så lenge som mulig og få sine gener inn i bestanden så lenge som mulig, uten å risikere å bli skutt ut/bort/drept.

Det er en mengde faktorer (bestandssvingninger og flaskehalser, skjev kjønnsfordeling, seleksjon, familiestørrelse, osv.) som må korrigeres for når man skal estimere $N_e$, og diverse ligninger for å gjøre slike korreksjoner. Men i den virkelige verden virker gjerne alle disse faktorene samtidig, mens vi ikke har metoder for å beregne effekten av flere faktorer samtidig. Man må altså mentalt estimere effekten av et slikt samspill. (Eventuelt kan det kanskje la seg gjøre å simulere bestanden utifra et faktisk stamtre.) I et review av 192 publiserte estimater av $N_e/N_c$, fra 102 forskjellige arter, fant Frankham (1995) at blant de studyene som inkluderte både svingninger i bestandsstørrelse, variasjon i familiestørrelse, og ujevn kjønnsfordelig, var forholdet ($N_e/N_c$) gjennomsnittlig på bare 0.1. Variasjon i bestandsstørrelsen var den faktoren som gav størst utslag og ga de laveste $N_e/N_c$.

*Genetisk flaskehals*

En demografisk flaskehals forekommer når en bestand opplever en alvorlig, midlertidig reduksjon i størrelse. Når det skjer, er den genetiske variasjonen blant alle senere generasjoner begrenset til det som var å finne i de få individene som overlevde flaskehalsen og reproduserte. Ytterligere genetisk variasjon vil bli mistet i prosessen, og omfanget av dette tapet avhenger av hvor snever flaskehalsen var og hvor raskt bestanden vokser igjen etterpå (altså hvor lenge flaskehalsen vedvarer; Leslie et al. 1996).

Andelen av genetisk variasjon som er igjen fra en generasjon til den neste er $1-(1/2N_e)$. Denne andelen kan variere fra 0.5 for $N_e$=1 (i snitt er 50% av den totale genetiske variasjonen i bestanden representert i genene til bare ett individ) til nesten 1.0 for store verdier av $N_e$, for eksempel 1000 individer (nesten 100% av den totale genetiske variasjonen fanges i genetikken til disse 1000 til sammen).

Generelt sett har en flaskehals sjelden alvorlige utslag på graden av heterozygositet eller fitness hvis bestanden raskt tar seg opp igjen, på én generasjon eller to. Imidlertid kan et mer alvorlig problem—tap av sjeldne alleler—ofte komme som en følge av slike flaskehalser. Sjeldne alleler bidrar relativt lite til den overordnede genetiske variasjonen (graden av heterozygositet), men de kan spille en viktig rolle i populasjonen under sjeldne eller periodiske begivenheter, som unormalt vær eller utbrudd av nye parasitter eller sykdommer, og kan være avgjørende for evnen til å takle fremtidige evolusjonære utfordringer. Dersom en flaskehals forekommer er det beste man kan gjøre å legge til rette for raskest mulig bestandsvekst og få bestandsstørrelsen opp til høye nivåer igjen.

Det å holde bestanden nede over tid, slik visse tolkninger av Stortingets bestandsmål legger opp til, representerer imidlertid opprettholdelsen av en alvorlig flaskehals over lang tid.

Når genetisk diversitet i en populasjon mistes, reduseres mulighetsrommet for fremtidig evolusjon, gjennom reduksjon av både evolusjonens råmateriale og reduksjon av hvor raskt evolusjonen kan skje. I tillegg er heterozygositet, eller høy genetisk variasjon i individere og bestander, ofte korrelert med høyere fitness. (Et individs fitness måles ved andelen av dets gener som er representert i genmaterialet i fremtidige generasjoner. Høy fitness er resultat av å ha høyere reproduktiv suksess enn andre; altså at man produserer flere avkom som overlever til de igjen får reprodusert.) Lavere grad av heterozygositet fører til lavere fitness og høyere risiko for bestandens utdøen (Leslie et al. 1996). Dette i tillegg til at lavere genetisk diversitet også på kort sikt øker graden av innavl (og, selvfølgelig, omvendt).

Tapet av genetisk variasjon kan øke sannsynligheten for at arten eller bestanden dør ut. På kort sikt ved at man øker innavlsgraden, og på lengre sikt fordi det reduserer evnen til evolusjonær tilpasning over tid (for eksempel evnen til å tilpasse seg en miljøendring eller en sykdom).

*Tap av heterozygositet*
Det er et utstrakt fenomen i genetikken at heterozygote individer har høyere fitness (gjør det bedre, er større, får flere avkom, etc.). Genetisk variasjon uttrykkes gjerne som graden av heterozygositet i bestanden. Drift og (tilfeldig) innavl fører til at genetisk variasjon mistes med en rate på $1/2N_e$ for hver generasjon. Det er derfor viktig at den effektive bestandsstørrelsen er stor for at bestanden ikke skal miste for mye av den genetiske variasjonen den til enhver tid har.

*Tap av sjeldne alleler*
Et annet mål for genetisk variasjon er hvor mange alleler (varianter av et gen) som er representert. Små bestander vil miste sjeldne alleler raskt, av ren tilfeldighet. Har man færre alleler å velge mellom får man også mindre heterozygositet.

Mens sjeldne alleler bidrar lite til den totale genetiske variasjonen (som gjerne måles ved graden av heterozygositet), kan de være viktige i uvanlige eller periodiske begivenheter (miljøsvingninger) og de kan være av avgjørende betydning for bestandens evne til å tilpasse seg evolusjonært over tid. Her viser populasjonsgenetisk teori at tap av sjeldne alleler kan være enda viktigere enn tap av genetisk variasjon fra founder effekt, flaskehalser, eller genetisk drift.

**Tap av sjeldne alleler som funksjon av effektiv bestandsstørrelse, $N_e$.**
Det er ikke bare genetisk variasjon uttrykt ved gjennomsnittlig hetrozygositet som er avgjørende, men også tap av sjeldne alleler. Her ser vi hvor mange alleler som er igjen *etter bare én generasjon* ved forskjellige effektive bestandsstørrelser. Drift fører også til innavl fordi når man sampler tilfeldig fra en liten bestand så kan man ved tilfeldighet trekke alleler som har samme opphav.

| $N_e$ | Antall alleler som er igjen |
|---|---|
| 1000 | ~8.00 |
| 100 | 7.81 |
| 10 | 3.86 |
| 5 | 2.60 |
| 1 | 1.35 |

I dette hypotetiske tilfellet begynner bestanden med 8 alleler, hvorav 7 er sjeldne. De opprinnelige allel-frekvensene er henholdsvis 0.8, 0.07, 0.03, 0.03, 0.02, 0.02, 0.02, 0.01. Gjennomsnittlig antall alleler som er igjen etter én generasjon ved de forskjellige effektive bestandsstørrelsene vises. Tapet av sjeldne alleler er svært raskt for små bestander, selv om mye av den genetiske variasjonen (heterozygositeten) bevares. (Etter Meffe and Carroll 1994.)

Én eneste generasjon er altså nok til å miste en anselig andel av de sjeldne allelene i en bestand. Forventet antall alleler som er igjen på et locus, for hver generasjon, i en bestand som er utsatt for genetisk drift estimeres som

$$m - \sum_{1}^{j} (1 - p_j)^{2N_e}$$

hvor $m$ er det opprinnelige antall alleler, og $p_j$ er frekvensen av det $j$-te allelet (Denniston 1978; se tabellen over).

*Innavl*

Innavl er når reproduksjon forekommer mellom individer som har mer eller mindre felles avstamning, og kan være et alvorlig problem hvis forekomst øker i små bestander om pardannelser er tilfeldige (med mindre det kan aktivt unngås).

Innavl måles som oftest med innavlskoeffisienten, $F$, definert som sannsynligheten for at to alleler på ett genetisk locus (sted/gen) i det gjeldende individet nedstammer fra et enkelt gen i en forgjenger som foreldrene hadde felles (identical by descent; Wright 1969). $F$ er derfor proporsjonal med økningen i homozygositet, eller tap av heterozygositet, i det innavlede individet sammenlignet med ikke innavlede individer i bestanden. For eksempel om et hermafrodittisk individ parrer seg med seg selv, er det 50 prosent sjanse for at to identiske kopier av det ene eller det andre av de to allelene på et gitt locus vil bli overført til det innavlede avkommet ($F$=0.5), og det innavlede avkommet forventes å være heterozygot på halvparten så mange locus som sin forelder. Tilsvarende, ved parringer mellom helsøsken, eller forelder-avkom, mistes 25% av heterozygositeten for hver generasjon.

Innavl forekommer ved ren tilfeldighet i små populasjoner fordi man rent tilfeldig vil støte på individer man er mer eller mindre i slekt med. Den forventede økningen i innavl per generasjon, $\Delta F$, er igjen $1/2N_e$, ved vilkårlig blanding. I en tenkt ulvebestand på 100 individer, hvor $N_e$ er 10% av $N_c$, vil altså $N_e$ være 10, og graden av innavl vil øke med 1/20, eller 5%, for hver generasjon. Hvilket også tilsvarer økningen i gjennomsnittlig homozygositet, og tap av gjennomsnittlig heterozygositet. Og husk at i ulvens tillfelle er det svært lite genetisk variation i utgangspunktet, på grunn av founder

effekt—hele den sør-skandinaviske bestanden har bare fem founders (og ved tidligere rettssaker, før 2017, var det bare tre founders.

Innavl fører altså til en forutsigbar økning i homozygositet, og kan gjøre seg utslag i innavlsdepresjon, slik som redusert overlevelse, fruktbarhet, og størrelse på avkommet, forsinket kjønnsmodning, eller fysiske misdannelser (Falconer 1981). For å unngå innavlsproblemer bør man sørge for å holde bestandsstørrelsen høy, i en naturlig tilstand som ikke fører til at nært beslektede individer etablerer par sammen (Leslie et al. 1996).

I den norske/sør-skandinaviske populasjonen er individer gjennomsnitlig mer beslektet med hverandre enn avkom av helsøsken eller forelder-barn. Hovedårsaken til denne tilstanden er (foruten founder effect) mangelen på forvaltningsinngrep for å forhindre genetisk isolasjon og å sikre rask bestandsvekst ut av denne genetiske flaskehalsen (Laikre et al. 2013). Hos mange individer er innavl ekstremt tydelig, da hele eller nesten hele kromosomer har vist seg å være fullstendig homozygote (Kardos et al. 2018).

Ettersom bestanden blir stadig mer homogen blir den også mer utsatt for sykdom, parasitter, nye predatorer eller konkurrenter, klimaendringer eller andre miljøforandringer. Uten genetisk variasjon kan en slik endring vise seg dødelig for samtlige individer i bestanden.

