UPPSALA
UNIVERSITET

Inaveln i den Skandinaviska vargpopulationen

Linn Lindström

Independent Project in Biology
Självständigt arbete i biologi, 15 hp, vårterminen 2015
Institutionen för biologisk grundutbildning, Uppsala universitet

Inaveln i den Skandinaviska vargpopulationen

Linn Lindström

Självständigt arbete i biologi 2015

Sammandrag

En population vilken utsätts för en abrupt och skarp reduktion av antal individer går igenom en så kallad flaskhalseffekt. Detta leder till en stor förlust av genetisk variation och därmed en reducerad fitness för populationen. Låg genvariation i små populationer tenderar ofta att leda till inavel. Utrotningskampanjer och den aktiva jakten på varg världen över har lett till att vargpopulationer under åren delats upp och minskat drastiskt i antal. Den Skandinaviska vargpopulationen ansågs under 1960-talets mitt vara utrotad. Under tidigt 1980-tal återkoloniserade vargen södra Sverige och dagens population härstammar från endast tre individer. Den genetiskt smala grunden och bristen på immigrerande individer från den grannliggande finsk/ryska populationen har resulterat i att individerna i den Skandinaviska vargpopulationen idag har en genomsnittlig inavelskoefficient på 0.25, en nivå vilken motsvarar att två helsyskon skulle få en avkomma. Inaveln korrelerar negativt med populationens reproduktiva framgångar vilket visar sig genom bland annat minskande kullstorlekar och en rad olika inavelsdepressioner. Sverige jobbar aktivt med att försöka stärka populationen genetiskt. Stor vikt ligger på att försöka underlätta naturlig migration för vargar från den finsk/ryska populationen ner till den Skandinaviska i södra Sverige. Idag är bland annat rennäringen ett stort hinder för de immigrerande individerna.

Ordlista

Mikrosatellit – DNA-segment vilka består av 1-6 baspar (bp) och repeteras i upprepad följd. Mikrosatellitanalys används ofta för att studera genetisk variation.
Kryptorkism – missbildning vilken medför att endast en eller ingen av testiklarna faller ner i scrotum.
LSTV (Lumbosacral transitional vertebrae) – Den lumbosacrala regionen av ryggraden är den beståendes av de fem nedre ryggkotorna, länd- och korsrygg.
LD (Linkage disequilibrium) – Den icke randomiserade associationen mellan två eller flera alleler på samma kromosom. Vissa kombinationer av alleler är mer sannolikt att uppstå tillsammans på en kromosom än andra kombinatione av alleler. Ett högt LD indikerar att generna sitter nära varandra och sannolikheten för att dessa nedärvs tillsammans är då större.

Inledning

När en population utsätts för en abrupt och skarp reduktion av antal individer brukar man prata om en så kallas flaskhalseffekt. Detta kan ske vid till exempel naturkatastrofer, stora skogsbränder eller vid olika sorters antropogen påverkan, exempelvis utrotning genom jakt. En flaskhalseffekt leder inte sällan till en stor förlust av genetisk variation i den drabbade populationen. En följd av detta blir en reducerad fitness (Flagstad *et al.* 2003) för individerna i denna och den låga variationen av gener tenderar ofta till att i små populationer leda till inavel (Hedrick *et al.* 2014). Nivån av genflöde i vilda populationer influeras ofta av just människoorsakade faktorer. Vargen rör sig över vida områden, håller stora revir och lever i komplexa sociala strukturer. Deras rörelsemönster och naturliga beteenden störs bland annat då de blir geografiskt begränsade och undanträngda från

människodominerade områden (Jansson *et al.* 2012).
Forskning inom konservationsgenetiken är idag av stor vikt, då många arter hamnat på kanten till utrotning. För att kunna rädda en art är det viktigt att kunna förstå hur dess genetik fungerar och hur individerna inom arten lever. Populationer vilka utsatts för och gått igenom en flaskhalseffekt studeras ofta i konservationsgenetiska syften. En väl studerad art inom detta område är gråvargen (*Canis lupus*) (Hagenblad *et al.* 2009).

Denna text kommer främst att fokusera på den Skandinaviska vargpopulationen och problematiken kring det faktum att den idag är inavlad samt vilka följder inaveln gett och hur detta påverkar individerna i populationen. Texten kommer även beröra det arbete som pågår för att stärka populationen genetiskt och svårigheterna kring detta.

Gråvarg i världen
Vargar är toppredatorer och de spelar en viktig roll i upprätthållandet av strukturer och funktioner i det naturliga ekosystemet. Bland annat bidrar de till att upprätthålla positiva kaskadeffekter på dynamiken i klövdjur-växtsamhällen och tätheten av mindre rovdjur (Randi 2011). Gråvargen var en gång vitt spridd över Nordamerika, Europa och Asien (Vilá *et al.* 1999). Utrotningskampanjer och den aktiva jakten på varg världen över har lett till att vargpopulationer under åren delats upp och minskat drastiskt i antal (Vilá *et al.* 2003). De överlevande populationerna lever idag på många håll geografiskt och genetiskt isolerade från varandra (Vilá *et al.* 1999). Världspopulationen låg år 2009 mellan 150000–200000 individer (Thoresen *et al.* 2009). I flera länder är arten idag klassad som utrotningshotad och år 2013 uppskattades antalet individer i Europa till cirka 18000–20000 stycken (Randi 2011).

Den Skandinaviska vargpopulationen
Den skandinaviska vargpopulationen består av gråvarg och är gränsöverskridande mellan Sverige och Norge. I Sverige är vargen en skyddad art och tillhör statens vilt. Arter på denna lista måste enligt lag, om de påträffas skadade eller döda, rapporteras och överlämnas till staten. Detta bland annat för att man ska stärka vetenskapen kring dessa arter (Naturvårdsverket 2014a). Alla döda vargar i Sverige ska genomgå obduktion på Statens veterinärmedicinska anstalt (SVA). Efter detta sänds de till Svenska naturhistoriska museet, där de förvaras (Räikkönen *et al.* 2013). Sedan 1980 har man med hjälp av snöspårning och radiosändare övervakat vargarna i Skandinavien (Wabakken *et al.* 2001). Demografin (populationens fördelning, storlek och sammansättning) rapporteras årligen av de Svenska och Norska naturskyddsföreningarna (Vilá *et al.* 2003). I och med detta finns idag ett bra underlag för studier på populationen och en god förståelse för hur den Skandinaviska vargpopulationen och dess genetik utvecklats under åren.

Populationens genetiska historia
Historiskt var vargen mycket vanlig i Skandinavien men den höga jakten på varg ledde till att populationsstorleken sjönk drastiskt (Flagstad *et al.* 2003). Under 1800-talet sköts hundratals vargar årligen i Skandinavien (Vilá *et al*. 2003). År 1940 bestod populationen av mindre än 40 individer (Ellegren *et al.* 1996) och skottpeng på varg existerade ända in på mitten av 1960-talet (Wabakken *et al.* 2001). Vid denna tid förklarade man den Skandinaviska vargen så gott som utrotad (Wabakken *et al.* 2001; Thoresen *et al.*2009). Så sent som år 1966 införde

Sverige lag på att skydda arten. Då fanns endast cirka 10 individer kvar i de nordligare delarna av Sverige (Ellegren *et al.* 1996). År 1972 införde även Norge lag på att skydda arten (Räikkönen *et al.* 2006).

