



Bild: Katja Ronkainen

Naturresurser och bioekonomi forskning 78/2021

Utredning av gynnsam bevarandestatus för varg i Finland

Halvtidsrapport september 2021

Mia Valtonen, Inari Helle, Ilpo Kojola, Samu Mäntyniemi,
Jenni Harmoinen, Vesa Nivala, Helena Johansson, Suvi Ponnikas,
Annika Herrero, Samuli Heikkinen, Laura Kvist, Jouni Aspi och
Katja Holmala

Naturresurser och bioekonomi forskning 78/2021

Utredning av gynnsam bevarandestatus för varg i Finland

Halvtidsrapport september 2021

Mia Valtonen, Inari Helle, Ilpo Kojola, Samu Mäntyniemi, Jenni Harmoinen,
Vesa Nivala, Helena Johansson, Suvi Ponnikas, Annika Herrero, Samuli Heikkinen,
Laura Kvist, Jouni Aspi och Katja Holmala



Referensinstruktioner:

Valtonen M., Helle I., Kojola I., Mäntyniemi S., Harmoinen J., Nivala V., Johansson H., Ponnikas S., Herrero A., Heikkinen S., Kvist L., Aspi J. & Holmala K. 2021. Utredning av gynnsam bevarandestatus för varg i Finland : halvtidsrapport september 2021. Naturresurser och bioekonomi forskning 78/2021. Naturresursinstitutet (Luke). Helsingfors. 97 s.

Mia Valtonen ORCID ID, <https://orcid.org/0000-0003-2034-2019>



ISBN 978-952-380-303-9 (Tryckt)

ISBN 978-952-380-304-6 (Elektronisk)

ISSN 2342-7647 (Tryckt)

ISSN 2342-7639 (Elektronisk)

URN <http://urn.fi/URN:ISBN:978-952-380-304-6>

Copyright: Naturresursinstitutet (Luke)

Författarna: Mia Valtonen, Inari Helle, Ilpo Kojola, Samu Mäntyniemi, Jenni Harmoinen, Vesa Nivala, Helena Johansson, Suvi Ponnikas, Annika Herrero, Samuli Heikkinen, Laura Kvist, Jouni Aspi och Katja Holmala

Utgivare: Naturresursinstitutet (Luke), Helsingfors 2021

Utgivningsår: 2021

Omslagsfoto: Katja Ronkainen

Tryckeri- och publikationsförsäljning: PunaMusta Oy, <http://luke.juvenesprint.fi>

Sammanfattning

Mia Valtonen¹, Inari Helle¹, Ilpo Kojola¹, Samu Mäntyniemi¹, Jenni Harmoinen¹, Vesa Nivala¹, Helena Johansson¹, Suvi Ponnikas², Annika Herrero¹, Samuli Heikkinen¹, Laura Kvist², Jouni Aspi² och Katja Holmala¹

¹ Naturresursinstitutet, Latokartanonkaari 9, 00790 Helsinki

² Uleåborgs universitet, PB 8000, 90014 Uleåborgs universitet

Jord och skogsbruksministeriet har gett Naturresursinstitutet i uppdrag att ta fram ett referensvärde för en gynnsam skyddsnivå (bevarandestatus) för vargstammen i Finland. Referensvärdet ska användas för att planera förvaltningen av den finska vargstammen. I föreliggande halvtidsrapport i det tvååriga projektet (2021–2022) redovisas resultat för arbetet som gjorts under det första året. Projektet genomförs av fyra arbetsgrupper (demografi, livsmiljöer, genetik, modellering) som består av forskare från Finland och utlandet. Denna halvtidsrapport innehåller inte ett referensvärde för den finska vargpopulationen eftersom metoden fortfarande är under utveckling.

Den viktigaste begreppsliga utgångspunkten för fastställandet av referensvärdet är minsta livskraftiga population (MVP, Minimum Viable Population), som hänför sig till sannolikheten att populationen ska bevaras över ett fastställt tidsspänn. Referensvärdet för en gynnsam skyddsnivå/bevarandestatus bör vara större än MVP.