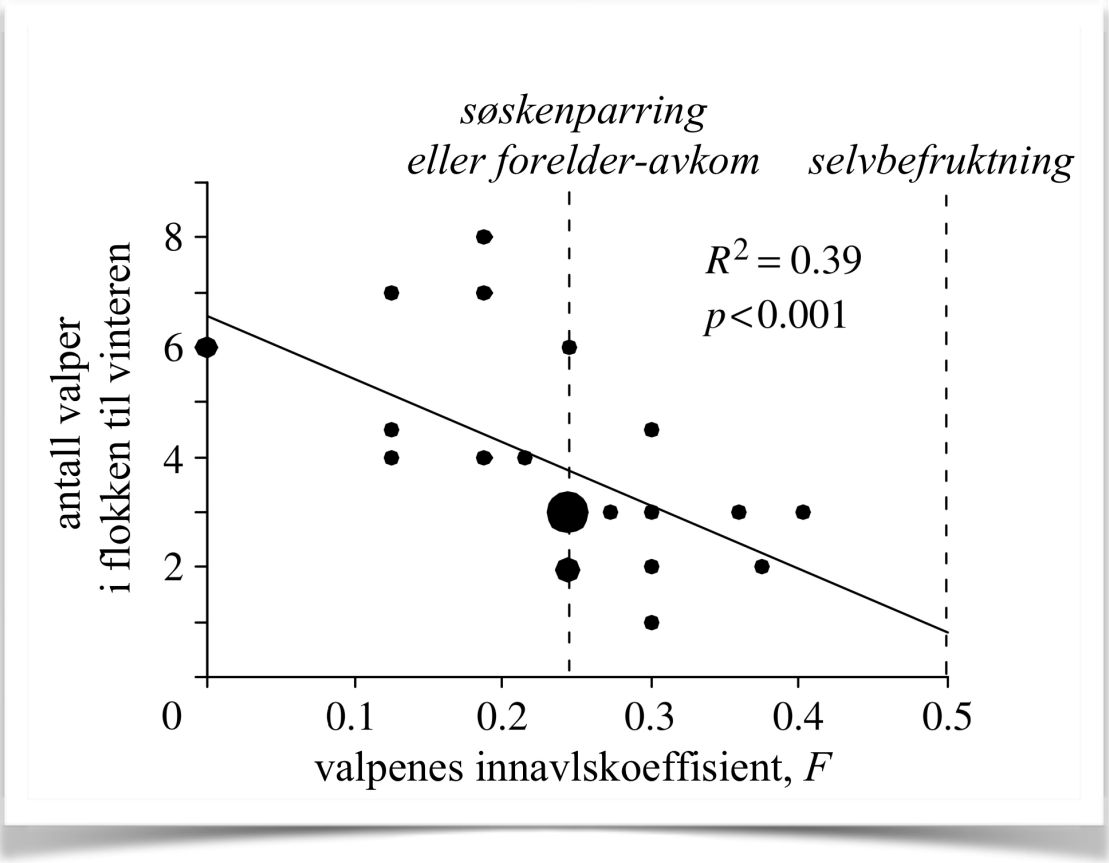
Dessverre er de populasjonsgenetiske og populasjonsdynamiske konsekvensene av små bestander synergistiske. Ettersom en bestand blir mindre kan det bli vanskeligere å finne ubeslektede individer å reprodusere med. Og innavlen vil gjøre bestanden mer utsatt for miljøutslag som øker dødelighet og reduserer reproduksjonen, og innavlsdepresjon vil gå utover fertilitet, fitness, overlevelse, migrasjonsmuligheter, osv. Feedback mellom disse uheldige effektene kan gjøre bestanden stadig mer utsatt, i en ond spiral som, når det kommer til bestandens overlevelse, har blitt kalt en “extinction vortex”.

*Innavlsdepresjon*

Gjennom innavl blir en høyere andel av genene identiske, fordi de kommer fra samme kilde/opphav (identical by descent, ibd). Følgelig får man individer som er homozygote på mange gener. Dermed kan uheldige recessive gener (letale og subletale) komme til uttrykk oftere. Dette er innavlsdepresjon. Innavlsdepresjon kan også skyldes at man blir homozygot på gener som utviser heterozygot advantage (fordelen ved å være heterozygot sammenlignet med homozygot; det er ofte slik at gener gir økt fitness i heterozygot tilstand). I tillegg kan det være andre forklaringer på innavlsdepresjon som vi ikke forstår. Dette gjør det ekstra viktig å “err on the side of caution” (være på den sikre siden).

I det første tilfellet kommer recessive gener til uttrykk ettersom individer blir homozygote på forskjellige gener (siden de kommer fra samme opphav). I såfall kan slike gener lukes ut ved seleksjon om bestanden klarer seg gjennom en lengre periode med innavl. I det andre tilfellet vil bestanden ikke gjøre det noe bedre under fremtidig innavl.

I Skandinavia har man allerede dokumentert redusert gjennomsnittlig kullstørrelse (Liberg et al. 2005), og økt frekvens av testikkelfeil og sterilitet hos individer. Innavlsdepresjon er ellers godt studert og kjent fra landbruket. Hos ulven har man dokumentert skjelett- og tannstillingsfeil, sterilitet hos noen hanner (https://www.nina.no/Aktuelt/Nyhetsartikkel/ArticleId/4380/Ekstrem-innavl-hos-skandinaviske-ulver), kryptorkisme, nyrefeil, hjertefeil, redusert kullstørrelse, dårlig sædkvalitet og lave testosteron-konsentrasjoner. Hos innavlede ulv i fangenskap har man også observere arvelig blindhet, redusert levealder og vekt, redusert kullstørrelse, osv. (Laikre 1999)




Vi ser her tydelig demonstrert innavlsdepresjon i den skandinaviske ulvebestanden. Innen 2004 hadde gjennomsnittlig kullstørrelse sunket fra mer enn 6 til under 4. Individene i bestanden er gjennomsnittlig mer i slekt med hverandre enn avkom av helsøsken. Men vi ser også at det fortsatt er en del variasjon i hvor innavlede individene er, så det er absolutt ikke uten betydning hvilke av dem som får lov å leve videre. (Fra Liberg et al. 2005).

Ikke all innavl gjør skade. Mange naturlig små bestander har øyensynlig gjennomgått lav grad av innavl over generasjoner uten nevneverdig skade. I slike tilfeller kan en lav grad av innavl over flere generasjoner ha gitt naturlig seleksjon en sjanse til å "rense" bestanden for skadelige recessive alleler. Et eksempel på dette er Devil's Hole Pupfish i Nevada. Denne bestanden har vært isolert i minst 10.000 år med lave bestandsstørrelser (noen hundre individer), og har lav genetisk diversitet, men klarer seg godt. Men hvis man får en miljøforandring kan en slik populasjon være ute av stand til å tilpasse seg, og ville kunne dø ut av den grunn.

Høy grad av innavl vil imidlertid være svært skadelig, særlig i en bestand uten en forhistorie med tidligere innavl. En bestand som typisk har vært stor kan huse mange skadelige recessive alleler, og da være sterkt utsatt hvis bestanden blir sterkt redusert som følge av habitattap eller overbeskatning. Dette scenariet passer også på ulv i Skandinavia.

Små bestandsstørrelser over lang tid må derfor unngås så mye som mulig når man skal ta vare på biologisk mangfold. Innavlsdepresjon kan være mye mer vanlig i en art eller bestand som historisk har hatt store bestandsstørrelser men som nå er liten, enn i bestander som historisk har vært små. Kjernen i dette er at små, isolerte bestander (hvilket beskriver mange truede arter), vil miste en del av sin opprinnelige genetiske diversitet ettersom tiden går, omtrent med en rate på $1/2N_e$ per generasjon. En bestand med effektiv bestandsstørrelse på 1000 vil beholde 99.95% av den genetiske variasjonen per generasjon (antatt fravær av seleksjon), mens en med effektiv bestandsstørrelse på 50 vil beholde bare 99%. Slike tap av genetisk variasjon kan virke små, men man må huske at de akkumulerer ettersom dette fortsetter over generasjoner. Etter 20 generasjoner vil en bestand med $N_e$=1000 fortsatt inneha 99% av den genetiske variasjonen den begynte med, men en med $N_e$=50 vil ha igjen mindre enn 82%. Å holde bestander nede på lave nivåer over lengre tid må derfor unngås så langt som overhodet mulig (se figur 1).

Man kan også snakke om tap av genetisk variasjon mellom populasjoner. For eksempel er den sør-skandinaviske ulvebestanden genetisk distinkt fra den finske, pga. founder effekt, drift, innavl, og en langvarig genetisk flaskehals, som alle har ført til tap av heterozygositet, tap av sjeldne alleler, og tap av mye av spennet i det genetiske mangfoldet (redusert variasjon). Dette har gjort den sør-skandinaviske ulvestammen dårlig rustet til å møte fremtidige utfordringer.

Dette gjelder på kort sikt evnen til å overleve en eventuell epidemi eller annen "miljøkatastrofe", og på lenger sikt, evnen til å tilpasse seg evolusjonært til fremtidens miljø, miljøendringer og andre utfordringer.

**Både populasjonsdynamikk og populasjonsgenetikk**

Skal man si noe fornuftig om bestandens overlevelse (i små bestander) må man ta hensyn til både populasjonsdynamikk og populasjonsgenetikk.

Det vanskeligste i en slik modell ville være feedbacken mellom populasjonsgenetikken og populasjonsdynamikken, fordi dette krever informasjon om hvilke gener som er tilstede i bestanden, og i hvilke frekvenser, og hvordan de gir utslag på populasjonsdynamiske parametre som overlevelse og reproduksjon, og hvordan disse genfrekvensene vil utvikle seg over tid. Skal en modell være realistisk bør man ha et godt grep om formen på tetthetsavhengigheten, på frekvensen og omfanget av miljøforstyrrelser, katastrofer, sykdom og epidemier (ikke bare innenfor det tilstandsrommet vi har observert i de siste 20-30 årene), og på hvordan tilstanden i populasjonsgenetikken kan gjøre bestanden sårbar for svekkelser i populasjonsdynamikken og vice versa. Realismen ville også styrkes av å inkludere flerarts-interaksjoner—alle slike forhold som kan føre til at bestanden fra tid til annen oppholder seg i et tilstandsrom hvor bestandsstørrelsen/-tettheten er lav, slik at demografisk stokastisitet kan gi relativt høye sannsynligheter for at bestanden dør ut innen en gitt tid.

Et scenario for hvordan jakt kan "true bestandens overlevelse" er (foruten de meget enklere variantene) at bestandsstørrelsen reduseres med 25% og vekst i bestanden uteblir et år eller to. Den midlertidige lave bestandsstørrelsen reduserer populasjonens effektive bestandsstørrelse, og fører til tap av genetisk variasjon i bestanden. Sjeldne alleler kan forsvinne fra bestanden enten som følge av selve uttaket, eller som følge av forverret genetisk drift i ettertid. Kanskje var individene som ble skutt også særlig genetisk verdifulle individer fordi de var første- eller annen-generasjons etterkommere etter en finsk-russisk innvandrer. På grunn av den forlengede perioden bestanden tilbringer i en genetisk flaskehals fortsetter tapet av genetisk variasjon lenger enn nødvendig. Innavlssituasjonen forverres, og innavlsdepresjon blir enda mer utbredt i bestanden. Innavlsdepresjonen fører til nedsatt reproduksjon og nedsatt overlevelse blant valpene. Nedsatt reproduksjon og overlevelse fører til at bestandsveksten går ned, det kan sågar tenkes at bestandsveksten blir negativ, og uansett forlenges tiden bestanden tilbringer ved lave bestandsstørrelser. Bestandens tap av genetisk variasjon fører også til at den blir mer utsatt for sykdom og epidemier. Kanskje forsvant en allel-variant som gav delvis resistens mot en slik sykdom. En epidemi kan feie gjennom bestanden og utrydde den direkte, om den ikke "bare" decimerer bestanden ytterligere og fortsetter denne onde spiralen. Bestanden kan bli ute av stand til å tilpasse seg klimaendringer eller annen miljøvariasjon, og den kan dermed komme til å dø ut på litt lengre sikt. Epidemien reduserer bestandsstørrelsen så mye at den blir veldig utsatt for stokastisitet i populasjonsdynamikken (tilfeldig utdøelse når man oppholder seg i en tilstand med ekstremt lave bestandsstørrelser). Reduksjonen i bestandstørrelsen kan føre til sterke Allee-effekter som nærmest gir deterministisk extinction. Begge deler vil gi ringvirkninger på populasjonsdynamikken som gir en ny runde i den onde spiralen, osv.

Og når det ikke bare er én lisensjakt, men gjentatte lisensjakter år etter år som holder bestanden nede, gir det seg selv at denne praksisen øker risikoen for at bestanden dør ut og dermed "truer bestandens overlevelse". En slik praksis sikrer nærmest bestandens utdøen på midlere til lengre sikt.

Uten jakt kunne bestanden vokst slik at effekten av flaskehalsen ble mye mindre. Vekst i bestanden ville føre til redusert risiko for utdøen som følger av små bestandsstørrelser. Nye individer kunne hatt bedre muligheter til å komme inn i bestanden (som "effektive migranter"—de som får anledning til å reprodusere og som får overlevende avkom), med nye gener som styrker den genetiske variasjonen i bestanden, og etterkommerne deres kunne hatt større muligheter til å vokse opp og styrke bestandens populasjonsgenetikk ytterligere. Reduksjon av innavl, drift og founder effekt, kunne styrke genetikken slik at populasjonsveksten ble sterkere og bestanden enda raskere vokser ut av flaskehalsen og ut av faresonen for både populasjonsdynamisk og populasjonsgenetisk stokastisitet.