År 1977 immigrerade ett par stycken vargar in, troligen från den finsk/ryska populationen, till de nordliga delarna av Sverige och fick 1978 en kull där. Tre av vargarna från denna flock sköts och efter detta observerades inga vargar i dessa områden på flera år. Under tidigt 1980-tal återkoloniserade vargen södra Skandinavien (Thoresen *et al.*2009) då ett par vargar rapporterades ha sets i Värmland och i närliggande delar av Norge (Ellegren *et al.* 1996). Folk började genast spekulera i att vargarna skulle ha kommit från Svenska djurparker och att dessa placerats ut i smyg. Detta påstående kunde dock förkastas efter att Ellegren *et al*. (1996) i en studie konstaterade att de vilda vargarna inte härstammar från vargarna i fångenskap då dessa inte hade samma genetiska grund. År 1983 reproducerade sig ett vargpar (Nyskogaparet) i södra centrala Skandinaven, dessa två individer är de huvudsakliga grundarna till dagens Skandinaviska vargpopulation (Wabakken *et al.* 2001; Räikkönen *et al.* 2006; Hagenblad *et al.* 2009). År 1991 vandrade en hanne (Gillhovshanen) in från den finsk/ryska populationen. Denna hanne räknas ofta också som grundare av populationen och hans bidragande med nya gener resulterade i att populationen på riktigt började växa i antal och har sedan dess legat på en relativt stadig ökning (Wabakken *et al.* 2001). Under vintern 2003-2004 hade populationen nått en storlek på ungefär 100 individer (Räikkönen *et al.* 2006). Vintern 2007-2008 etablerade sig en immigrerande hanvarg (Galvenhanen) i Gävle län. Under åren 2008-2012 har han bidragit med fyra valpkullar. En tredje hanne (Kynnahanen) immigrerade in till Norge och har fått kullar där åren 2008-2010. Nyskoga-paret, Gillhovshanen, Galvenhanen och Kynnahanen (totalt fem individer) är idag de grundande individerna till hela den Skandinaviska vargpopulationen.

Den senaste tillkomsten av immigrerande vargar från den finsk/ryska populationen är det så kallade Tiveden-paret, ett vargpar vilket flyttats från renskötselområdet i Norrbottens län till gränsen mellan Örebro – och Västra Götalands län. Dessa fick i detta område en kull valpar våren 2013. Paret kan dock inte räknas som grundare av den Skandinaviska populationen då de ännu inte förökat sig med någon individ därifrån. Avkommorna från detta par är genetiskt viktiga då det framöver finns en stor chans att dessa bildar par med individer från den Skandinaviska populationen. Paret fick 2013 fem valpar (Svensson *et al.*2014), tre av dessa avlivades under våren och sommaren 2014 genom skyddsjakt (Naturvårdsverket 2014b).

Inventering av varg vintersäsongen 2013/2014

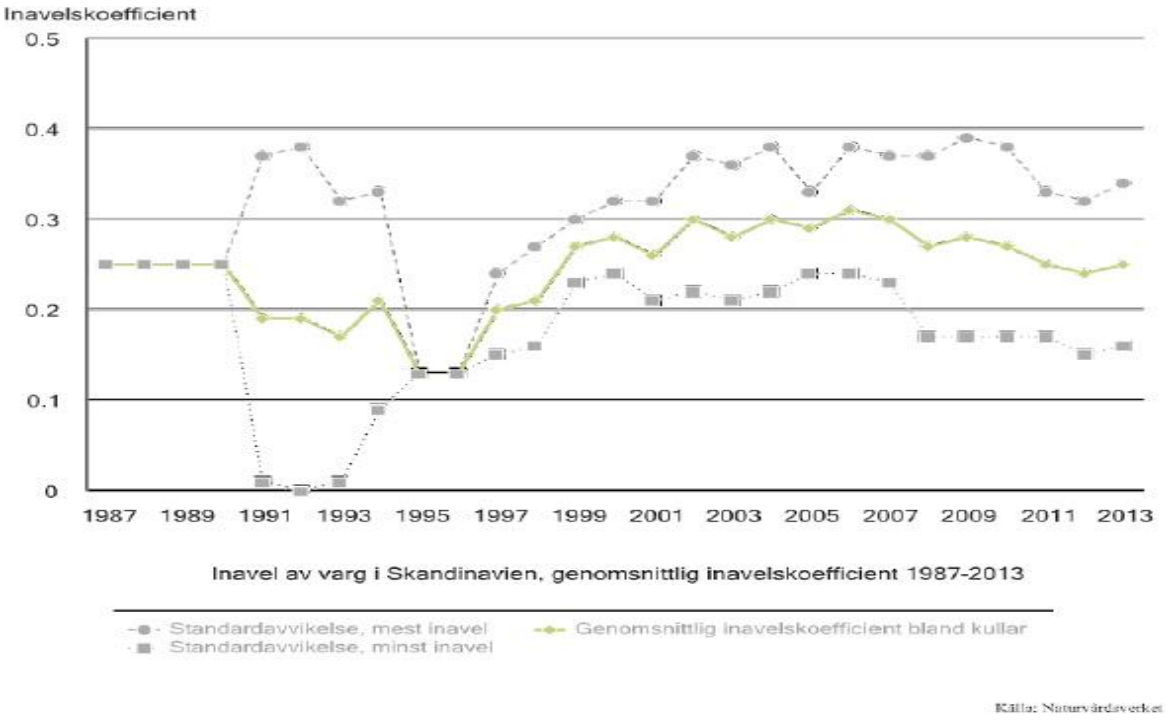
Enligt Naturvårdsverkets senaste inventeringsrapport består populationen idag av i genomsnitt 400 vargar (mellan 316 och 520 stycken). Av dessa beräknas i genomsnitt 370 individer finnas i Sverige, där cirka 50 stycken av dessa är gränsöverskridande. 320 individer rör sig endast i Sverige och cirka 30 vargar beräknas hålla till endast i Norge. Totalt dokumenterades 43 familjegrupper och 23-24 revirmarkerande par. Valpkullar kunde hittas i 38 av familjegrupperna och under våren 2013 föddes totalt 40 valpkullar. Under åren 1998-2014 har stammen ökat från totalt 10 till 66-67 familjegrupper och par, och antal födda valpkullar har ökat från 6 till 49 stycken (Svensson *et al.* 2014). Noteras bör dock att efter denna inventering har licensjakt på varg genomförts i Sverige, vilket bidragit till att populationen reducerats i storlek. Regeringen har föreskrivit att den svenska stammen ska hållas på 210 individer tills det genetiska läget förbättrats.

Den Skandinaviska vargpopulationen lider av inavel

Den Skandinaviska vargpopulationen är i genetisk fara då den i stor utsträckning saknar tillkomst av nya gener från immigrerande individer från andra populationer. Sedan populationen grundades 1983 har alla utom sex föräldrapar varit besläktade (Svensson *et al.* 2014). Många vargar födda efter 1997 har inavelskoefficienter nära eller högre än 0.25 (Figur 1). Denna nivå motsvarar att två helsyskon skulle få avkomma med varandra (Liberg *et al.* 2005; Räikkönen *et al.* 2013).