I denna halvtidsrapport har den minsta livskraftiga populationen beräknats utifrån såväl demografisk som genetisk information. Processen för fastställande av referensvärdena beskrivs för vardera aspekten separat, eftersom det i detta skede av arbetet inte var möjligt att integrera genetisk information i de demografiska modellerna. Med hjälp av modellering analyseras demografiska nyckeltal, som den ekologiska bärkraften för varg. Man har också utarbetat ett nytt tillvägagångssätt där referensvärdena kan beräknas utifrån både demografiska MVP och hur stor risk beslutsfattare är beredda att tolerera för att populationen underskrider fastställda MVP under en viss tidsrymd. I rapporten presenteras exempel för hur referensvärdena fastställs med olika verktyg. De kombinationer som valts i exemplen är inte riktgivande för vilka kombinationer som bör användas som underlag för referensvärdet.

Nivån på den minsta livskraftiga populationen för varg – och därigenom referensvärdena för en gynnsam bevarandestatus – beror i Finland på om man baserar beräkningarna på demografiska eller genetiska populationsfaktorer eller bägge. Såväl demografiska som genetiska faktorer påverkar populationens livskraft och överlevnad. Det arbete som redovisas i halvtidsrapporten kan sammanfattas som att resultaten för både demografi och genetisk livskraft samt en gynnsam bevarandestatus endast är preliminära i detta skede. De preliminära, riktgivande referensvärden som tagits fram med en demografisk modell beror dels på den valda risknivån, dels på granskningens tidsspänn samt bland annat analysantagandena om vargstammens framtida utveckling i ryska Karelen.

De preliminära resultaten från genetiska analyser visar att den nuvarande vargstammen i Finland är för liten för att behålla sin genetiska livskraft under ett relativt kort tidsspänn (17 år). Trots kontakterna med vargstammen i Ryssland har den finska vargstammen förlorat genetisk variation under de senaste åren. Den genetiska variationen är mindre i sydvästra Finland än i östra Finland, och förskjutningen av vargpopulationens tyngdpunkt mot västra Finland

avspeglas i indikatorerna för hela landet. Det visar att varginvandringen från Ryssland inte räcker till för att uppväga förlusten av genetisk variation i denna lilla population.

Arbetet för framtagning av verktyg för referensvärdena fortsätter under projektets andra år, så att de slutliga referensvärdena ska kunna publiceras hösten 2022.

Nyckelord: referensvärde, gynnsam bevarandestatus, gynnsam skyddsnivå, varg, minsta livskraftiga population, modellering, demografi, genetisk variation, bärkraft

Innehåll

1. Bakgrund till arbetet	8
1.1. Uppdrag, genomförande samt rapportens uppbyggnad	8
1.1.1. Varför vi har beräknat flera alternativa referensvärden	8
1.2. Central terminologi i uppdraget	9
1.2.1. Gynnsam bevarandestatus.....	9
1.2.2. Vargens referensvärde för en gynnsam bevarandestatus.....	9
1.2.3. Minsta livskraftiga population.....	10
1.2.4. Effektiv populationsstorlek	10
1.3. Vargstammen i Finland.....	11
2. Tillämpning av halvtidsutvärderingens resultat	13
2.1. Fastställande av referensvärden utifrån demografisk livskraft.....	13
2.2. Fastställande av referensvärden utifrån genetisk livskraft	14
3. Detaljresultat och diskussion av resultaten	15
3.1. Vargstammens demografiska livskraft och referensvärden	15
3.1.1. Minsta livskraftiga population.....	15
3.1.2. Referensvärden för en gynnsam bevarandestatus	16
3.2. Livsmiljötillgång för varg.....	23
3.3. Vargstammens genetiska livskraft och referensvärden	27
3.3.1. Variationer i genetisk mångfald och inavelsgrad i mikrosatellitdata.....	27
3.3.2. Den genetiska strukturen och flyttrörelsen hos vargpopulationerna i Fennoskandinavien	33
3.3.3. Den finska vargstammens effektiva populationsstorlek	37
3.3.4. Sammanfattning av genetiska resultat	41
4. Observationer om användning av demografiska referensvärden	42
4.1. Användning av beräkningsmodellen för referensvärden	42
4.2. Referensvärde vid dimensionering av stamförvaltning.....	42
5. Vidareutveckling av definitionen av referensvärdet	44
6. Dataunderlag och metoder.....	45
6.1. Demografi och populationsmodellering	45
6.1.1. Dataunderlag.....	45
6.1.2. Metoder.....	53
6.2. Livsmiljöer och bytesarter.....	62
6.2.1. Dataunderlag.....	62