***Levedyktighetsanalyse***

En levedyktighetsanalyse burde ideelt sett ta for seg både populasjonsdynamikken og populasjonsgenetikken.
I bevaringsbiologien har vi begrepet "minste levedyktige bestand" (Minimal Viable Population, MVP). Dette er et probabilistisk begrep, av typen "den bestandsstørrelsen som gir en sannsynlighet for at bestanden dør ut i løpet av en periode på *t* år på mindre enn *x* prosent". Minste levedyktige bestand blir også av og til brukt om en bestandsstørrelse hvor bestanden kan bli sugd inn i en extinction vortex (samspillet mellom demografisk og populasjonsgenetisk nedgang (Shaffer 1981, Gilpin & Soulé 1986, Lacy 1992)).

En levedyktighetsanalyse innebærer å kjøre simuleringer av bestanden. Stokastisitet i modellene (f.eks. at overlevelse og reproduksjon trekkes fra en sannsynlighetsfordeling for å etterligne hvordan tilfeldigheter i små populasjoner slår ut) gjør at man må kartlegge utfallsrommet på en datamaskin. I såkalte Monte Carlo-simuleringer setter man igang et gitt antall populasjoner (for eksempel 1000) og simulerer dem over tid. Estimatet for utdøelsesrisiko er dermed bare andelen av disse simuleringene (realisasjonene av bestandens tidsforløp) hvor bestanden endte opp med å dø ut i løpet av det tidsrommet bestanden ble simulert.

Forvaltningen har ikke foretatt noen levedyktighetsanalyse av verken den norske ulvebestanden eller den sør-skandinaviske ulvebestanden. Under rettssaken i Oslo Lagmannsrett i 2008 ble det av Olof Liberg fremlagt en slags "analyse", som liksom skulle være en levedyktighetsanalyse. Den hadde så store mangler at den var ubrukelig til å rettferdiggjøre påstanden om at "uttaket ikke truer bestandens overlevelse". Jeg har kritisert denne modellen et annet sted: http://tvburkey.org/documents/Appendix2.pdf. I all hovedsak rammer den kritikken også modellene presentert av Chapron et. al. 2012.

Chapron et al. 2012 fikk én måned på seg av svenske myndigheter til å utføre en levedyktighetsanalyse ("sårbarhetsanalys") på ulv i Sverige—*uten genetikk/populasjonsgenetikk*. De konkluderte med at en ulvebestand av samme størrelse og vekst som dagens (den gang) skandinaviske ulvebestand ville være klart "demografisk levedyktig under IUCNs rødlistes kriterium E" (mindre enn 10% sannsynlighet for å dø ut innen 100 år). De poengterer imidlertid at deres resultater må tolkes svært forsiktig da de fordrer at bestandens genetiske/populasjonsgenetisk utfordringer allerede har blitt løst og at minst én ubeslektet immigrant kommer inn og reproduserer i bestanden hver generasjon—og fordi juridiske publikasjoner poengterer at en gunstig bevaringsstatus krever en langt høyere bestandsstørrelse enn en MVP (som de har estimert, omenn kun en demografisk MVP).

Simuleringene inneholder altså ingen genetikk og ingen populasjonsgenetikk. De simulerer ikke mulighetene for eller forløpet av sykdommer/epidemier. De inneholder en slags "katastrofer" som bare innebærer at bestanden har et dårlig år, og man har ikke gjort særlig anstrengelser for å implementere disse katastrofene på en særlig realistisk måte eller tenkt særlig på hvor stort mulighetsrommet kan vise seg å være i fremtiden. De er altså gjort under omstendigheter hvor de bare fikk én måned på jobben. Antagelsene som er gjort om tetthetsavhengighet er neppe særlig realistiske. Det er ikke gjort noen forsøk på å modellere hvordan miljøvariasjon påvirker demografiske parametre. Viktigst av alt er at det ikke inneholder noe om genetikk, som naturligvis er mest avgjørende for ulvebestanden, som allerede lider av innavl, innavlsdepresjon, founder effect, og mangel på genetisk variasjon. Simuleringene er også helt uten noen større sykdommer/epidemier—selv om disse er stadig mer overhengende og farlige i den ekstremt innavlede ulvebestanden. Miljøvariasjonen som ble modellert hadde ingen varige effekter utover ett år. Videre var variasjonen (for eksempel miljøvariasjone) bare trukket fra den man har observert i den perioden ulvebestanden i Sør-Skandinavia har blitt tett observert (1999 – 2011). Dette er litt som å kalibrere modeller av aksjemarkedet med data fra en tiårsperiode som ikke har inneholdt noen store korreksjoner. I fremtiden kan variasjonen i en mengde parametere vise seg å bli langt større enn den som er lagt til grunn i disse simuleringene. De første to modellene til Chapron et al. var heller ikke individbaserte. Det er viktig at simuleringer representerer individer individuelt, så man ikke opererer med brøkdeler av individer i utregningene. Gjør man det vil man undervurdere effekten av stokastisiteten, samt tetthetsavhengigheten, og få en mye "glattere" bestandsutvikling med mindre utslag. Og hvordan får man riktig estimat på utdøelsessannsynligheter når man kan ha en bestand på 0.324 ulver? De to første modellene Chapron et al. diskuterer er egentlig ikke verdt å nevne engang for de er så urealistiske. Forøvrig er dette samme Chapron som kom opp med det desidert laveste estimatet på MVP for ulv, brukt i metaanalysen til Traill et al. (2007), se over. Chapron et al. advarer selv mot å bruke modellen slik som forvaltningen nok vil ønske å bruke den, og påpeker noen av begrensningene.

De fleste andre levedyktighetsanalyser har slike begrensninger som ikke gjør dem konservative, og følgelig ikke egnet til å støtte forvaltningens posisjon om at ulvejakt, og sågar stadig gjentatt ulvejakt, ikke truer bestandens overlevelse.

Et avgjørende element i en levedyktighetsanalyse er tetthetsavhengigheten. Det sies ofte om rent demografiske levedyktighetsanalyser at arter er utsatt for utdøelse kun ved svært små bestandsstørrelser. Dette skyldes i stort monn at man bruker en modell med eksponensiell vekst. Hvis det ikke er noen begrensning på veksten vil mange iterasjoner i en simuleringsmodell "ta av" til svært høye bestandsstørrelser, hvor de ikke lenger er i nærheten av å dø ut. Men slik ubegrenset vekst passer ikke på noen levende organismer. Mer realistisk er en modell med tetthetsavhengighet. En slik er logistisk (eller "S-formet vekst). Slik logistisk vekst kan for eksempel skrives slik:

$$\frac{dN}{dt} = rN\left(\frac{K-N}{K}\right),$$

hvor $r$ er en konstant vekstrate og $K$ er en "bæreevne" (carrying capacity). En slik bæreevne er definert som den bestandstettheten hvor endringen i bestanden, $dN/dt$, er lik null (vi ser at når $K = N$, så er $(K - N)/N$ lik null og følgelig er $dN/dt$ lik null). Hvis bestandsstørrelsen er over bæreevnen ($N > K$) er bestandsendringen negativ (fordi $(K - N)/K$ er negativ), og under bæreevnen er den forventede bestandsendringen positiv (bestanden forventes å vokse, fordi $(K - N)/K$ er positiv).

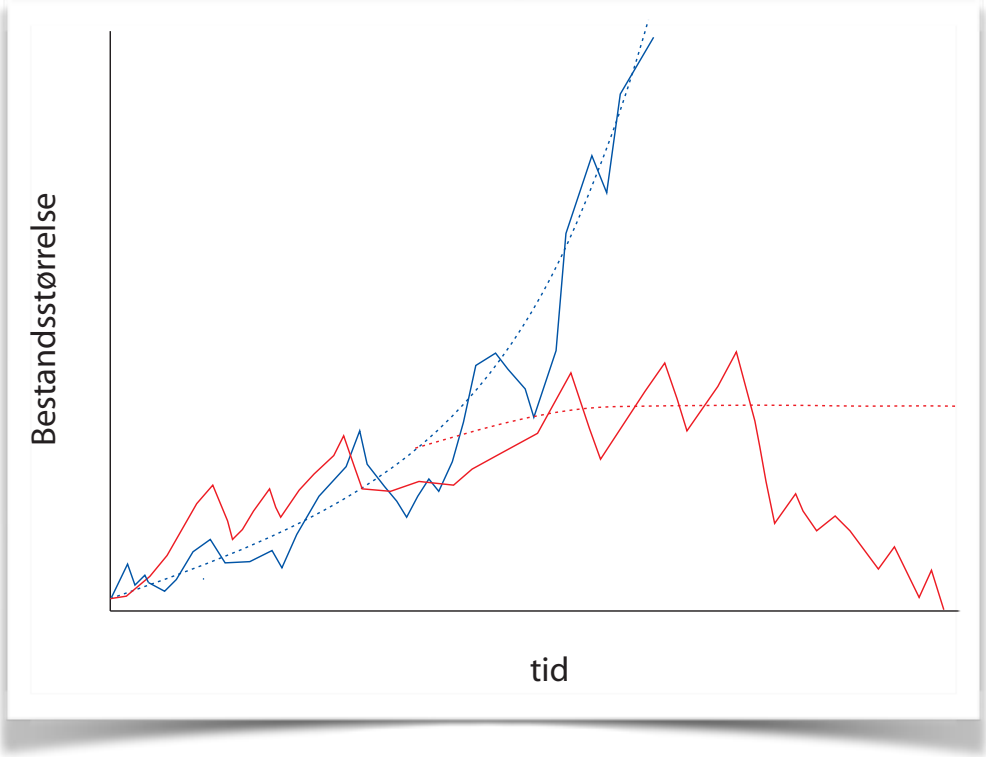
Det kritiske her er at bæreevnen her fungerer som et slags tak på bestanden, slik at den ikke vokser til ubegrensede størrelser. En urealistisk modell, hvor mange iterasjoner (i en simulering) kan ta av til svært høye bestandsstørrelser, slik at det er lite sannsynlig at de noengang kommer ned igjen til der hvor de kan komme til å dø ut, fører til svært lave estimater på utdøelsessannsynlighetene.

Men i en ordentlig simulering ville det vært mer naturlig å ha tetthetsavhengighet i de demografiske parametrene (reproduksjonsrater, mortalitet, kullstørrelse), som ville gjøre at $r$ selv ville være en tetthetsavhengig funksjon $r(N)$,

istedenfor å ha det ytre leddet *(K - N)/K* til å modifisere veksten. Og det vil selvfølgelig være stokastisitet på alle de relevante parametrene, istedenfor den deterministisk veksten som er stipulert over.

Under norsk forvaltningspraksis er det imidlertid ikke miljøets bæreevne (mattilgang etc.) som setter det nederste taket på ulvebestanden. Slik forvaltningen ser ut til å tolke Stortingets bestandsmål er det dette tallet som begrenser bestanden oppad, isteden. Når bestanden bare får lov å svinge under dette bestandsmålet, holdes den nede på en måte som gjør at bestanden er dømt til å dø ut. Det ville være sant selv om man ikke tok hensyn til risikoen for sykdom/epidemier i bestanden, og selv om man ikke tok hensyn til populasjonsgenetikken (som i tilfeller der den genetiske variasjonen også er liten og/eller bestanden lider av innavlsdepresjon, i sin tur også øker risikoen for sykdommer/epidemier).

En annen svært avgjørende komponent i en god levedyktighetsanalyse ville være risikoen for sykdommer/epidemier og risikoen for ytre miljø"katastrofer". Både sykdommer/epidemier og miljøkatastrofer vil være fenomener som innimellom reduserer en bestand til lave nivåer hvor den kan ha høy sannsynlighet for å dø ut (hvis den da ikke dør ut deterministisk ("på direkten") fra en slik hendelse). Både epidemier og slike miljøsvingninger kan i prinsippet ha effekter som føles i flere år, endog generasjoner. Og fortsatt drift og innavl vil gjøre bestanden stadig mer utsatt og sårbar for slike hendelser.