Inaveln korrelerar negativt med populationens reproduktiva framgångar och har visat sig ha en skadlig effekt på populationens fitness. Detta visar sig bland annat genom inavelsdepression och kullstorlekar som minskar med ökande inavelskoefficient (Hagenblad *et al.* 2001; Liberg *et al.* 2005). Inaveln har även påverkat överlevnaden av juvenila individer (Liberg *et al.* 2005). Medfödda missbildningar har påvisat sig vara mer vanligt förekommande i dagens Skandinaviska population jämfört med den historiska Skandinaviska populationen och även i förhållande till den finsk/ryska populationen (Räikkönen *et al.* 2006). Förekomsten av anomalier ökade från 13 % år 1978 till 40 % år 2010 (Räikkönen *et al.* 2013).

I och med att populationen härstammar från så pass få urindivider har populationen en låg genetisk variation, lägre än grannpopulationen i Finland och Ryssland (Vilá *et al.* 2003; Räikkönen *et al.* 2006). I en liten population ökar svårigheterna att rensa ut skadade alleler. Effekten av selektion kommer att motverkas av genetisk drift, vilket kan ge en reducerad fitness (Hagenblad *et al.* 2009). Liberg *et al.* (2005) kallade den föregående populationen (innan ankomst av den immigrerande hannen 1991) för en starkt inavlad familj, snarare än en population.



Figur 1. Inavelskoefficient för vargar i den Skandinaviska populationen födda mellan 1987 och 2013. Runda gråa markörer visar övre standardavvikelse (högst inavel), fyrkantiga gråa markörer visar undre

standarsavvikelse (lägst inavel) och grön mittre markör visar genomsnittlig inavelskoefficient bland kullar. Källa: Naturvårdsverket. http:/www.naturvardsverket.se/Sa-mar-miljon/Statistik-A-O/Varg-inavel-/.

Genetiska studier på populationen

Defekter på grund av inavel kan vara svåra att detektera i vilda populationer (Räikkönen *et al.* 2006). I och med den noggranna övervakningen på vargpopulationen och insamling av material från denna sedan dess härkomst år 1983 så finns dock ett bra underlag för genetiska studier på denna vilda population (Vilá *et al.* 2003). Utefter ekologisk fältdata och olika DNA-tekniker sammansatte Liberg *et al.* (2005) ett komplett släktträd över den Skandinaviska vargpopulationen. Med hjälp av detta har man bland annat kunnat räkna ut populationens inavelskoefficient, vilket är en form av mått utefter vilket man kan uppskatta hur hög graden inavel är i en viss given grupp. I dagsläget ligger denna koefficient på cirka 0.25, vilket är en inavelsnivå som motsvarar att två fullsyskon skulle få barn med varandra (Räikkönen *et al.* 2013). Detta är dock en förbättring från tidigare nivåer, år 2006 låg inavelsnivån på cirka 0.31 (Naturvårdsverket 2014b).

Genetiska verktyg

De verktyg som används vid genetiska studier på populationen är bland annat mitokondrie-DNA (mtDNA), faderliga (Y-kromosomalt), moderliga (X-kromosomalt)- och autosomala mikrosatelliter. Genom att spåra nedärvda DNA-markörer har genetiska förändringar med tiden kunnat följas i individerna. Populationens härstamning har med hjälp av olika genetiska verktyg varit möjlig att spåra (Vilá *et al.* 2003) genom bland annat insamlat material från museer. Dagens tekniker tillåter att detta gamla material kan åldersbestämmas, oftast utifrån tänder, och DNA har utvunnits från bland annat muskelvävnad (Liberg *et al.* 2005). Utifrån analyser av mitokondrie – och Y-kromosommarkörer på DNA från individer födda innan 1991 har det fastställts att populationen härstammar från det ensamma paret från 1980 och att detta mest troligt härrör från den grannliggande finsk/ryska populationen.

Våra familjehundar (*Canis familiaris*) är en domesticerad underart av vargen. Hundens genom är väl sekvenserat och detta har man kunnat utnyttja och använda sig av som hjälpmedel i genetiska studier på varg (Hagenblad *et al.* 2009).

Linkage disequilibrium

Nivån av Linkage disequilibrium (LD) mellan locin förväntas öka vid inavel. Då många hunddjurs autosomer är mindre än 50 miljoner baspar (Mb) i storlek skulle LD i vissa fall kunna sträck sig över hela kromosomer. LD var framförallt omfattande på X-kromosomen. Liknande observationer har gjorts hos människor och nötkreatur. (Hagenblad *et al.* 2009).

Resesiva skadade alleler har varit en viktig orsak till inavelsdepressionen i den skandinaviska vargpopulationen. LD tros vara orsaken till heterozygos-fitnesskorrelation observerade i förmodade neutrala markörer i vissa arter. Vissa DNA-regioner visade särskilt starka signaler av riktad selektion och särskilt intressant var kromosom 23. Där visade alla utom två loci en substansminskning av heterozygositet. Kromosomalt LD för denna var även högt och F_{st} värdet på denna kromosom var bland de högst observerade (Hagenblad *et al.* 2009). I denna kromosomregion döljer sig även det loci vart heterozygositet hade den starkaste effekten på

sannolikheten för reproduktion (Bensch *et al.* 2006).

Släktforskning

Slutsatsen att endast två individer är grundare till dagens population har fastställts genom genetiska studier (Vilá *et al.* 2003). Tester visar att alla vargar födda före 1991 bär på samma mtDNA-haplotyp (grupp gener som ligger intill varandra och nedärvs) och de sex hanarna som finns från denna period har samma Y-kromosomhaplotyp (Sundqvist *et al.* 2001). Hos individer födda år 1991 har man upptäckt tillkomst av en ny Y-kromosomhaplotyp och senare ytterligare nytt DNA från en immigrerande hanne (Sundqvist *et al.* 2001; Vilá *et al.* 2003). Genetiska tester på autosomala mikrosatelitlocin har visat att dagens skandinaviska populationen, den historiska Skandinaviska populationen (1892-1965), den östliga (finsk/ryska) populationen och hundar är signifikant olika från varandra. Dagens skandinaviska vargpopulation uppvisar den lägsta genetiska variationen av dessa (Vilá *et al.* 2003).

Honan vilken grundade populationen 1983, sköts 1985 (Liberg *et al.* 2005). Genotypen hos vissa avkommor mellan 1985-1990 uppvisar ingen tillkomst av nya alleler och är oförenlig med de från den grundande hannen. Från detta kan man dra slutsatsen att avkomman är resultat av att syskon parat sig med varandra (Räikkönen *et al.* 2006). En skarp nedgång i den individuella heterozygositeten som följd av inaveln har observerats hos individer från 1980-talet (Vilá *et al.* 2003).