6.2.2. Metoder.....	64
6.3. Genetik	73
6.3.1. Dataunderlag.....	73
6.3.2. Metoder.....	77
7. Ordbok	81
Referenser	83
Bilagor	89

Tack

Framtagningen av referensvärdet för en gynnsam bevarandestatus för vargstammen i Finland har genomförts genom internationellt samarbete. I demografigruppen har Håkan Sand och Olof Liberg (Sveriges lantbruksuniversitet SLU) samt Barbara Zimmermann och Petter Wabakken (Høgskolen i Innlandet INN, Norge) medverkat, i genetikgruppen Mikael Åkesson (SLU) och Øystein Flagstad (NINA – Norsk institutt for naturforskning, Norge), samt i modelleringsgruppen Henrik Andrén (SLU) och Jennifer Feltner (University of Montana, USA).

Även många av Naturresursinstitutets medarbetare har deltagit i arbetet med referensvärdet. Speciellt har anställda vid viltforskningslaboratoriet i Taivalkoski tagit fram viktiga demografiska material för arbetet. Styrgruppen har bistått med värdefulla kommentarer och synpunkter under alla skeden av arbetet.

Bland annat Finlands viltcentral och Livsmedelsverket har tagit fram prov- och dödlighetsdata som använts i beräkningarna för referensvärdet. I arbetet har också använts data om beståndsberäkningarna, som i stor utsträckning har samlats in av frivilliga. Observationer och dna-prover från de stora rovdjuren samlas i Finland in främst av viltvårdsföreningarnas frivilliga rovdjurskontaktpersoner samt ett stort antal andra som rör sig ute i naturen och vars observationer utgör en del av underlaget för beståndsberäkningen.

Vi vill rikta ett varmt tack till alla ovan nämnda parter för ett gott samarbete.

1. Bakgrund till arbetet

1.1. Uppdrag, genomförande samt rapportens uppbyggnad

Jord- och skogsbruksministeriet har gett Naturresursinstitutet i uppdrag att ta fram referensvärdet för gynnsam bevarandestatus för vargstammen i Finland genom internationellt forskningssamarbete. Referensvärdet beskriver den populationsstorlek med vilken det är möjligt att på lång sikt uppnå och bibehålla en gynnsam bevarandestatus för vargstammen i Finland, förutsatt att de övriga kriterierna för en gynnsam status uppfylls (se avsnitt 1.2.1). Arbetet utförs i ett tvåårigt projekt (2021–2022). Jord- och skogsbruksministeriet kräver att projektet lägger fram preliminära referensvärden i september 2021. Därefter kan Jord- och skogsbruksministeriet använda referensvärdena och informationen i halvtidsrapporten och slutrapporten för planering och beslut i frågor om förvaltning av vargstammen.