To tenkte bestandsutviklinger som illustrerer både forskjellen på eksponensiell og logistisk vekst (blå stiplet linje versus rød stiplet linje), forskjellen på deterministiske modeller og stokastiske modeller (stiplede linjer versus heltrukne linjer), og effekten av å sette et (lavt) tak på bestandsutviklingen (som resulterer i bestandens utdøen over tid—den røde heltrukne linjen går til null). En eksponensiell vekst er uten tetthetsavhengighet, mens en logistisk vekst er med tetthetsavhengighet. En deterministisk modell (hvor vekstraten ikke er negativ) dør aldri ut (med mindre den er kaotisk eller på annen måte er skrevet for å gi utdøen), mens en stokastisk modell gir rom for at bestanden dør ut over tid. Det ville være nærliggende å velge stokastiske modeller slik at den blå stiplede linjen ville utgjøre *forventningen* i tilfellet en eksponensiell modell (mens den heltrukne linjen representerer en faktisk realisasjon av et tilfelle i en simulering). Tilsvarende ville den røde stiplede linjen representere forventningen i en logistisk, stokastisk modell, mens den røde heltrukne linjen ville være en faktisk representasjon av et slikt tilfelle (en iterasjon i en simuleringsmodell). I den eksponensielle modellen (uten tetthetsavhengighet) med stokastisitet (blå stiplet linje) tar bestanden av til (ubegrenset) høye nivåer som gjør det lite sannsynlig at bestanden kommer ned igjen til null (dør ut). I den logistiske modellen med stokastisitet (stiplet rød linje), gjør taket som er satt på bestanden (og dermed representerer tetthetsavhengigheten i modellen) at bestanden bare oppholder seg i området under og rundt dette taket, og vil dø ut med sikkerhet ettersom tiden går (før eller siden, selv om det i noen tilfeller kan ta veldig lang tid). Jo lavere dette taket er satt, jo raskere vil bestanden dø ut. For eksempel, hvis det ikke var noe jakt på ulv ville "taket" vært satt av miljøets bæreevne for ulv (satt av slike faktorer som mattilgang og habitattilgang, og hvordan disse varierer over tid). Det kunne i Norge for eksempel være noe à la det tallet Støbet-Lande et al. kom frem til på ca. 350 flokker. Hvis det derimot er Stortingets bestandsmål som *de facto* setter taket på bestanden vil det tilsvare noe slikt som 4-6 familiegrupper/par, noe som vil gjøre utdøen temmelig sannsynlig selv på relativt kort tid—og selv om man så bortifra populasjonsgenetikken, og hvordan denne påvirker populasjonsdynamikken (og vice versa), hvilket man selvfølgelig ikke kan gjøre som forsvarlig forvaltningsmyndighet.

*Gynnsam bevarandestatus (gunstig bevaringsstatus)*

I internasjonal sammenheng (e.g. EUs arts- og habitatdirektiv) har vi det svenskene kaller "gynsam bevarande status", eller som på engelsk kalles "favourable conservation status". For å ha en gunstig bevaringsstatus må det stå meget bedre til med bestanden enn bare det å få den over en "minste levedyktig bestand" (MVP; Chapron 2012).

Habitatdirektivets artikkel 1 definerer gunstig bevaringsstatus (FCS) for en art som følger:

> "Conservation status of a species means the sum of the influences acting on the species concerned that may affect the long term distribution and abundance of its populations within the territory referred to in article 2. The conservation status will be taken as "favourable" when: (1) population dynamics data on the species concerned indicate that it is *maintaining itself on a long term basis* [min utheving] as a viable component of its natural habitat, and (2) the natural range of the species is neither being reduced nor is likely to be reduced for the foreseeable future, and (3) there is, and will probably continue to be, a sufficiently large habitat to maintain its population on a long-term basis."

Revision av direktivet og veiledning har indikert at FCS bør baseres på både en Favourable Reference Range (FRR) og en Favourable Reference Population (FRP). Favourable Reference Population er videre definert som "a population in a given biogeographical region considered the minimum necessary to ensure the *long-term viability of the species* [min utheving]; favourable reference value must be at least the size of the population when the Directive came into force; information on historic distribution/population may be found useful when defining the favourable reference population; best expert judgement may be used to define it in absence of other data". Kommisjonen sier også at "as concepts to estimate MVP are rather used to evaluate the risk of extinction they can only provide a proxy for the lowest tolerable population size. MVP is by definition different—and in practice lower—from the population level considered at FCS". Veiledningen (Population Level Management Guidelines (Linnell et al. 2008)) presiserer: "for a population to be at its FRP it must be at least greater than a MVP, but there is a clear intention within the Directive to maintain populations at levels significantly larger than those needed to prevent extinction". Direktivets guidance document sier også at det kan være nyttig å estimere bestandens størrelse "when the potential range is fully occupied at an optimum population density". En FRP må følgelig være vesentlig større enn en MVP og definert på en lengre tidsskala enn 100 år.

I 2010 tillot svenske myndigheter for første gang en felling av 28 ulver på den del av den skandinaviske ulvebestanden som befant seg på den svenske siden av grensen (mellom 182 og 217 individer). I 2011 hadde de lisensjakt på 20 ulver. Dette ble innklagd for EU-kommisjonen, og kommisjonen avkrevde den svenske regjeringen en forklaring. I sitt brev skriver EU-kommisjonen at "det virker sannsynlig" at uttaket forverrer problemene bestanden har med innavlsdepresjon. Kommisjonen mener at statusen "ikke var gunstig mens lisensjakten ble effektuert og at jakten gjorde ulvens bevaringsstatus mindre gunstig". De betvilte den vitenskapelige basisen for jakten, og krevde en forklaring på hvorfor Sverige satt en øvre grense på 210 ulver på landsbasis og en utdypelse av den vitenskaplige begrunnelsen for dette. En ny dom mot Finland vil også sette begrensninger på Sveriges mulighet til å drive lisensjakt.

En nasjonal komité i Sverige som skulle evaluere forvaltningen av store rovdyr utpekte i 2010 et internasjonalt ekspertpanel for å se på det vitenskapelige grunnlaget for populasjonsgenetiske anbefalinger for forvaltningen av den svenske ulvestammen og gi sin egen anbefaling om den bestandsstørrelsen som er nødvendig for å nå gunstig bevaringsstatus (FCS). Dette panelet sa at å nå FCS ville kreve en bestandsstørrelse på minst 3000 til 5000 individer, og at dette kunne oppnås hvis en godt sammenhengende (sammen-koblet), stor bestand, slik som fantes tidligere i historien, kunne rekonstrueres gjennom Skandinavia, Finland, og Russiske Karelia-Kola regionen. De foreslo også at innavlsnivået måtte ned under en innavlskoeffisient på 0.1 (Hansen et al. 2011); følgelig må den skandinaviske ulvestammens genetiske utveksling med den mer østlige ulvebestanden forbedres betraktelig før man kan oppnå en gunstig bevaringsstatus. Interim-rapporten fra den nasjonale komitéen (Liljelund 2011) tok til seg disse idéene, samt at som et foreløpig mål at den svenske bestanden skulle økes til 450 individer. Den svenske utredningen (Liljelund (2012)) anbefalte: For gunstig bevaringsstatus kreves minst 45 ynglinger, tilsvarende 450 individer (inklusive halvparten av grenserevirene med Norge), altså for den svenske ulvebestanden, *i tillegg til at man må løse de genetiske problemene i bestanden*. Og at gunstig bevaringsstatus oppnås senest 2024. Man anså det nødvendig å sette fristen 12 år frem i tid for å løse de genetiske problemene i bestanden og for å få til etablering av ulv på et større område. Utredningens anbefaling var dessuten at Naturvårdsverket får i oppdrag å sette minimumsnivåer av hver art (av store rovdyr) som forvaltningen i hvert län skal opprettholde eller nå. Sverige avskaffet også de foreløpige målene. Man anbefalte også at politimyndighetene måtte prioritere kampen mot illegal jakt. Dessverre har det visst ikke gått som man hadde håpet med å få satt ut/introdusert ulver for å avhjelpe de populasjonsgenetiske problemene. Det må også påpekes at utredningen bryter med prinsippet om at man bør ha en *effektiv* bestandsstørrelse på 500 individer for å opprettholde evnen til evolusjonær tilpasning på sikt. Dertil må man få til en større metapopulasjon på tvers av landegrensene, med betraktelig økte migrasjonsrater.

Forøvrig virker det litt underlig at utredningen ender opp med å sette referanseverdiene for ulv til 450, mens tilsvarenden verdier for bjørn, jerv og gaupe (for den svenske delen av bestanden) havner på henholdsvis 1800, 850 og 1200 individer. Dette til tross for at det er ulven som har problemer med innavl, innavlsdepresjon og founder effect, og at forholdet mellom den effektiv bestandsstørrelsen og den faktiske bestandsstørrelsen må forventes å være lavere for ulv, gitt flokkstrukturen. Fordelene ulv kunne sies å ha sammenlignet med de andre artene var muligens kullstørrelsen og den veldig gode mattilgangen. I motsetning til bjørn kan de få unger hvert år, og i tillegg er det hos ulv like mange reproduserende hanner som hunner, hvilket ikke er tilfelle hos de andre artene. Derimot er de nok også utsatt for en vesentlig høyere grad av krypskyting.

Hansen et al. (2011) evaluerte den populasjonsgenetiske tilstanden for ulvebestanden i Skandinavia, og konkluderte med at balansen mellom innavlssituasjonen og mattilgang etc. som typisk gir bestandsvekst, fortsatt er i retning av bestandsvekst, men at fortsatt tap av genetisk variasjon sannsynligvis vil gjøre situasjonen verre. Om innavlingen

fortsetter vil det true populasjonsveksten. (Per idag (2019) ser vi imidlertid at ulvebestanden i Skandinavia nå har vært nedadgående hvert år siden 2014: fra 460 ulver i 2014, 430 i 2015 og 2016, 410 i 2017, og 380 i 2018/19 sesongen (95% konfidensintervall [300–494]; av disse regnes 300 [237–390] til Sverige; Svensson et al. 2019).) Med en målsetning om å redusere innavlsgraden i bestanden fra 0.3 til 0.1 måtte man ved en bestandsstørrelse på 240 individer forutsette 5 til 10 *effektive* immigranter per generasjon (immigranter som lykkes å inngå i avlen). De oppfordrer til regionalt samarbeid mellom Norge, Sverige, Finland og Russland for å få til en metapopulasjon på minst 3000 til 5000 individer. Panelet fant det en realistisk målsetning å oppnå gunstig bevaringsstatus for den fennoskandiske-Kareliske ulvebestanden, med en effektiv bestandsstørrelse som sikrer fremtidig evolusjonsevne ($N_e$>500). De sier videre at det i prinsippet ville være mulig å oppnå FCS i den skandinaviske underbestanden alene.

Panelet konkluderer også at innavlsdepresjonen i den skandinaviske ulvebestanden sannsynligvis er underrepresentert, da den ikke overvåkes spesifikt, samtidig som en høy frekvens av uheldige alleler er oppdaget i bestanden. De konkluderte videre at innvandring fra Finland ikke er så effektivt som man kunne ønske for å bøte på de genetiske problemene, da den finske populasjonen i seg selv er så liten ($N_e$ rundt 40).

Å redusere bestandsstørrelsen er ikke en god strategi selv om dagens bestand er sterkt innavlet (Laikre et al. 2011). (Liljelund (2011) argumenterte med at å redusere bestandsstørrelsen fordi immigrasjon av nye ulver utenfra raskere ville være mer effektivt i å redusere innavlen, fordi nye gener ville spre seg raskere i en liten bestand enn en stor. Men Laikre et al. 2011 tilbakeviser dette fordi en større bestand er bedre av både demografiske og genetiske hensyn. I store bestander er innavlsfrekvensen lavere, genotypisk variasjon er større, og det naturlige utvalg (seleksjon) vil virke mer effektivt.) Rask bestandsvekst er av avgjørende betydning i en liten innavlet populasjon. Følgelig virker både illegal jakt og tillat jakt til å forhindre genetisk recovery (forbedringer). Det finnes ingen situasjon hvor nedskyting hjelper på innavl med mindre man samtidig har rask vekst, immigrasjon, vern av nye immigranter og deres etterkommere, og målrettet uttak av de mest innavlede individene.