I kontrast till den homogena alleluppsättningen hos vargar från 1980-talet dök plötsligt 10 nya alleler över 19 locin upp hos en grupp vargar födda under1991-1992. Dessa sex syskon, alla hannar, bar även en ny Y-kromosomhaplotyp. Detta innebär att en ny hanne måste vara pappa till dessa. Denna hannes genotyp jämfördes med den finsk/ryska populationen och visade på att han måste ha immigrerat därifrån. Ankomsten av denna nya hanne ledde till att den individuella heterozygositeten ökade från ett medel på 0.49 hos åtta individer födda mellan 1985-1990 till ett medel på 0.62 hos sexton individer födda 1991-1995. Ökningen i heterozygositet kan kopplas direkt till immigranten, då alla vargar födda efter 1993 bär åtminstone en av hans alleler. Ankomsten av den immigrerande hanvargen kan ha gett möjligheten att undvika inavel, minskat risken för inavelsdepression och triggat tillväxt av populationen (Vilá *et al.* 2003).

Inaveln medför inavelsdepression

Medfödda hjärtdefekter, kryptorkism, missbildningar i ryggrad och felbett är några av de inavelsdepressioner som populationen lider av. År 1999 stötte man på en 7 år gammal alfahanne med förlamade bakben. Förlamningen berodde på att hannen hade en missbildad bröstrygg vilket orsakade skolios (Räikkönen *et al.* 2006). Höga urinkoncentrationer hos den frilevande populationen jämfört med den i fångenskap påträffades under en studie av Thoresen *et al.* (2009) på den skandinaviska populationen. Detta skulle kunna bero på problem med njurar men orsaken är ännu ej definierad (Thoresen *et al.* 2009).

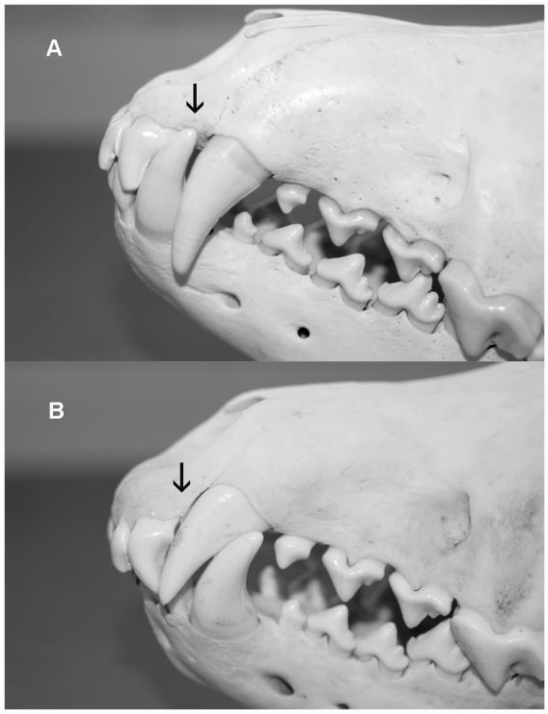
Skelettala missbildningar
I en studie av Räikkönen et al. (2013) där man undersökte olika medfödda missbildningar hos vargar från den skandinaviska populationen (studien gjordes på 171 skandinaviska vargar födda mellan 1978-2010) fann man att 17 % (29 stycken) av de 171 undersökta vargarna hade någon form av defekt på ryggraden. Fyra av dessa vargar hade dessutom andra defekter. Den vanligast förekommande medfödda defekten var lumbosacral transitional vertebrae (Räikkönen *et al.* 2006) vilket är en vanligt förekommande medfödd missbildning på ryggraden hos hundar (Fialová *et al.* 2014). Den historiska vargpopulationen är obesläktad med dagens vargpopulation (vargar födda efter 1983) och även med vargar från Finland (Vilá *et al.* 2003). Defekter på ryggrad har hittats i alla tre populationerna (Räikkönen *et al.* 2006). Man kan alltså inte dra några slutsatser om att inaveln skulle vara den enda orsaken till dessa defekter. Däremot är frekvensen av LSTV mycket högre i dagens skandinaviska population än i den finska, 10.2% jämfört med 1.3%, och inga sådana defekter har hittats i den historiska populationen (Räikkönen *et al.* 2006). Individer med bland annat drag av asymmetriska sekundära benförändringar och bäckenskevhet har även hittats. Alla defekter medför dock inte problem för den drabbade individen, medfödda missbildningar vilka troligen inte gett några negativa effekter har påträffats. LSTV kan bland annat i vissa fall vara av god art. Det är inte känt hur de lumbosacrala missbildningarna påverkade individerna som undersökts eftersom de tagits från museer. Däremot uppvisade de flesta vargar i studien med LSTV associerade förändringar på korsben, assymmetri i ryggrad och/eller smala, trånga ryggmärgskanaler och utifrån vad man vet från studier på hundar med samma defekter, är man ganska säker på att LSTV påverkar individens livsduglighet. En väl fungerande flexibilitet och fysik är viktig för vilt levande vargar och naturliga aktiviteter som att springa eller hoppa kan öka instabiliteten i ett skevt och skadat skelett vilket kan medföra ökad smärta för individen (Räikkönen *et al.* 2006).

Kryptorkism samt hjärt- och njurproblem
I en annan studie av Räikkönen *et al.* (2013) fann man att 13 av de 146 vargar, vilkas organ obducerats, hade defekter. Fem stycken hade defekter på njurar, två stycken hade hjärtproblem och åtta stycken hade kryptorkism. En av vargarna vet man dog på grund av hjärtfel. Två individer hade bilateral kryptorkism, vilket innebär att ingen av testiklarna har fallit ner i scrotum. På de andra individerna hade endast en av testiklarna fallit ner, unilateral kryptorkism (Räikkönen *et al.* 2013). Bilateral kryptorkism leder oftast till sterilitet på grund av termal suppression av spermatogenesen. Spermieutvecklingen kan alltså inte ske normalt på grund av för hög temperatur. Individer med unilateral kryptorkism är oftast fertila. Däremot lider de ofta av nedsatt spermakoncentration, sänkt könsdrift och låg sädkvalité. Individen har även en ökad risk för att utveckla infektioner och följdsjukdomar på grund av kryptorkismen, bland annat neoplasi (onormal cellfördelning vilken leder till uppkomst av tumörer) i den testikel vilken inte ramlat ner i scrotum (Burton & Ramsey 1986).

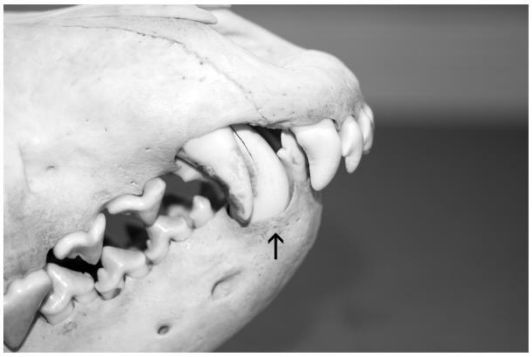
Dentala defekter
Bland de 131 vargar man undersökte tänderna på i studien av Räikkönen et al. (2013) hade 16 % (21stycken) någon form av dental defekt och arton stycken (13.7%) hade någon form av bettanomali (felställning av tänder) (figur 1). Några av de olika tand- och bettproblem som påträffades var nivåbett (levelbite), framtands-korsbett (anterior crossbite), traumatisk tand mot tand-anomali (traumatic tooth-to-tooth malocclution) och överbett (overshot) (figur 2).