Arbetet genomförs i fyra arbetsgrupper som har ett nära samarbete sinsemellan. Demografi-gruppen (Ilpo Kojola, Annika Herrero och Samuli Heikkinen från Naturresursinstitutet, Håkan Sand och Olof Liberg från Sveriges lantbruksuniversitet SLU, Barbara Zimmermann och Petter Wabakken från norska Høgskolen i Innlandet INN) tar fram data om vargens populationsbiologi och populationsekologi. Livsmiljögruppen (Ilpo Kojola, Vesa Nivala och Samuli Heikkinen från Naturresursinstitutet) beräknar möjlig storlek på vargpopulationen utifrån artens behov av lämpliga livsmiljöer och bytesdjur i Finland. Modelleringsgruppen (Samu Mäntyniemi och Inari Helle från Naturresursinstitutet, Henrik Andrén från SLU, Jennifer Feltner från University of Montana) använder sig av data från de ovan nämnda grupperna i matematiska modeller för estimering av de demografiska faktorerna för en gynnsam bevarandestatus för vargstammen i Finland. Genetikgruppen (Mia Valtonen, Jenni Harmoinen och Helena Johansson från Naturresursinstitutet, Suvi Ponnikas, Laura Kvist och Jouni Aspi från Uleåborgs universitet) tar fram data om den finska vargstammens populationsgenetik och räknar fram ett referensvärde för en gynnsam bevarandestatus utifrån populationens genetiska livskraft.

Gruppen har beslutat att ta fram flera referensvärden. I denna rapport beskrivs först den centrala terminologin i uppdraget samt motiveringarna för fastställandet av flera referensvärden. Sedan redogör vi för huvudpunkterna i det arbete som hittills har gjorts och de resultat som har erhållits. I de följande kapitlen ges en detaljerad beskrivning av resultaten. Därefter följer en sammanfattning av hur referensvärdena fastställts och tolkats, samt en sammanfattning av de följande etapperna i arbetet och planer för fortsatt utveckling av frågeställningar och modeller. I slutet av rapporten ingår detaljerade beskrivningar av dataresurserna och metoderna. De demografiska dataresurserna och den demografiska populationsmodellen som utvecklats för detta arbete beskrivs först och därefter dataresurserna och metoderna för livsmiljöer och bytesdjur. Till sist redogörs för dataunderlaget och metoderna som hänför sig till forskningen på vargens populationsgenetik.

1.1.1. Varför vi har beräknat flera alternativa referensvärden

I motsats till uppdragsbeskrivningen fastställs flera referensvärden i projektet. Det beror på att det saknas en vedertagen metod för beräkning av referensvärden. Till exempel; enligt tolkningssanvisningarna för Europeiska unionens habitatdirektiv ska referensvärdet vara större än den demografiskt och genetiskt minsta livskraftiga populationen (MVP), men det finns inga anvisningar för hur mycket större referensvärdet bör vara. Dessutom bör det noteras att även vid bestämningen av demografisk MVP – utifrån populationsegenskaper som reproduktion, dödlighet och migration – behöver man göra antaganden om populationsdynamiken såväl som

att välja gränsvärden för risken för utdöende som används vid fastställande av MVP. I halvtidsrapporten redogörs separat för fastställandet av referensvärden som bygger på demografiska och genetiska faktorer.

1.2. Central terminologi i uppdraget

1.2.1. Gynnsam bevarandestatus

Gynnsam bevarandestatus (eng. Favourable Conservation Status) är en definition enligt Europeiska unionens habitatdirektiv, som har införts i den nationella lagstiftningen genom bestämmelserna om gynnsam skyddsnivå i naturvårdslagen (20.12.1996/1096, 5 §) och innehållsmässigt likriktade bestämmelser i jaktlagen (28.6.1993/615, 3 § Definition av begreppet viltvård).