Laikre et al. (2013) har sett på hvordan jakt ødelegger muligheten for å uppnå gunstig bevaringsstatus i den ekstremt innavlede skandinaviske ulvebestanden. Videre konkluderer Laikre og Ryman (2009, i Liberg et al. 2009) at "Det mest akuta är att bryta den starka inaveln. Strävan bör vara att snarast få ner den genomsnittliga inavelsnivån till 5–10 procent. Enligt vår uppfattning bör detta ske inom de närmaste varggenerationerna (5-20 år). Innan denna reduktion nåtts är det inte rimligt att någon invandrande varg skjuts. […] Vi rekommenderar som målsättning at uppnå *långsiktig* genetisk livskraft för en 'internationell' total-population inom 5–25 år. En sådan långsiktig livskraft uppnås vid effektiva storlekar om 500–5000."

*Metapopulasjonsperspektiv*

Bestandene i Norge og Sverige kan tåle mer hvis det kommer innvandrere utenfra. Tradisjonelt har man sagt at én effektiv innvandrer per generasjon er nok til å motveie effekten av drift i en liten bestand. I den skandinaviske ulvebestanden må det nok mer til, siden bestanden allerede lider av founder effect og innavlsdepresjon. (I tillegg forutsettes det at populasjonen innvandrerne kommer fra er uendelig stor, og det er langt fra tilfelle i Skandinavia.) Bestander som er knyttet sammen med migrasjon kan betraktes som en metapopulasjon, hvor bestandene kan støtte hverandre med immigranter for å hjelpe til å avverge utdøelse.

Laikre et al. (2013) har, i tråd med Hansen et al. (2011), tatt til orden for å reetablere en stor metapopulasjon av ulv bestående av bestandene i Norge, Sverige, Finland, og Russlands Karelia-Kola region, og at Sverige skulle ta en ledende rolle i et internasjonalt samarbeid for å få dette til. De foreslår at for å nå gunstig bevaringsgsstatus for ulven i Sverige må 1) det gjennomsnittlige innavlsnivået reduseres (fra 0.25) til under 0.1, 2) at den genetisk effektive bestandsstørrelsen, $N_e$, av den samlede ulvebestanden i denne metapopulasjonen må minst være på $N_e$ = 500–1000, og 3) at Sverige huser en vesentlig del av denne metapopulasjonen. Med det siste mener de at den svenske delen av metapopulasjonen minimum må være en bestand som er stor nok til ikke lenger å være klassifisert som truet i henhold til IUCNs rødlistekriterier for truede arter, og til å opprettholde genetisk variasjon målt i forhold til alleldiversiteten hos founderne.

$N_e$ på 500–1000 tilsvarer 2500–5000 ulver hvis man legger til grunn et forhold på omkring 0.2 mellom $N_e$ og $N_c$ (e.g. Forslund 2009). Det innebærer at den svenske ulvebestanden må økes betraktelig og at man må fremme "genflyt" (migrasjon) mellom delbestandene slik at den svenske populasjonen ikke er isolert men bidrar til totalpopulasjonen.

Laikre et al. (2016) bygger videre på dette, og konkluderer at to-veis migrasjon mellom delbestandene er essensielt for metapopulasjonens genetiske helse. Dagens en-veis vandring fra Finland til Skandinavia, istedenfor to-veis, reduserer metapopulasjonens effektive størrelse betraktelig. Med enveis-migrasjon mellom disse delbestandene blir estimatet for metapopulasjonens effektive størrelse på 132 istendenfor 250 (under antagelsen om én migrant per generasjon). Et forbehold er at modellene deres bare forholder seg til "inbreeding effective size", mens det finnes flere andre varianter av effektiv bestandsstørrelse. De konkluderer med at dagens situasjon ikke tilfredsstiller kriteriene for en metapopulasjon som kan ivareta langsiktig genetisk levedyktighet. For å tilfredsstille disse kriteriene må både de lokale bestandsstørrelsene og migrasjonsratene mellom delbestandene økes betraktelig.

En del av løsning på de akutte genetiske problemene i den skandinaviske ulvebestanden hadde vært direkte innføring av flere ulver utenfra. Dette har imidlertid vist seg vanskelig å gjennomføre i praksis i Sverige (men dette skyldes kanskje at forsøkene var svært dårlige, og at man feiget ut politisk (mhp. hvordan man burde ha gjort det)).

En langsiktig levedyktig bestand må være så stor at den fortsatt vil være i stand til å tilpasse seg evolusjonært til endringer i miljøet, sånn som klimaendringer og utbrudd av nye sykdommer. Mens noen har fremholdt at en slik "evolusjonær MVP" krever effektive populasjonsstørrelser ($N_e$) på 500–1000 (Franklin et al. 1980; Franklin & Frankham 1998), har andre landet så høyt som 5 000 (Lynch & Lande 1998). Det internasjonale ekspertpanelet som ble oppnevnt av den svenske regjeringen (Hansen et al. 2011) fant det realistisk å nå en gunstig bevaringsstatus for en Fennoskandisk-Karelsk metapopulasjon med effektiv bestandsstørrelse på 500 eller mer. En reduksjon i innavlen kan bare oppnås ved å få inn nytt genetisk materiale. Så enten naturlig immigration eller kunstig translokasjon (transport) kreves for å få innavlen ned på et akseptabelt nivå. Når det er oppnådd måtte den skandinaviske del-bestanden fortsatt telle mellom tre og fem tusen individer for å oppfylle kriteriene for en gunstig bevaringssituasjon.

Målsetningen om å få innavlskoeffisienten ned til 0.1 kan oppnås over 5 til 10 år hvis man fikk til en immigrasjonsrate tilsvarende 5 til 10 effektive innvandrere per generasjon (Ryman og Laikre i Liberg et al. 2009). Statistiske modeller med lengre tidsserier antyder at det er bare 60% sannsynlighet for at en effektiv immigrant når frem til Sør-Skandinavia per generasjon (fem-års-periode; Hansen et al. 2011).). Dessverre er bestanden de kommer fra heller ikke uendelig. Aspi et al. (2006) estimerte den effektive størrelsen på den finske bestanden til omtrent 40, basert på genetiske markører. Den finske populasjonen har også lav immigrasjon, og størrelsen på den Karelske bestanden er omtrent som den finske, og kanskje heller ikke stor nok til å unngå innavl (Aspi et al. 2006, Aspi et al. 2009).

På denne basis, og nye modelleringsverktøy, konkluderer Laikre et al. (2016) at man trenger en meta-$N_e$ (effektiv bestandssstørrelse for metapopulasjonen) på minst 500, og en realisert effektiv bestandsstørrelse på hver underpopulasjon på minst 500. Med dagens bestandssituasjon og én migrant per generasjon er den meta-$N_e$ som kunne oppnås på omtrent 250, beregner de. Men det at det bare er enveis-migrasjon fra Finland til Sør-Skandinavia reduserer meta-$N_e$ til bare omtrent 130. De konkluderer at både effektive bestandsstørrelser i de lokale delbestandene og migrasjonen mellom delbestandene må økes betraktelig fra dagens nivåer for å nå bevaringsmålet. Alternativt kunne immigrasjon fra en større ($N_e$>500) bestand i nord-vestlige Russland opprettholde en Fennoscandisk metapopulasjon, men immigrasjonen måtte være meget høyere (5–10 effektive immigranter per generasjon) og vandringen mellom de fennoskandiske delbestandene måtte uansett økes.

**Økologisk funksjonelle rolle**

En annen viktig faktor i naturen er artenes økologisk funksjonelle roller. En art som ulven kan fortsatt eksistere i norsk natur, men ha blitt så sjelden at den ikke lenger oppfyller sin økologisk funksjonelle rolle. Dette igjen kan true overlevelsen til andre arter i naturen, og miljøets integritet i det heletatt. For eksempel kan man tenke seg at den andre mest kritisk utryddelsestruede patterdyrarten i norsk natur, fjellreven, er avhengig av åsler lagt igjen av større rovdyr. Ved å gjøre ulven så fåtallig at den ikke lenger kan oppfylle denne økologisk funksjonelle rollen i økosystemet, kan lisensjakt på ulv ende opp med å true fjellrevbestandens overlevelse. Jerven ser også ut til å dra stor nytte av elgkadaver som ligger igjen etter ulven om vinteren, slik at flere ulv gir flere jerv (May et al. 2008).

**Juss**

Hensynet til bestandes overlevelse er ufravikelig. Dette er blitt understreket gjentatte ganger, av alle parter, i norsk rett. Skal man ta hensyn til bestandens overlevelse må man vite hva dette betyr: hva det vil si å true bestandens overlevelse, hva som påvirker bestandens sannsynlighet for å dø ut, hvordan, og hvor mye. Alternativt kan man bare sørge for å holde seg på den sikre siden; men selv det krever en viss innsikt i hva de nødvendige hensyn er—så man kan unngå de verste feilene.

Føre var-prinsippet er grundig nedfelt i norsk lov. Jakt på en truet bestand er i uoverenstemmelse med føre var-prinsippet (Laikre et. al. 2011). Føre var-prinsippet innebærer at man alltid bør bruke de mest konservative estimatene, og parameterverdiene, og de mest pessimistiske antagelsene—for eksempel når man modellerer bestandens overlevelse (risiko for å dø ut over tid).

Så lenge forvaltningen ikke gjør svært mye for å få inn nye individer utenfra vil man aldri kunne skyte individer uten å true bestandens overlevelse pga. den prekære genetiske situasjonen. Og i tillegg er bestandssituasjonen prekær utifra rent populasjonsdynamiske forhold når den er så liten at bestanden er kritisk truet.

Skal man forsikre seg om at man ikke tar ut særlig verdifulle individer må alle de individene som kan rammes av jakten, og deres opphav, være genetisk kjent. Alle individene som befinner seg i området må altså være genetisk analysert. Men forvaltningen tar seg ikke alltid bryet med å forsikre seg om dette. I tidligere tilfeller har man sågar hatt DNA-

materiale allerede liggende på lager, uanalysert, når man har gitt tillatelser til lisensjakt. Uansett er det av avgjørende betydning for bestandens overlevelse at den får vokst seg ut av den genetiske flaskehalsen den befinner seg i så fort som mulig.

Stortinget må også holde seg til loven. En rovviltmelding og et bestandsmål som tolkes dithen at man stadig skal skyte ned en kritisk utryddelsestruet bestand, innebærer å holde den nede på et uakseptabelt lavt nivå over tid. Det er ulovlig fordi det ville true bestandens overlevelse. Stortingets bestandsmål må tolkes som et minimumsmål, ellers er det klart ulovlig.

Forvaltningen har ikke rom for å ta politiske hensyn når uttaket truer bestandens overlevelse. Forvaltningen burde heller støtte seg på/henvise til loven for å stå imot det politiske presset for å gi fellingstillatelser. Hvis jeg var forvaltningen ville jeg ha utført en levedyktighetsanalyse, og genetiske analyser, og når folk kom springende med politiske press så ville jeg støttet meg til loven, og sagt dessverre vi kan ikke bøye av for politisk press fordi bestandssituasjonen er slik at loven forbyr det. Bestandssituasjonen er sådann at det ikke er rom for politiske hensyn, da hensynet til bestandens overlevelse er ufravikelig.

Forvaltningens frie skjønn er nedfelt i norsk lov. Men om forvaltningen ikke har den nødvendige kompetanse eller forståelse, og ikke har gjort noe for å få spørsmålet belyst av kompetente fagfolk—sågar ikke ser ut til å forstå at slik kompetanse eller forståelse er påkrevet, eller å forstå at en så oppsiktsvekkende påstand må begrunnes—kan jeg ikke skjønne annet enn at det ikke kan være noe rom for forvaltningens frie skjønn. Utøvelsen av et slikt skjønn må være tuftet på en viss forståelse av materien.

Når forvaltningen har latt vitner i retten fremlegge, på deres vegne, en modell som er svært lite egnet til å støtte deres utsagn om at "uttaket ikke truer bestandens overlevelse", viser de med all mulig tydelighet at de ikke forstår denne materien. Når de demonstrerer slik manglende forståelse burde man heller ikke kunne hvile seg på "forvaltningens frie skjønn".