Vissa av dessa defekter är direkt skadliga och leder inte sällan till förslitning av tänderna, och då ofta på hörntänderna (Räikkönen *et al.* 2013).

- *Levelbite* – då övre och undre framtand möts topp mot topp. Kan förorsaka allvarlig förslitning.
- *Anterior crossbite* – när en eller flera av underkäkens framtänder är positionerade labialt (läpprelaterat) mot övre käkens framtänder.
- *Traumatic tooth-to-tooth malocclution* (vanligast förekomande) – en mild felställning av tänderna. Resulterar i måttlig till svår förslitning av hörn/huggtänder.
- *Overshot* – när överkäken är för lång eller underkäken för kort.



Figur 1. Normalt bett i jämförelse med bettanomali. Vid normalt bett (A) passar undre huggtand in mellan övre käkens tredje framtand och huggtand. Vargen med bettanomali (B) har en framskjuten övre huggtand vilket resulterat i överbett och gomrelaterad trauma. Detta i sin tur har lett till skada på tandrothinnan.
Foto: J. Räikkönen
doi:10.1371/journal.pone.0067218.g001



Figur 2. Varg med markant överbett. På grund av felbettet orsakar undre käkens huggtand gomrelaterad trauma intill övre käkens huggtand. Foto: J. Räikkönen.
doi:10.1371/journal.pone.0067218.g002

Immunoglobulin A–brist (IgAD)

Immunoglobulin A (IgA) har en betydande roll i det immunförsvarsystem vilket finns främst i slemmembran i luftvägar och även intestinalt (inälvor) (Yel 2010). Många djur med låg serumkoncentration av IgA uppvisar inga kliniska symptom på grund av detta. Däremot har IgAD hos hundar associerats med hud- och inälvsinfektioner (Frankowiack et al.2013). Hos de människor vilka har IgAD, lider 30 % av återkommande infektioner i slemmembran (Frankowiack et al. 2015).

I en studie av Frankowiack et al. (2013) fann de att vargarna i den Skandinaviska populationen hade en mycket lägre koncentration av IgA i blodet jämfört med hundar. Medelvärdet för varg var 0.05 g/L (±0.12 g/L) medan medel för hundar låg på 0.30 g/L (±0.40 g/L). Prover togs från både vilda vargar och vargar i fångenskap, ingen skillnad mellan dessa påvisades. Frankowiack et al. (2015) utförde ännu en IgAD-studie, denna gång jämfördes IgA-koncentrationen hos vargar i den Skandinaviska- och den Kanadensiska populationen. Detta för att undersöka om den låga IgA-koncentrationen man tidigare upptäckt hos de Skandinaviska vargarna skulle kunna bero på den låga populationsstorleken och i så fall vara en effekt av inaveln. De fann att vargarna i den Skandinaviska populationen hade signifikant lägre ”serum IgA koncentration” än vargarna i den Kanadensiska populationen. Medianen för skandinaviska vargar låg på 0.054g/l medan medianen för de kanadensiska vargarna låg på 0.18g/l. Andelen vargar i populationen vilka hade lågt värde var även mycket högre i den Skandinaviska populationen än den Kanadensiska. Ca 70 % av individerna i den Skandinaviska jämfört med 14 % i den Kanadensiska låg på en koncentration under 0.1 g/l (Frankowiack *et al.* 2015).

Utifrån vad man vet om de möjliga konsekvenser IgAD kan ge, från studier på människa och hund, så är det möjligt att den låga IgA-koncentrationen hos Skandinaviska vargar påverkar deras hälsa och fitness negativt (Frankowiack *et al.* 2015).

Dödsorsaker, övriga hot mot vargpopulationen

Livet som varg är allt annat än säkert, hoten där ute är många. Ett flertal individer faller offer för trafiken och ett relativt stort bortfall sker genom jakt på vargen. Jakten sker till viss del i form av tjuvskytte men också genom laglig jakt (licens- och skyddsjakt), bland annat för att minska skada på tamboskap. Ett annat hot mot populationen är skabb (Sarcoptic mange). Skabb är en högt smittsamt kvalsterinfektion och kan ge seriösa problem för hotade arter vilka förekommer i små populationer (Wabakken *et al.* 2001). Trots illegal tjuvjakt på varg och en genetisk försämring så ökade antalet individer i populationen mellan 1980 och 2010 (Wabakken *et al.* 2010). År 2009 hade populationen ökat till 210 individer. Detta var ett av regeringens mål för populationen till år 2012 (Räikkönen *et al.* 2013).

Hållbar populationsstorlek

Inom konservationsgenetiken är det viktigt att förstå sambandet mellan inavel och en effektiv populationsstorlek. Inavelsdepression kan under en kort tid orsaka fitnessnedgång, vilken för en liten population kan vara ett direkt hot mot deras överlevnad. Låg genetisk variation förutsäger även hot mot den evolutionära dynamiken hos små populationer. Partnerval och inavelsundvikande mekanismer är i vissa fall inte möjliga i små populationer. Detta på grund av selektion för heterozygositet. En mycket viktig, men ännu olöst fråga är om selektion sker för att upprätthålla heterozygositet i små populationer (Randi 2011). Vargar vandrar långa sträckor, utanför det territorium där de föddes för att hitta en framtida partner att bilda par med (Randi 2011). I Skandinavien har vargarnas utbredningsområde begränsats av oss människor till ett, jämfört med historien, litet levnadsområde. Detta leder till att sannolikheten för att släktingar stöter på varandra är relativt stor, ett problem som inte finns i lika stor utsträckning i större populationer med stora levnadsområden (Geffen *et al.* 2011).

Inavelsundvikande mekanismer
Skadliga effekter av inavel är väl kända bland djur i fångenskap. Däremot är det mindre känt hur det fungerar bland djur i det vilda. Många arter har beteendemekanismer för att undvika inavel (Pusey & Wolf 1996) medans vissa arter inte verkar ha några sådana. Vidare finns arter vilka inte verkar ta skada av inaveln, de uppvisar inga direkta tecken på detta (Geffen *et al.* 2011). Studier på en rad olika arter har visat att nära släktingar ofta är oattraktiva som partner och att individerna väljer bort syskon, kullkamrater eller individer från samma bo som förökningspartner. I familjegrupper hos vissa arter undviks inavel genom fördröjd mognad i närvaro av föräldrarna (Pusey & Wolf 1996).