Målet för en gynnsam skyddsnivå gäller såväl arter som deras livsmiljöer (naturvårdslagen 20.12.1996/1096). Som en allmän definition kan man säga att skyddsnivån för en art är gynnsam om arten är livskraftig i sin naturliga omgivning och även på lång sikt samt om det finns tillräckligt med lämpliga livsmiljöer för arten (naturvårdslagen 20.12.1996/1096, 5 §). Gynnsam bevarandestatus kan också fastställas för enskilda populationer eller land. Enligt habitatdirektivet anses bevarandestatusen vara "gynnsam" när (1) uppgifter om den berörda artens populationsutveckling visar att arten på lång sikt kommer att förbli en livskraftig del av sin livsmiljö, (2) artens naturliga utbredningsområde varken minskar eller sannolikt kommer att minska inom en överskådlig framtid och (3) det finns, och sannolikt kommer att fortsätta att finnas, en tillräckligt stor livsmiljö för att artens populationer ska bibehållas på lång sikt (20.12.1996/1096JSM 2019). Närmare anvisningar om tillämpningen av definitionen av en gynnsam bevarandestatus finns i Bijlsma m.lf. (2019).

1.2.2. Vargens referensvärde för en gynnsam bevarandestatus

Bedömningen av huruvida vargens gynnsamma bevarandestatus har uppnåtts görs med hjälp av ett referensvärde som anger den populationsstorlek med vilken den gynnsamma statusen kan bibehållas på lång sikt i Finland. Det förutsätter att även de övriga villkoren för en gynnsam bevarandestatus uppfylls.

Att fastställa referensvärdet är ingen enkel uppgift, eftersom det saknas en exakt definition på det. Enligt de officiella riktlinjerna för rapportering enligt artikel 17 i habitatdirektivet (DG Environment, 2017) ska referensvärdet för populationen alltid ska vara större än den minsta livskraftiga populationen (MVP) för demografisk och genetisk livskraft. Dessutom ska referensvärdet bland annat vara större än populationens storlek vid datum för habitatdirektivets genomförande (i Finland 1995).

Arbetsgruppen Large Carnivore Initiative for Europe (LCIE) gav 2008 ett förslag till fastställande av referensvärden för gynnsam bevarandestatus för stora rovdjur (Linnell m.fl. 2008). Enligt förslaget bör referensvärdet fastställas utifrån följande tre kriterier: (1) populationen måste vara minst lika stor som när habitatdirektivet trädde i kraft, (2) populationen måste vara minst lika stor som minsta livskraftiga population (och helst mycket större), definierat genom Internationella naturvårdsunionens (IUCN, eng. International Union for Conservation of Nature) kriterium E (en utdöenderisk baserad på en kvantitativ sårbarhetsanalys (PVA, se avsnitt 1.2.3) med mindre än 10 procents utdöenderisk över 100 år) eller kriterium D (antalet könsmogna individer), och (3) populationens status måste övervakas med en lämplig metod (Linnell m.fl. 2008).

1.2.3. Minsta livskraftiga population

Minsta livskraftiga population (MVP; eng. Minimum Viable Population) är den minsta nödvändiga populationsstorlek, som med en viss sannolikhet kan antas trygga en populations överlevnad över ett visst tidsspänn, med beaktande av exempelvis den slumpmässighet som är förknippad med demografiska och genetiska faktorer. Definitionen kan göras med valfria värden (Shaffer 1981), men ofta använda värden är att populationen ska överleva med 90 procents säkerhet de kommande 100 åren (t.ex. Brook m.fl. 2006). Detta avspeglas också i IUCN:s definition på arters hotstatus, det vill säga att arten anses höra till den lägsta hotkategorin (sårbar), om den löper minst 10 % risk att dö ut inom 100 år (IUCN 2001). Å andra sidan har det också framförts att tidsspännet bör vara längre och utdöendesannolikheten lägre (exempelvis 40 generationer och 1 %; Reed m.fl. 2003). Även LCIE-arbetsgruppen påpekar att IUCN:s gränsvärde på 10 procent under 100 år ofta anses vara för högt, och att den accepterade utdöenderisken enligt forskning kring minsta livskraftiga population är betydligt oftare 5 procent än 10 procent (Linnell m.fl. 2008). En viktig observation är att de gränsvärden som används vid fastställande av MVP ytterst alltid handlar om val (Shaffer 1981) som också avspeglar samhällliga värderingar och mål.