Videre skal det ikke finnes alternativer når man gir tillatelse til lisensjakt. Man må ha prøvd alt annet og tiltaket må *virke* (ikke gjøre ting verre), samtidig som at man må være sikker på at man ikke dreper særlig verdifulle individer. For eksempel ser vi at å drepe voksne hunner av jerv om vinteren fører til *høyere* predasjon på sau, ikke mindre (May et al. 2008). Tilsvarende, er det gode grunner til å tenke seg at det å drepe stabile flokker eller par av ulv kan føre til en økt frekvens av streifdyr som tar mer husdyr og beveger seg i områder hvor man ikke er så vant til ulv, slik at en lisensjakt kan virke mot sin uttalte hensikt. Jeg kan ikke se at forvaltningen har foretatt noen grundig avveining av slike muligheter. Videre er det ikke gitt at å redusere rovdyrbestander har den uttalt ønskede effekten med å redusere konfliktnivået eller å skape økt aksept for rovdyr (May et al. 2008). Det skal ikke finnes alternativer, og man har ikke engang vist at jakt er et godt virkemiddel: vi kan godt ha situasjoner hvor jakt gjør tap av husdyr (eller andre mål) verre enn fraværet av jakt. I tillegg er ordinær lisensjakt neppe like målrettet som andre former for "jakt".

Flere studies på store rovdyrs predasjon på husdyr i Norge (f.eks. Landa et al. 1999, Odden et al. 2002) argumenterer at jakt bare vil være effektivt for å få ned tap av husdyr hvis utryddelse eller sterk reduksjon av rovdyrbestanden implementeres som forvaltningsmål. Og det er selvfølgelig ikke lov, gitt hensynet til bestandens overlevelse.

Forvaltningen påstår at det å tillate jakt på ulv og å holde bestanden nede på et så latterlig lavt nivå som de gjør, er til ulvens eget beste fordi å gjøre noe annet ville medføre at folk på bygda tar loven i egne hender og driver ulovlig jakt. Motstandere av dødsstraff pleier å argumentere motsatt: at offentlige henrettelser undergraver respekten for liv og gjør det mer sannsynlig at privatpersoner vil drepe ulovlig. Forvaltningen har ikke vist til noe grunnlag for sin påstand. Derimot finnes det dokumentasjon på at denne antagelsen ikke holder. Andrén et al. (2006) fant at for gaupe var det ikke noen enkel sammenheng mellom lovlig og ulovlig jakt. Chapron & Treves (2016) viser at det å tillate jakt på ulv medfører en *økning* av krypskyting på ulv – ikke en reduksjon.

Her bruker vi "ulovlig jakt" til å bety jakt som foregår uten tillatelse. (Dette til tross for at denne artikkelen som helhet handler om hvordan slik tillatelse i seg selv er ulovlig.) Ulovlig jakt anses av Liberg et al. (2012) å være den viktigste dødsårsaken for ulv i Skandinavia, og også for mangelen på nye gener fra øst. Istedenfor å si at det derfor ikke er så farlig med den "lovlige" jakten, så burde man heller si at det er desto viktigere å ikke tillate jakt når man vet at den ulovlige allerede er et så stort problem for ulvebestanden.

Skal man hevde at man ikke truer bestandens overlevelse må man ha en svært god modell/analyse; motsatt, not so much… Det sier seg selv at å skyte ulver fører til at den ikke vokser seg så fort ut av faresonen og den genetiske flaskehalsen som mulig, og at det hemmer introduksjonen og opprettholdelsen av friske gener utenfra.

Forvaltningsvedtak må begrunnes. En begrunnelse er ikke bare en gjentagelse av en påstand, av typen "dette truer ikke bestandens overlevelse". Å hevde at å drepe masse ulver ikke truer bestandens overlevelse krever en sannsynliggjøring med den type betraktninger som stipuleres i denne artikkelen. Og skal dette gjøres forsvarlig må spørsmålet drøftes grundig. Å påstå at en ytterligere reduksjon av en allerede kritisk utryddelsestruet art ikke truer bestandens overlevelse er i utgangspunktet et såpass oppsiktsvekkende utsagn at det ville kreve at grundige og konservative simuleringsmodeller ble lagt til grunn for at noen skulle kunne feste lit til det.

Store rovdyr som ulv og bjørn spiller en viktig funksjonell rolle i økosystemet. Men når bestandene holdes nede på så vanvittig lave nivåer som vi har i Norge idag kan de ikke lenger fylle denne funksjonen. Det kan ha dramatiske negative konsekvenser for andre arter, som naturforvaltningen også har ansvaret for—for eksempel fjellreven som har vært totalfredet siden 1930 uten at den har klart å ta seg opp igjen.

Jeg har tidligere (2006) vitnet i retten om at forvaltningen ikke har:

- definert hva de mener når de sier at uttaket ikke truer bestandens overlevelse
- begrunnet påstanden
- forklart hvorfor de tror at uttaket ikke truer bestandens overlevelse
- foretatt de nødvendige analyser for å avgjøre om uttaket truer bestandens overlevelse eller ikke
- tatt tilstrekkelig høyde for usikkerhet
- tatt kontakt med fagfolk som kunne hjulpet dem å avklare spørsmålet
- hørt på fagfolk som sa a) ikke ta ut mer enn et par individer om absolutt nødvendig, b) ikke ødelegg reproduserende enheter, c) utfør en levedyktighetsanalyse, d) foreta en genetisk analyse av konkrete individer, e) utvis ekstrem forsiktighet (se Liberg 2005)
- a) forsikret seg om at å drepe ulver var siste utvei for å beskytte husdyr, b) forsikret seg om at det vil avhjelpe situasjonen for husdyrene, c) valgt det mest presise virkemiddelet til å fjerne ulver
- gitt tilstrekkelig informasjon til folkevalgte og velgere

I store trekk har den generelle kunnskapen som presenteres her vært kjent lenge. Noe av den mer spesifike kunnskapen som her siteres var ikke tilgjengelig for forvaltningsvedtak og rettssaker før 2009 (se dato på publikasjoner i referanselisten), men var til gjengjeld tilgjengelig til rettssaken i Oslo Tingrett i 2018.

**Politikk**

Man kan sågar høre at Norge er "for lite" til å ha en levedyktig bestand av ulv på egenhånd. De som fremmer denne påstanden har ikke gjort den til gjenstand for noen rigorøs analyse. Således er det bare en påstand. Det nærmeste man kommer en undersøkelse av hvor mange ulv det er plass til i Norge, og i Sør-Skandinavia, er Støbet-Lande et al. 2003. De bruker GIS-verktøy til å dele opp Skandinavia i kategorier etter habitat-kvalitet og egnethet for ulv og de andre store rovdyrene. Så bruker de arealet av disse egnethets-klassene og de potensielle tetthetene av dyr i hver, til å estimere antall *flokker* av ulv Norge (sør for Sameland (Lappland)), Sverige, Sameland, og Skandinavia som helhet kan ivareta. Fra disse tallene—henholdsvis 288, 408, 97, og 793—konkluderer de med at "tilgjengeligheten av egnet habitat vil ikke være en begrensning for bevaringen av levedyktige bestander".

Selv den øverste grensen for genetisk levedyktighet oppfylles lett i Norge og/eller Sør-Skandinavia, så lenge det er litt innvandring fra den finsk-russiske bestanden. De som hevder at det ikke er mulig å ha en levedyktig bestand av ulv i Norge må isåfall mene at det ikke er "politisk mulig" å ha en levedyktig bestand av ulv. Det er ihvertfall ingenting i naturen som gjør dette umulig. Støbet-Lande et al. viser at Norge har plass til 288 *flokker* sør for Sameland, og at Sameland i tillegg har plass til 97 flokker. Med 10-20 dyr i en flokk kunne Norge alene ha plass til ca. 3300 – 6600 ulv. Sverige estimeres i tillegg til å ha plass til 408 flokker sør for Sameland.

**Vitenskapsfiliosofi: err on the side of caution**

Kjernen i føre var-prinsippet uttrykkes igrunnen bedre på engelsk: the precautionary principle. Eller enda bedre, at man skal "err on the side of caution". Det vil si at man skal være såkalt "konservativ" i antagelser, modellvalg, valg av parameterverdier (estimater), osv. for generelt å være på den sikre siden. Dette er analogt med at man i jussen skal "la tvilen komme tiltalte til gode", ettersom det er mye verre at en tiltalt blir uskyldig dømt enn at en skyldig slipper unna. Tilsvarende, når det gjelder utryddelsestruede arter, er det mye verre at man dreper noen som absolutt ikke skulle vært drept, enn at man unnlater å drepe noen som det kunne vært (på en eller annen måte) akseptabelt å drepe.

Parsimoni: vitenskapsfilosofisk begrep om at du skal velge en så enkel modell du kan slippe unna med for den oppgaven du har. Det er umulig å bevise en negativ. Men hvis du ikke har tatt med faktor x, for eksempel muligheten for en epidemi som reduserer bestanden, i modellen, så har du ikke en modell som er god nok til å konkludere med at "uttaket ikke truer bestandens overlevelse". Har du ikke kjønnede individer og alders-/familiestruktur med i modellen, så har du ikke en modell som er god nok til å konkludere med at "uttaket ikke truer bestandens overlevelse". Samme modellen *vil* være god nok til å konkludere at "uttaket truer bestandens overlevelse". Dette på grunn av føre var-

prinsippet som er så vel integrert i norsk lov. Du skal være på den sikre siden, så en konservativ modell (en som gir høyere utdøelsesrisiko enn man kan forvente i naturen) er det man må bruke. Modeller som mangler enkelte komponenter som gir økt realisme i modellen og kan undervurdere den reelle utdøelsessannsynligheten, vil aldri være gode nok til å konkludere med at "uttaket ikke truer bestandens overlevelse". Ulv bør modelleres som strukturerte bestander delt inn i flokker og par-dannelser, hvor bare ett par i flokken reproduserer, og flokker samarbeider om jakt etc. (slik at større flokker har større suksess, osv.), og helst burde modellene være romlig eksplisitt, og selvfølgelig individbasert med både genetikk og populasjonsdynamikk, fare for epidemier og katastrofer, som kan påvirke bestanden over flere år, og feedback mellom genetikken og populasjonsdynamikken, og selvfølgelig realistisk/konservativ miljøvariasjon, kanskje til og med eksplisitt modellering av predator-byttedyr interaksjoner.

Man kan ikke bruke en modell som underestimerer risikoen for utdøen til å si at sannsynligheten for å dø ut er lav. Ihvertfall ikke når det i utgangspunktet kan forventes at den er uakseptabelt høy, og du har ansvaret for å sørge for at bestanden ikke dør ut. Skulle man allikevel forsøke seg med en slik modell, måtte man i det minste gjøre en grundig, kvantitativ analyse av modellens sensitivitet for brudd på antagelsene og mer uheldige parameterverdier.

Alle som har bestått Examen Philosophicum vet at "Uttaket truer ikke bestandens overlevelse" er ikke en begrunnelse, men en påstand. Når forvaltningen påstår at de ikke truer bestandens overlevelse så har de ikke grunnlag for sin påstand. De har heller ikke gjort noe særlig for å begrunne en slik påstand. For enhver populasjonsdynamiker og populasjonsgenetiker med litt kjennskap til situasjonen for ulven i Norge, og Skandinavia som helhet, fremstår påstanden som helt ubegripelig. Føre var-prinsippet gjennomsyrer norsk lov. En analyse som er tilstrekkelig til å påstå at et vedtaket om lisensjakt ikke truer bestandens overlevelse er ikke utført. Kravene til en modell som kunne bekrefte en slik påstand, for en så truet art som ulven, er meget høye. Skulle forvaltningen derimot ha konkludert at jakten faktisk truer bestandens overlevelse, og dermed ikke kan tillates etter norsk lov, er kravene til analysen ikke høye i det hele tatt.

**Konklusjon**

Hovedproblemet med ulveforvaltningen er selve Stortingets rovviltforlik. Hvis bestandsmålet tolkes som et maksimumsmål (eller et samtidig maksimum og minimum), istedenfor et minimumsmål, så setter dette et *de facto* tak på bestanden som forsikrer at arten vil dø ut over tid.

Setter man et øvre tak på en bestand på et så lavt nivå garanterer man at bestanden dør ut på sikt (alle bestander dør jo ut på sikt, men å hindre vekst til høye bestander forskyver sannsynligheten for utdøen innen en gitt tid skarpt mot én). Bestandsmålet må selvfølgelig tolkes som et minimumsmål for at det ikke skal være ulovlig (Ole Kristian Fauchald, betenkning).