Individer vilka lever i familjegrupper i mer stabila habitat där sannolikheten för att stöta på sina syskon eller andra släktingar i vuxen ålder är stor, verkar ha en bättre utvecklad förmåga att känna igen och välja bort dessa som partner. Hos vissa arter vilka lever på detta sätt skulle förekomsten av mekanismer för att känna igen fenotypiska karaktärsdrag kunna tänkas vara möjliga (Pusey & Wolf 1996). Vidare finns en idé om att sannolikheten för att stöta på en släkting och populationens sociala organisation skulle kunna förklara bristen på undvikande av inavel i vissa arter. Vargen fanns förr i stor utbredning över Europa. I en stor population är sannolikheten för att stöta på en släkting utanför sin flock inte särskilt stor. Så länge individerna då undviker att bilda par med en flockmedlem så är chansen för inavel relativt liten. Detta gör också att selektiviteten (den selektiva kraften) mot inavel är svag. Konsekvenserna av inavel påverkar då även bara en liten del av populationen. Vargarna utesluter att välja en partner bland individerna i samma flock och väljer hellre en partner utanför flocken. I små populationer är risken relativt stor att även utanför sin egen flock stöta på en släkting, men individen väljer då hellre att bilda par med denna. Att individerna inte helt undviker att para sig med släktingar skulle kunna bero på att det evolutionärt inte gått tillräckligt lång tid för att de genetiskt ska selektera mot inavel. Detta är mekanismer som kan växa fram i en population med tiden (Geffen *et al.* 2011). Genom tester på individer i den Skandinaviska populationen födda efter 1996 har man dock kunnat se en tendens till att vargarna verkar undvika att para sig med nära besläktade individer (outbreeding). Sådana mekanismer tros ha kunnat bidra till den mycket låga populationstillväxten i den Skandinaviska populationen före år 1991 (Vilá et al. 2003).

En populations effektiva storlek (N_e)
Den Skandinaviska populationens genetiskt effektiva storlek har räknats till att vara ungefär 0.2 gånger (20 %) den faktiska storleken (Laikre *et al.* 2012). Den Skandinaviska populationen har signifikant lägre genetisk variation än den fink/ryska populationen (Vilá *et al.* 2003) och en inavelsnivå som motsvarar att två fullsyskon skulle få barn med varandra (Räikkönen *et al.* 2013). Varje individ i en hotad population är genetiskt viktig för populationens överlevnad (Räikkönen *et al.* 2006). En subpopulations effektiva storlek kan bli mycket liten då naturlig migration mellan populationer är låg (Jansson *et al.* 2012). Enligt Liberg *et al.* (2006) är den Skandinaviska halvön sannolikt för liten för att ensam hålla en livskraftig vargstam på lång sikt.

Som situationen ser ut idag; med höga inavelsnivåer, en mycket smal genetisk grund och ett genetiskt isolerat tillstånd, kan läget för populationen i det långa loppet knappast klassas som varken gynnsamt eller livskraftigt enligt Laikre *et al.*(2012). Vidare anser Laikre *et al.* (2012)

att för att uppnå en gynnsam bevarandestatus för vargarna i Sverige bör målet vara att nå en inavelsnivå på under 0.1 och att den genetiskt effektiva storleken för den Skandinaviska, finska och fyska populationen tillsammans bör ligga på 500-1000 individer. Denna genetiskt effektiva storlek (N_e) skulle motsvara en faktisk storlek (N_c) på 2500-5000 individer då Ne, som tidigare nämnts, är beräknad till att vara cirka 20 % av N_c (Laikre *et al.* 2012).

Den immigrerande hannen från öst

Ankomsten av den immigrerande hannen runt 1990 från den finsk/ryska vargpopulationen blev en genetisk räddning för den Skandinaviska populationen. Det bidrog med nya alleler och förhindrade temporärt framtida inavel (Hagenblad et al. 2009). Unga individer hade plötsligt en chans att hitta en parningspartner utanför familjen. Detta gjorde att populationen började växa (Liberg *et al.* 2005).

I genetiska analyser på individer vilka nedärvt respektive inte nedärvt gener från den immigrerande hannen såg man att de som inte nedärvt, över tid hade ett mer markant avtagande i heterozygositet. Hos individer vilka föddes under 1980-talet (innan immigrantens ankomst) sjönk heterozygositeten från nära 64 till 45 %, jämfört med individer födda efter immigrantens ankomst då man kan se ett genomsnittligt avtagande från cirka 60 till 55 % i heterozygositet. (Hagenblad *et al.* 2009)

Arbetet med att stärka vargpopulationen genetiskt

Vikten av att säkerställa genflödet för att stöda en livskraftig vargpopulation har noterats flertalet gånger (Sundqvist *et al.* 2001; Vilá *et al.* 2003; Flagstad *et al.* 2003; Liberg *et al.* 2005). Varje individ i en hotad population är genetiskt viktig för populationens överlevnad (Räikkönen *et al.* 2006). Olika former av medfödda defekter av olika slag har påträffats hos individer i populationen. För att motverka en möjlig manifestation av hög frekvens av skadliga egenskaper så är det livsviktigt för populationen att få tillskott av immigranter från den fink/ryska populationen (Räikkönen *et al.* 2006).

Endast tre immigranter har framgångsrikt beblandat sig (fört sina gener vidare) med den skandinaviska populationen under de senaste tre decennierna (Vila et al. 2003; Wabakken et al. 2010 statusrapport 2009-2010 till viltskadecenter). En stor anledning till att så pass få immigranter lyckats bidra med genetiskt material till den Skandinaviska populationen är det stora avståndet mellan dessa. Distansen till den grannliggande finsk/ryska populationen är ungefär 800 km (Liberg *et al.* 2006). Detta avstånd hade nödvändigtvis inte behövt vara ett problem om det inte vore för att vargarna måste passera rennäringen i norra Sverige och att dessa ständigt kommer i konflikt med varandra (Flagstad *et al.* 2003). Om immigranten lyckas ta sig förbi detta hinder så kommer ett tredje problem, att denne även måste stöta på en duglig partner att bilda par med innan den kan reprodusera sig och bidra med nya gener till populationen (Räikkönen *et al.* 2006). En möjlighet för vargen är att under vintern vandra över östersjön, men detta kräver en tillräckligt kall vinter för att isen ska lägga sig, vilket sker mycket sällan (Wabakken *et al.* 2001).

Naturvårdsverket har fått i uppdrag från Regeringen att i sammarbete med ett flertal andra myndigheter samt berörda organisationer och länsstyrelser jobba med att förstärka den Svenska vargstammen genetiskt. De främsta åtgärderna som arbetet innefattar är att hjälpa

immigrerande vargar att ta sig ner till södra Sverige där den Skandinaviska populationen lever och att plantera ut valpar från djurparker till vilda vargars lyor. Myndigheterna jobbar med att stärka sammarbetet med Finland och Ryssland, främst för att underlätta naturlig invandring av varg från den finsk/ryska populationen. En dialog med Sametinget och rennäringens företrädare har även inletts (Naturvårdsverket & Statens jordbruksverk 2014).

Vargpopulationen på Isle Royale – en högt isolerad och inavlad population

Vargpopulationer jorden runt är på grund av mänsklig påverkan idag små och isolerade. Arten är dock idag skyddad i många länder och de senaste årtiondena har man jobbat med att stärka populationer genetiskt och forskat kring artens ekologi. Dock är tiden ur ett evolutionärt perspektiv väldigt kort och inte tillräcklig för att några säkra slutsatser om hur den genetiska återhämtningen fungerar och artar sig.