Det är i praktiken omöjligt att fastställa MVP enbart utifrån observationsdata, och därför använder man ofta som komplement en kvantitativ sårbarhetsanalys (eng. Population Viability Analysis, PVA). I sårbarhetsanalysen utarbetas en populationsmodell som simulerar populationens utveckling över tid. Som ingångsdata för populationsdynamiken används sådana viktiga demografiska parametrar som individernas överlevnad och reproduktionskapacitet. Modellen kan också beakta genetiska faktorer, som inavel i populationen. Det finns färdiga program för sårbarhetsanalyser, som till exempel Vortex (Lacy & Pollak 2021), där användaren matar in de nödvändiga uppgifterna. Lika väl kan man göra analysen genom att skapa en egen populationsmodell.

1.2.4. Effektiv populationsstorlek

Effektiv populationsstorlek (eng. effective population size, N_e) är ett mått på populationens genetiska livskraft. Den effektiva populationsstorleken avser storleken av en idealiserad population där den genetiska variationen avtar lika snabbt som i den population som undersöks. Antaganden som beskriver den idealiserade populationen är bland annat att populationens storlek inte ändras, könkvoten är jämn, reproduktionspartner kan vara vilken individ i populationen som helst, mängden avkomma varierar inte och naturligt urval har ingen inverkan. Ju större den effektiva populationsstorleken är, desto långsammare förlorar populationen genetisk variation till följd av slumpen. Den effektiva populationsstorleken kan definieras på olika sätt, men på ett förenklat sätt kan man tänka sig att i en effektiv populationsstorlek på 100 förekommer lika många olika genvarianter som hos 100 individer som inte är släkt med varandra. Den effektiva populationsstorleken är ofta betydligt mindre än det verkliga antalet individer i populationen, eftersom ingen population i verkligheten motsvarar den teoretiska idealiserade populationen. Det beror på att det i naturliga populationer förekommer variation som avviker från idealsituationen bland annat i fråga om individers reproduktionsframgång, storleken på kullarna och könsfördelningen.

I detta arbete estimeras den effektiva populationsstorleken för vargstammen i Finland utifrån genetiskt material som ger en beräkning på hur många vargar det bör leva i Finland för att trygga stammens genetiska livskraft på kort och lång sikt (se avsnitt 2.4.3.). Inom naturvårdsgenetiken rekommenderas på kort sikt (cirka fem generationer) en effektiv populationsstorlek på över 100 för att minimera de negativa inavelseffekterna. På lång sikt är rekommendationen

över 1 000 för att bevara populationens evolutionära potential, det vill säga dess anpassningsförmåga (Frankham m.fl. 2014). Dessa siffror anger alltså inte direkt hur många individer det behövs i en population, utan de individantal som motsvarar de effektiva populationsstorlekarna som kan härledas utifrån genetiska data.