Jakt holder bestanden nede på et så lavt nivå at den blir svært sårbar for populasjonsdynamisk og populasjonsgenetisk stokastisitet. Jakt forhindrer at sårt tiltrengte innvandrere kommer inn i bestanden. Jakt fører til at sårt tiltrengt genetisk variasjon fra slike innvandrere fjernes fra populasjonen, når innvandrerne selv eller deres etterkommere skytes. Jakt forhindrer at bestanden får vokst seg ut av den genetiske flaskehalsen ulvebestanden befinner seg i, så den kunne ha en sjanse til å overkomme founder effect, drift, innavl og innavlsdepresjon. Jakt gjør bestanden svært sårbar overfor fremtidig sykdom, eller epidemier, og miljøsvingninger som de ikke er rustet til å takle, eller miljøforandringer som de ikke klarer å tilpasse seg evolusjonært. Jakt, som holder bestanden nede (og selv om det bare hadde vært litt lengre enn nødvendig), gjør en allerede truet art *mer* truet, og truer dermed bestandens overlevelse.

Sannsynligheten for å dø ut er allerede høy gitt ulvens stilling som kritisk truet, den sterke innavlen med sterk founder effect, og den høye mortaliteten fra illegal jakt. Det myndighetene burde gjøre er å fremme innvandring av ulver med friskt genetisk materiale (enten kunstig eller naturlig) og la bestanden vokse seg ut av den genetiske flaskehalsen og den demografiske faresonen så fort som mulig. Legalisert jakt er ikke kompatibelt med denne anbefalingen. Spesielt når man ikke tar seg tid til å sjekke om de individene som er utsatt er spesielt verdifulle genetiske individer (innvandrere, første- eller andre-generasjons etterkommere av innvandrere, individer med lav innavlskoeffisient og/eller individer med sjeldne alleler).

Istedenfor å vokse så fort som mulig ut av den genetiske flaskehalsen, har ulvebestanden i Skandinavia nå vært nedadgående hvert år siden 2014: fra 460 ulver i 2014, 430 i 2015 og 2016, 410 i 2017, og 380 i 2018/19-sesongen (95% konfidensintervall [300–494]; av disse regnes 300 [237–390] til Sverige; Svensson et al. 2019). Innavlskoeeffisienten i bestanden er fortsatt rundt 0.25, hvilket tilsvarer resultatet av parring mellom helsøsken. Til og med Pär Forslund (på basis av sin lite konservative modell) medgir at "skadefelling i populasjonen må holdes på et lavt nivå om populasjonen viser tegn til å stagnere eller minske i størrelse, ettersom utdøelsesrisikoen ellers kan øke betraktelig" (Liberg et al. 2009).

Istedenfor stadige nedskytinger bør det heller legges en handlingsplan for hvordan man skal få ulven ut av sin status som kritisk utryddelsestruet. Hvis Stortinget skulle definere et bestandsmål, måtte det være et minimumsmål for å holde bestanden oppe, ikke et maksimumsmål for å holde bestanden nede.

Forvaltningsmyndigheten burde fasilitere innvandring av finsk-russisk ulv for å avhjelpe innavl, founder effect, tap av heterozygositet og tap av sjeldne alleler i den norske bestanden. I tillegg burde myndighetene gjøre noe aktivt for å få inn friske gener fra den finsk-russiske bestanden, og likefullt sørge for at de få innvandrerne som har overlevd turen gjennom reinbeiteområdene i nord, eller deres etterkommere, ikke skytes i de gjentatte massakrene som dagens forvaltning legger opp til.

Et samarbeid med Sverige om å styrke den Sør-Skandinaviske bestanden ville være naturlig. Men så lenge en slik forvaltningsavtale ikke foreligger kan ikke norsk forvaltning fravike sitt eget ansvar ved å hvile seg på hva svenske myndigheter foretar seg, eller tilfeldig innvandring fra en større svensk ulvebestand. Svensk forvaltning, såvel som finsk, får dessuten påpakning fra EU for at deres ulvebestand ikke er stor nok og at de ikke gjør nok for å sikre en gunstig bevaringsstatus.

Siden hensynet til bestandens overlevelse skal være ufravikelig, kunne og burde forvaltningen foreta en analyse av den populasjonsdynamiske og populasjonsgenetiske situasjonen for ulven i Norge (og eventuelt andre utryddelsestruede arter) og henvise til Norges lover for å motstå politiske press for å tillate felling.

Det sies at ingen bestand er så godt studert som den sør-skandinaviske ulvebestanden. Dermed hevdes det at det er urimelig å hevde at forvaltningen ikke vet nok om bestanden. Det er riktig at forvaltningen vet mye om hver enkelt ulv, og bevegelsene til hver enkelt flokk, men de vet (forstår) ingenting om bestandens overlevelse eller de elementene av populasjonsgenetikken, populasjonsdynamikken og sannsynlighetsregningen som er avgjørende for denne.

Den største utfordringen er å få folkevalgte og byråkrater, advokater og dommere, og folk flest, til å forstå stokastiske prosesser og biologiske/numeriske prosesser på bestandsnivå, slik at de kan tenke klart om risiko i små, utryddelsestruede bestander.

Erfaringene i retten så langt viser at loven ikke fungerer som et effektivt redskap for vern av truede arter, og at betingelsene for en kunnskapsbasert forvaltning ikke er tilstede.

Miljødirektoratet bryter sin utredelsesplikt ved å ikke forstå dette, og direktoratet og departementet bryter sin informasjonsplikt ved å ikke få Stortinget til å forstå dette. Det eneste som trengs er en populasjonsdynamiker som er erfaren med å modellere overlevelsessannsynligheter i små bestander, og en populasjonsgenetiker, til å forklare dem det.

Direktoratet har ikke folk med denne kompetansen. De har ikke engang ansettelseskompetanse til å ansette noen som har populasjonsdynamikk/populasjonsgenetikk. Og hvis de forstod det men lot seg overstyre, så har de ikke faglig integritet eller etikk. Se hva som skjer når Stortinget (omsider!) bestiller en utredning om levedyktige bestander: de spør folk i Skandulv som heller ikke har kvantitativ kompetanse eller er populasjonsdynamikere/populasjonsgenetikere.

Det som trengs er å lære Miljødirektoratet, KLD, Stortinget og Rettsapparatet det de trenger å forstå om stokastiske prosesser i små populasjoner, populasjonsdynamikk og populasjonsgenetikk, og hvorfor det betyr at Stortingets bestandsmål er en ren utryddelsespolitikk, og dermed i strid med de lovene Stortinget selv har vedtatt, i hovedsak Naturmangfoldloven og Grunnloven. For at rovviltforvaltningen skal unngå å være ulovlig må bestandsmålet tolkes som et absolutt minimumsmål—ikke noe man skal forvalte etter, men en tilstand som man skal komme seg så langt unna som mulig så raskt som mulig.

I dette konkrete tilfellet (rettssakene) har forvaltningen ingen frihet til å prioritere, fordi loven er klar på at vedtaket, og ulvepolitikken som helhet (og hvordan bestandsmålet tolkes/implementeres), ikke må true bestandens overlevelse, mens biologien viser at det gjør det. Problemet er at ingen involverte parter forstår at det er slik eller hvorfor. Forvaltningen støtter seg på Stortingets bestandsmål, men dette er i seg selv ulovlig. Men ingen forstår at det er slik hvis de ikke er blitt forklart litt populasjonsdynamikk og/eller populasjonsgenetikk. Ingen i direktorat eller departement, eller blant vitnene for staten i tidligere rettssaker, har en god forankring i populasjonsdynamikk eller populasjonsgenetikk.

Ikke bare det, men det viser seg vanskelig å få jurister til å forstå stokastiske prosesser, populasjonsdynamikk eller populasjonsgenetikk, og det settes gjerne ikke av nok tid i retten til å gjøre det. De tror lett at en biolog er en biolog er en biolog. Samme med forvaltningen.

Tolkningen må være lovlig. Stortinget må selv adlyde de lovene de selv har laget. Det er ingen unnskyldning at de ikke forstår konsekvensene eller populasjonsdynamikk/populasjonsgenetikk. Grunnlov, miljøinformasjonsloven og Århuskonvensjonen pålegger også informasjonsplikt overfor folkevalgte og velgere.

I dette tilfellet har lovgiver satt et bestandsmål (rovviltforliket) som er i strid med Naturmangfoldloven (fordi det i seg selv truer bestandens overlevelse). Så Stortinget motsier seg selv. Forvaltningen abdiserer på å vurdere om «uttak» truer bestandens overlevelse og henviser til Stortingets bestandsmål. Rettsvesenet tror at forvaltning og/eller Storting har fått en faglig utredning, men det har de selvfølgelig ikke.

Stortinget tror visst de står fritt til å vedta hva de vil bare utifra det som er politisk mulig. Ingen kvalifiserte har blitt bedt om å forklare dem det vitenskapelige, som betinger det juridiske. Så lenge domstolene eller andre ikke holder dem til en høyere standard slipper de unna med det. (Men hva er vitsen med å lage lover hvis man ikke er bundet av dem?)

Det er vanskelig å forestille seg en situasjon med større vanskjøtsel enn det den norske ulvebestanden er blitt utsatt for. En slik behandling av en så truet art burde være utenkelig; hvis ikke miljølovgivningen kan sette en stopper for en slik behandling er det vanskelig å tenke seg en situasjon hvor eksisterende lov kunne komme til anvendelse.

Man må tvinge forvaltningen til å gjøre en mer faglig forsvarlig jobb i lignende saker i fremtiden.

Det blir alltid mye snakk om politikk og politisk press i disse sakene. Hvis jeg var forvaltningen ville jeg ha utført en levedyktighetsanalyse, og genetiske analyser, og når folk kom springende med politiske press så ville jeg støttet meg til loven, og sagt dessverre vi kan ikke bøye av for politisk press fordi bestandssituasjonen er slik at loven forbyr det. Bestandssituasjonen er sådann at det ikke er rom for politiske hensyn, da hensynet til bestandens overlevelse er ufravikelig.

Forøvrig skal forvaltningen sørge for at det ikke finnes andre alternativer før tillatelse gis til lisensjakt på truede arter. Det er ikke demonstrert at å drepe ulver hjelper nevneverdig på tapet av husdyr, eller at det er eneste mulige utvei. Dessuten hadde man ikke behøvd å velge lisensjakt om man først skulle drepe noen ulver. Å slippe 400 ordinære jegere ut i felten i fri dressur er et svært lite presist instrument—det er adskillige mer presise måter å drepe ulv på om man vil.

For å fremme bestandens overlevelse bør man øke bestanden så raskt som mulig (la den vokse seg ut av den genetiske flaskehalsen den befinner seg i), og man må fremme høy innvandring (enten naturlig eller kunstig) fra Finland/Russland. Slike innvandrere må få bidra til populasjonen gjennom reproduksjon, og deres etterkommere beskyttes. Når man har gjort det, og bestanden vokser raskt, kan man eventuelt vurdere felling av særlig innavlede individer. Felling av hele flokker/familiegrupper anbefales ikke.

Det finnes ikke rom for å ta politiske hensyn når bestandens overlevelse trues av et eventuelt vedtak. Hvis loven ikke skulle beskytte ulven, hvem skulle den så beskytte? Og hvorfor skal det være slik at den eneste som noengang får se en ulv eller en gaupe i norsk natur er han som skyter den? At vi aldri får oppleve ordentlig natur i Norge burde være et brudd på Grunnlovens paragraf 112.

Å argumentere for at andre mortalitetskilder (f.eks. ulovlig jakt) er viktigere enn den offisielt tillatte jakten, så derfor kan man gi tillatelse til lisensjakt, er åpenbart ugyldig. Gitt høy illegal jakt (som man ikke gjør stort for å få bukt med) er det desto viktigere å ikke tillate lovlig jakt. Å argumentere med at man må tillate legal jakt fordi noen ellers vil komme til å ta loven i egne hender er heller ikke i tråd med juridisk praksis på andre områder.

Tilsvarende er det ugyldig å argumentere med at innavlsproblematikken og mangelen på genetisk variasjon er hovedutfordringen, så derfor gjør det ingenting om man tillater legal jakt. Å få innavlskoeffisienten ned fra 0.25 til 0.1 i løpet av 20 år krever 5–10 genetisk effektive immigranter per generasjon (Laikre & Ryman 2010). Norsk forvaltning gjør ingenting for å tilrettelegge for slik immigrasjon. Isteden gir de stadig tillatelse til lisensjakt, hvilket forverrer situasjonen for ulvens levedyktighet.