Exempel på andra drabbade populationer är bland annat den finska populationen som även den till viss grad är inavlad. Där låg populationens genomsnittliga inavelskoefficient på 0,108 år 2009 (Jansson *et al.* 2009). En annan väl studerad och högt inavlad population är den som lever på ön Isle Royal utanför Kanadas kustlinje. Populationen är i och med att den lever på en ö mycket isolerad. I populationen har såväl far-dotter, mor-son och syster-brorreproduktioner skett. Populationen kommer ursprungligen från fastlandet och härstammar från kring år 1950. På den tiden bildades ibland isbrorar mellan ön och fastlandet under vintrarna. Vargarna kunde då vandra över dessa broar. Fenomenet var mycket vanligare då än det är idag. På grund av klimatförändringarna sker detta mycket sällan nu för tiden.

År 1997 vandrade en hanne från fastlandet över isen till Isle Royal. Denna hanne spred snabbt sina gener i populationen och år 2008 bar 59.4% av individerna på hans gener. Ankomsten av hannens gener gav populationen en ökad fitness men på grund av andra miljöbetingelser så som en låg tillgång på föda (i detta fall älg) så ökade populationen inte särskilt i antal under dessa år. Denna hanne skulle kunna jämföras med den hanne som migrerade över till den Skandinaviska populationen från Finland år 1991 och blev en genetisk räddning för populationen.

År 2005 härstammade alla vargar i populationens från tre individer, den migrerande hannen från 1997 och två honor. Under de senaste åren har populationen sjunkit och år 2013 bestod den av endast åtta individer. År 2012 var första året sedan 1971 som man inte observerade någon reproduktion och hälften av individerna var helsyskon. År 2003 började inavelskoefficienten stiga och nådde ett maxmedel på 0,230 år 2009. Senare har denna siffra sjunkit till 0,140 år 2013. Orsaken till detta är bland annat få avkommor och kort livslängd hos individer. Nio individer med höga inavelsnivåer (cirka 0,375) dog under perioden, dessa individer hade en medellivslängd på endast 2.33 år (Hedrick *et al.* 2014).

Diskussion

Jakt på varg

Svenska regeringen beslutade om att jakt på varg skulle ske under vintern år 2010. I PM:et för propositionen nämner de att man ska reglera populationens tillväxt genom begränsad

licensjakt och skyddsjakt på skadegörande individer. Detta för att inte populationen ska stiga över ett antal på 210 individer. Populationen skulle hållas på denna nivå på grund av dagens problem med inavel. Istället för att bygga vidare populationen på den smala genetiska grund som nu föreligger vill man se en genetisk förstärkning innan populationen ska tillåtas växa ytterligare. Beslutet om detta var starkt influerat av värdet för framtida tolerans från boskapsägare och andra grupper som drabbas av vargen. De vill förmedla en trovärdig rovdjurspolitik där man vill ”nå ett brett stöd för rovdjurspolitiken och skapa långsiktigt goda förutsättningar för samexistens mellan människor och rovdjur.”
Under jakten på varg sköts slumpmässiga vargar inom vissa bestämda jaktområden. Endast ett fåtal vargar skyddades på grund av att de var genetiskt viktiga. Ska man ha jakt på varg för att genetiskt stärka populationen så kanske man bör se till att skjuta de vargar vilka är mest inavlade och sjuka, de ”minst genetiskt viktiga”. Jag har svårt att se hur reduceringen av vargantalet annars ska kunna gynna populationen genetiskt. Som Räikkönen *et al.* (2006) nämner är varje individ i en hotad population genetiskt viktig för populationens överlevnad och risken för inavel är större i en mindre population (Bensch *et al.* 2006). Räikkönen *et al.* (2013) diskuterar vidare att en avskjutning av vargpopulationen, i dagens läge, för att begränsa dess storlek snarare motverkar bevarandemålet om att nå en hälsosam vargpopulation. Konservationsmålen bör grunda sig på populationens hälsa. I dagsläget ser man snarare till den sociala acceptansen för populationens utbredning och målet blir då snarare att undvika utrotning av populationen än att upprätthålla och återställande av dess hälsa. Idag jobbar populationens hälsotillstånd och den sociala acceptansen för populationen emot varandra.

Sverige blev draget inför EU-domstolen på grund av jakten då det är tal om att vi genom att godkänna jakt på en rödlistad art brutit mot EU-lag. Enligt Art- och habitatdirektivet, vilket Sverige bundit sig till genom medlemskap i EU och även införlivat i svensk lag, är vargen utpekad som hotad art. I och med detta kan inte Sverige förvalta vargstammen hur vi vill, till exempel inte ha licensjakt så länge man inte kan visa att vargstammen är på väg mot god genetisk status.

Konflikt mellan människa och varg
Konflikterna mellan människa och varg har varit ett stort problem för konservationen av de Skandinaviska vargarna. Framför allt beror konflikterna på att vargen dödar vår tamboskap, så som renar, får och tamhundar (oftast jakthundar) (Wabakken *et al.* 2001).
Immigrationen av vargar från den finsk/ryska populationen är begränsad på grund av att vargarna ständigt kommer i konflikt med den svenska rennäringen i norr (Kojola *et al.* 2009). Man har föreslagit ”människoassisterad” immigration som ett alternativ till naturlig immigration för att flytta vargar till de delar där den skandinaviska populationen håller till. Man gjorde ett försök med den så kallade Junselevargen, en hona som kommit i konflikt med rennäringen. Man har flyttat henne fyra gånger men hon har vandrat hem upp till norra Sverige igen alla gånger. Även ett par yngre individer har förflyttats från Norrbotten i norra Sverige 1200 km ner i landet. När rapporten skrevs 2013 var det oklart ifall dessa skulle lyckas bli genetiskt effektiva (Räikkönen *et al.* 2013).

Flytt och utsättning av varg
Innan en immigrerande varg får flyttas måste denna först vistas i Sverige minst sex månader, en så kallas karantänstid. Detta för att undvika smittorisker av framför allt rabies och

dvärgmask. Under denna tid hinner vargen ofta hamna i konflikt med rennäringen och avlivas genom skyddsjakt. Vid flytt av varg krävs även tillstånd från Uppsala Djurförsöksetiska nämnd eftersom Jordbruksverket bedömt att flytt av varg enligt djurskyddslagens är ett djurförsök. De flyttade vargarna får inte heller sättas ut vart som helst utan speciella utsättningsområden ska pekas ut av Länsstyrelserna. Markägare och jakträttshavare vilka äger marken på dessa områden måste lämna sitt medgivande för dessa utpekade områden. Detta innebär att varje jaktlag eller enskild jakträttshavare måste kontaktas innan en utsättning av vargen och att alla dessa ger sitt medgivande. Problematiken med detta är att enligt offentlighets- och sekretesslagen får man inte sekretessbelägga information om de enskilda personer som ger eller inte ger till medgivande om utsättning eller flytt av varg. Detta skapar problem då folk har blivit hotade i efterhand på grund av främst sitt medgivande (Naturvårdsverket & Statens jordbruksverk 2014).

Tack

Ett stort tack till min handledare Elena Jazin som genom hela arbetet bidragit med inspiration och gett vägledning. Stor uppskattning till mina två gruppmedlemmar och återkopplare, Simone Wanderoy och Alexander Bladh, som läst och gett värdefull feedback på min uppsats. Tack även till Per-Olof Nylander för hjälp med oklarheter rörande genetiken. Tack!