Er det for mye å håpe på at når regjering og storting skal revurdere bestandsmålene og bli enige om en ny forvaltningsplan, at de ihvertfall ber kompetente populasjonsdynamikere og populasjonsgenetikere (og da mener jeg ikke ansatte i Miljødirektoratet eller Skandulv), helst i samråd med relevant juridisk ekspertise, om å komme og forklare for dem hvilke hensyn som må tas? Direktorat og departement må også tilføres slik kunnskap. Dette er spesialiserte fagfelt. En “naturforvalter” er ikke nødvendigvis god på populasjonsdynamikk og/eller populasjonsgenetikk. En genetiker kan kanskje fortelle deg hvilke gener som finnes i en bestand, men kan ikke nødvendigvis fremskrive populasjonens genetiske helse. En “ulveforsker” kan kanskje fortelle deg hvor mange flokker eller etablerte par det er i bestanden omtrent til enhver tid, men kan sannsynligvis ikke si deg noe meningsfylt om bestandens sannsynlighet for å dø ut i tiden som kommer.

Til tross for mange år med uakseptabelt høye “uttak” av ulv har forvaltningen hatt flaks, og bestanden har ikke dødd ut enda. Men forvaltningen skal ikke ha “flaks”. Forvaltningen skal forvisse seg om at risikoen for at en bestand dør ut er akseptabelt lav. Forvaltningen skal ta skritt for å få truede arter ut av sin status som truet. Og forvaltningen skal ihvertfall ikke foreta seg noe som øker utdøelsesrisikoen for en allerede kritisk utryddelsestruet art.

En truet art, og ikke minst en kritisk truet art, burde få handlingsplaner for å få den ut av status som truet. Og disse handlingsplanene burde utføres—både effektivt, punktlig, profesjonelt, og samvittighetsfullt.

**Litteratur**


Andrén, H., T. Ebenhard, H. Ellegren, N. Ryman & B.-E. Sæther 1999. Vad är en livskraftig population? Rapport från arbetsgruppen för rovdjursutredningen. I: S. Ekström (red.), Sammanhållen rovdjurspolitik: bilagor, Statens Offentliga Utredningar, vol. 146, s. 65–97.

Andrén, H., J.D.C. Linnell, O. Liberg, et al. 2006. Survival rates and causes of mortality in Eurasian lynx (*Lynx lynx*) in multi-use landscapes. *Biological Conservation* 131: 23–32.

Aspi, J., E. Roininen, M. Ruokonen, I. Kojola & C. Vilà. 2006. Genetic diversity, population structure, effective population size and demographic history of the Finnish wolf population. *Molecular Ecology* 15: 1561–1576.

Aspi, J., E. Roininen, J. Kiiskilä, M. Ruokonen, I. Kojola et al. 2009. Genetic structure of the northwestern Russian wolf populations and gene flow between Russia and Finland. *Conserv. Genet.* 10:815–826.

Chapron, G. 2014. Challenge the abuse of science in setting policy. (The misuse of wolf research by Swedish politicians should be a warning to all biodiversity scientists, says Guillaume Chapron.) *Nature*, 17 December 2014. [URL: https://www.nature.com/news/challenge-the-abuse-of-science-in-setting-policy-1.16580]

Chapron, G., H. Andrén, H. Sand & O. Liberg 2012. Demographic Viability of the Scandinavian Wolf Population. Swedish Environmental Protection Agency. [URL: https://www.slu.se/globalassets/ew/org/inst/ekol/forskning/projekt/skandulv/publikationer/rapporter/chapron-et-al-2012-demographic-viability-of-the-scandinavian-wolf-population.pdf]

Denniston, C. 1978. Small population size and genetic diversity: Implications for endangered species. I S. A. Temple (red.), Endangered Birds: Management Techniques for Preserving Endangered Species, pp. 281–289. University of Wisconsin Press.

Chapron, G. & A. Treves 2016. Blood does not buy goodwill: allowing culling increases poaching of a large carnivore. Proc. R. Soc. B 283: 20152939.

Fauchald, O. K. 2017. Juridisk betenkning angående vedtak om lisensfelling av ulv. [URL: https://www.jus.uio.no/ior/personer/vit/olefa/dokumenter/utredning-ulv-nml-bern-fauchald.pdf]

Falconer, D. S. 1989. Introduction to Quantitative Genetics (Third Edition). Longman Scientific and Technical.

Fisher, R. A. 1930. The genetical theory of natural selection. Clarendon Press.

Forslund, P. 2009. Modeling growth and inbreeding in the Scandinavian wolf population. Appendix 1:3 av Förslag till åtgärder som kan stärka vargstammens genetiska status, Redovisning av regeringsuppdrag Dnr 429-8585-08, Naturvårdsverket.

Frankham, R. 1995. Effective population size/adult size ratios in wildlife: a review. *Genet. Res., Camb.* 66: 95–107.

Franklin, I. R. 1980. Evolutionary Change in Small Populations, s. 135–149 i Soulé, M. E. & B. A. Wilcox (red.), Conservation Biology: An Evolutionary-Ecological Perspective. Sinauer.

Gilpin, M. E. & M. E. Soulé 1986. Minimal Viable Populations: Processes of Species Extinction. —i Soulé, M. E. (red.), Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity. Sinauer.

Hansen, M. M., L. W. Andersen, J. Aspi & R. Fredrickson. 2011. Evaluation of the conservation genetic basis of management of grey wolves in Sweden. Bilag 3 av Liljelund 2011, s. 101–135. Statens Offentliga Utredningar (SOU 2011:37), Stockholm. [URL: https://www.regeringen.se/49bba8/contentassets/035dfafc4b6548e6a8dac47821d72e60/sou-201137 (sett august 2019)]

Kardos, M., M. Åkesson, T. Fountain, Ø. Flagstad, O. Liberg, P. Olason, H. Sand, P. Wabakken, C. Wikenros & H. Ellegren 2018. Genomic consequences of intensive inbreeding in an isolated wolf population. *Nature Ecology & Evolution* 2: 124–131. https://www.nature.com/articles/s41559-017-0375-4

Kimura, M. & J. F.Crow 1963. The measurement of effective population number. *Evolution* 17: 279–288.

Lacy, R. C. 1992. The Effects of Inbreeding on Isolated Populations: Are Minimum Viable Population Sizes Predictable? —i Fiedler, P. L. & Jain, S. K. (red.), Conservation Biology: The Theory and Practice of Nature Conservation. Chapman and Hall.

Laikre, L. 1999. Conservation genetics of Nordic carnivores: lessons from zoos. Hereditas 130: 203–216.

Laikre L. & N. Ryman 2010. Genetisk förstärkning av den svenska vargstammen, Svar på uppdrag om rutiner för införsel och utplantering av varg i Sverige, Naturvårdsverket, Statens Jordbruksverk och Statens veterinärmedicinska anstalt,

Bilaga 4 (https://www.slu.se/globalassets/ew/org/inst/ekol/forskning/projekt/skandulv/publikationer/rapporter/liberg-et-al-2009-forslag-till-atgarder-som-kan-starka-vargstammens-gentiska-status.pdf).

Laikre, L., Jansson, M., Allendorf, F. W., Jakobsson, S., & N. Ryman 2013. Hunting Effects on Favourable Conservation Status of Highly Inbred Swedish Wolves. *Conservation Practice and Policy*, https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2012.01965.x

Laikre, L., F. Olsson, E. Jansson, O. Hössjer & N. Ryman 2016. Metapopulation effective size and conservation genetic goals for the Fennoscandian wolf (Canis lupus) population. *Heredity* 117: 279–289. URL: https://www.nature.com/articles/hdy201644

Landa, A., K. Gudvangen, J.E. Swenson & E. Røskaft 1999. Factors associated with wolverine *Gulo gulo* predation on domestic sheep. Journal of Applied Ecology, 36, 963–973.

Leslie, M., G.K. Meffe, J.L. Hardesty & D.L. Adams 1996. Conserving Biodiversity on Military Lands: A Handbook for Natural Resources Managers. The Nature Conservancy, Arlington, VA.

Liberg, O., H. Andrén, H.-C. Pedersen, H. Sand, D. Sejberg, P. Wabakken, M. Åkesson & S. Bensch 2005. Severe inbreeding depression in a wild wolf (Canis lupus) population. *Biology Letters* 1(1): 17–20. [online] http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC1629062/.

Liberg, O. 2005. Genetic aspects of viability in small wolf populations—with special emphasis on the Scandinavian wolf population. Report from an international expert workshop at Färna Herrgård, Sweden 1st – 3rd May 2002. Swedish Environmental Protection Agency. [Online: https://www.slu.se/globalassets/ew/org/inst/ekol/forskning/projekt/skandulv/publikationer/rapporter/liberg-2005-genetic-aspects-of-viability-in-small-wolf-populations---with-special-emphasis-on-the-scandinavian-wolf-population.pdf]

Liberg O, Sand H, Forslund P, et al. 2009. Förslag till åtgärder som kan stärka vargstammens genetiska status. Redovisning av regeringsuppdrag, Naturvårdsverket, dnr 429-8585-08, Appendix 1 (www.naturvardsverket.se).

Liberg, O., G. Chapron, P. Wabakken, H. C. Pedersen, N. Thompson Hobbs & H. Sand 2012. Shoot, shovel and shut up: cryptic poaching slows restoration of a large carnivore in Europe. Proc. R. Soc. B 279: 910–915.

Liljelund, L.-E. 2011. Rovdjurens bevarandestatus. Delbetänkande av Rovdjursutredningen. Statens Offentliga Utredningar (SOU 2011:37), Stockholm. [URL: https://www.regeringen.se/49bba8/contentassets/035dfafc4b6548e6a8dac47821d72e60/sou-201137 (sett august 2019)]

Liljelund, L.-E. 2012. Mål för rovdjuren. Slutbetänkande av Rovdjursutredningen. Statens Offentliga Utredningar (SOU 2012:22), Stockholm. [URL: http://fabod.nu/wp-content/uploads/120402_Mal_for_rovdjuren_SOU_2012_22.pdf]

May, R., J. van Dijk, R. Andersen & A. Landa 2008. Wolverines in a Changing World. Final report of the Norwegian Wolverine Project 2003-2007. – NINA Report 434. 43 pp. [URL: https://www.nina.no/archive/nina/PppBasePdf/rapport/2009/434.pdf, sett november 2019]

Meffe, G. K. & C. R. Carroll 1994. Principles of Conservation Biology. Sinauer.

Shaffer, M. L. 1981. Minimum Population Sizes for Species Conservation. *Bioscience* 31: 131–134.

Støbet-Lande, U., J.D.C. Linnell, I. Herfindal, V. Salvatori, H. Brøseth, A. Andersen, J. Od- den, H. Andrén, J. Karlsson, T. Willebrand, J. Persson, A. Landa, R. May, B. Dahle, & J. Swenson 2003. Utredninger i forbindelse med ny rovviltmelding. Potensielle leveområder for store rovdyr i Skandinavia: GIS-analyser på et økoregionalt nivå. NINA Fagrapport 064. [Online: https://www.nina.no/archive/nina/PppBasePdf/fagrapport/064.pdf.]

Svensson, L., P. Wabakken, E. Maartmann, M. Åkesson, Ø. Flagstad & E. Hedmark 2019. Bestandsstatus for store rovdyr i Skandinavia. Rovdata. [URL: https://brage.nina.no/nina-xmlui/handle/11250/2599641]

Sæther, B.-E. & S. Engen 2019. Towards a predictive conservation biology: the devil is in the behaviour. *Phil. Trans. R. Soc. B* 374: 20190013. [URL: https://www.researchgate.net/publication/334747630_Towards_a_predictive_conservation_biology_the_devil_is_in_the_behaviour]

Traill, L. W., C.J.A. Bradshaw & B. W. Brook, 2007. Minimum viable population size: A meta-analysis of 30 years of published estimates. *Biological Conservation* 139(1–2):159–166. [URL: https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0006320707002534]

Wright, S. 1931. Evolution in Mendelian Populations. *Genetics* 16: 97–159.