Referenser

Bensch S, Andrén H, Hansson B, Pedersen HC, Sand H, Sejberg D, Wabakken P, Åkesson M, Liberg O. 2006. Selection for Heterozygosity Gives Hope to a Wild Population of Inbred Wolves. PloS one. **1**: e72.

Burton M, Ramsay E. 1986. Cryptorchidism in Maned Wolves. Journal of zoo animal medicine. **17**: 133-135.

Ellegren H, Savolainen P, Rosén B. 1996. The genetical history of an isolated population of the endangered gray wolf Canis lupus: a study of nuclear and mitochondrial polymorphism. **351**: 1661 – 1669.

Flagstad Ø, Walker CW, Vilá C, Sundqvist AK, Fernholm B, Hufthammer AK, Wiig Ø, Koyola I, Ellegren H. 2003. Two centuries of the Scandinavian wolf population: patterns of genetic variability and migration during an era of dramatic decline. Molecular ecology. **12**: 869-880.

Frankowiack M, Hellman L, Zhao Y, Arnemo JM, Lin M, Tengvall K, Møller T, Lindblad-Toh K, Hammarströ, L. IgA deficiency in wolves. 2013. Developmental and comparative immunology. Developmental and comparative immunology. **40**: 180-184.

Frankowiack M, Olsson M, Cluff HD, Evans AI, Hellman L, Månsson J, Arnemo JM, Hammarström L. 2015. IgA deficiency in wolves from Canada and Scandinavia. Developmental and comparative immunology. **50**: 26-28.

Geffen E, Kam M, Hefner R, Hersteinsson P, Angerbjörn A, Dalén L, Fuglei E, Norén K, Adams JR, Vucetich J, Meier TJ, Mech LD, VonHoldt BM, Stahler DR, Wayne RK. 2011. Kin encounter rate and inbreeding avoidance in canids. Molecular ecology. **20**: 5348-5358.

Hagenblad J, Olsson M, Parker HG, Ostrander EO, Ellegren H. 2009. Population genomics of the inbred Scandinavian wolf. Molecular ecology. **18**: 1341-1351.

Hedrick PW, Peterson RO, Vucetich LM, Adams JR, Vucetich JA. 2014. Genetic rescue in

Isle Royale wolves: genetic analysis and the collapse of the population. **15**: 1111-1121.
Iva Fialová I, Paninárová M, Nečas A, Stehlík L, Proks P. 2014. Prevalence of lumbosacral transitional vertebrae in dogs in the Czech Republic. Acta veterinaria Brno. **83**: 399-403.
Jansson E, Ruokonen M, Kojola I, Aspi J. 2012. Rise and fall of a wolf population: genetic diversity and structure during recovery, rapid expansion and drastic decline. Molecular ecology. **21**: 5178-5193.
Laikre L, Jansson M, Allendorf FW, Jakobsson S, Ryman N. 2012. Hunting Effects on Favourable Conservation Status of Highly Inbred Swedish Wolves. Conservation biology. **27**: 248-253.
Liberg O, Andrén H, Pedersen HC, Sand H, Sejberg D, Wabakken P, Åkesson M, Bensch S. 2005. Severe inbreeding depression in a wild wolf *Canis lupus* population. Biology letters. **1**: 17-20.
Naturvårdsverket. 2014a. Översyn av statens vilt. WWW-dokument 2014-10-30: http://www.naturvardsverket.se/Miljoarbete-i-samhallet/Miljoarbete-i-Sverige/Regeringsuppdrag/Redovisade-2014/Oversyn-av-statens-vilt/. Hämtad 2015-05-02.
Naturvårdsverket. 2014b. Varg, inavel i Skandinavien. WWW-dokument 2014-09-10: http://www.naturvardsverket.se/Sa-mar-miljon/Statistik-A-O/Varg-inavel-/. Hämtad 2015-05-12.
Naturvårdsverket och Statens jordbruksverk. 2014. Slutredovisning av uppdrag om genetisk förstärkning av vargstammen i Sverige. (http://www.naturvardsverket.se/Miljoarbete-i-samhallet/Miljoarbete-i-Sverige/Regeringsuppdrag/Redovisade-2014/Vargstammen/).
Pusey A, Wolf M. 1996. Inbreeding avoidance in animals. Trends in ecology & evolution (Amsterdam). **11**: 201-206.
Randi E. 2011. Genetics and conservation of wolves *Canis lupus* in Europe. Mammal review. **41**: 99-111.
Regeringskansliet Miljödepartementet Politiska staten. 2009. PM: Sammanfattande del av propositionen En ny rovdjursförvaltning. 2009-05-28.
Räikkönen J, Bignert A, Mortensen P, Fernholm B. 2006. Congenital defects in a highly inbred wild wolf population (Canis lupus). Mammalian biology. **71**: 65-73.
Räikkönnen J, Vucetich JA, Vucetich LM, Peterson RO, Nelson MP. 2013. What the Inbred Scandinavian Wolf Population Tells Us about the Nature of Conservation. PloS One. **8**: e67218.
Sand H, Liberg O, Flagstad Ö, Wabakken P, Åkesson, M, Karlsson J och P Ahlqvist 2014. Den Skandinaviska Vargen en sammanställning av kunskapsläget 1998 – 2014 från det skandinaviska vargforskningsprojektet SKANDULV, Grimsö forskningsstation, SLU. Rapport till Direktoratet for Naturforvaltning, Trondheim, Norge.
Svensson L, Wabakken P, Kojola I, Maartmann E, Strømseth TH, Åkesson M, Flagstad Ø. 2014. Varg i Skandinavien och Finland: Slutrapport från inventering av varg vintern 2013-2014. Rapport utarbetad på uppdrag av Rovdata i Norge och Naturvårdsverket i Sverige. Högskolan i Hedmark Uppdragsrapport nr. 12 – 2014.
Thoresen SI, Arnemo JM, Liberg O. 2009. Hematology and serum clinical chemistry reference intervals for free-ranging Scandinavian gray wolves (Canis lupus). Veterinary clinical pathology. **38**: 224-229.
Vilà C, Amorim IR, Leonard JA, Posada D, Castroviejo J, Petrucci-Fonseca F, A. Crandall K, Ellegren H, Wayne RK. 1999. Mitochondrial DNA phylogeography and population history of the grey wolf Canis lupus. Molecular ecology. **8**: 2089-2103.

Vilá C, Sundqvist AK, Flagstad Ø, Seddon J, Björnerfeldt S, Kojola I, Casulli A, Sand H, Wabakken P, Ellegren H. 2003. Rescue of a severely bottlenecked wolf (Canis lupus) population by a single immigrant. Proceedings of the Royal Society. B, Biological sciences. **270**: 91-97.

Wabakken P, Sand H, Liberg O, Bjärvall A. 2001. The recovery, distribution, and population dynamics of wolves on the Scandinavian peninsula, 1978-1998. Canadian journal of zoology. **79**: 710-725.

Yel L. 2010. Selective IgA deficiency**.** Journal of clinical immunology. **30**: 10-16.