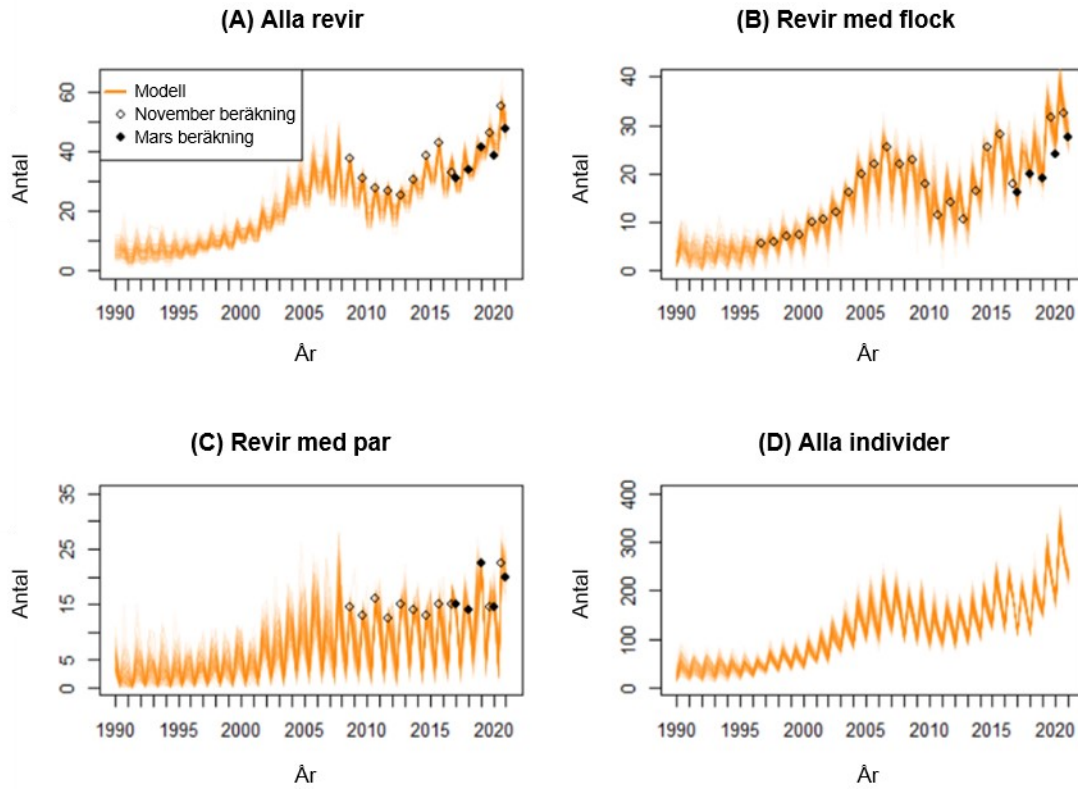
1.3. Vargstammen i Finland

Enligt beräkningar fanns det på 1860-talet cirka 1 000 vargar i Finland. Det finns inga publicerade uppskattningar för stor vargstammen har varit tidigare än så i Finland. Beräkningen på cirka tusen individer baserar sig på populationsgenetiska analyser (Aspi m.fl. 2006) och analyser av antalet dödade vargar (Mykrä m.fl. 2017). Från och med 1870-talet minskade antalet vargar kraftigt, så att vargstammen i slutet av 1800-talet enligt uppskattningar bestod av endast några tiotals individer (Mykrä m.fl. 2017). En bestående, reproducerande vargpopulation uppkom följande gång först cirka hundra år senare (Kojola 2005).

Den finska vargstammen började tillväxa på 1990-talet (figur 1), men ännu i slutet av årtiondet fanns det färre än tio familjegrupper (Kojola 2010, Kojola m.fl. 2014). Populationstillväxten hos varg kännetecknas av att tillväxttakten och populationsstorleken varierar över perioder på några år. Under 1996–2005 växte populationen med i genomsnitt cirka 10 procent per år (Kojola 2005). Antalet vargar minskade betydligt under 2007–2009 (Kojola m.fl. 2014). Sedan 2017 har vargstammen ökat varje år (Heikkinen m.fl. 2021) och är enligt beräkningar större i dag än någon gång under de senaste 120 åren (Kojola m.fl. 2021). För närvarande innebär det 54–59 revir, av vilka 32–38 är revir med familjegrupp (flock).

Vargens återkolonisering i Finland har skett främst i landets östra delar. Ändring i detta sågs först i början av 2000-talet, och det dröjde till 2017 innan vargstammen för första gången var lika stor inom både det östra och det västra stamförvaltningsområdet. Därefter, och fram till i dag, har tyngdpunkten i vargstammen, både vad gäller antalet individer och antalet familjegrupper, förflyttats allt mer till västra Finland.

De arter som den Europeiska gemenskapen anser vara av intresse för gemenskapen finns förtecknade i habitatdirektivets artbilagor II, IV och V. Vargen omfattas i Finland utanför renskötselområdet av bilaga IV, i vilken är upptagna arter som kräver noggrant skydd. Det krävs särskilda skäl för att göra undantag från detta. Inom renskötselområdet omfattas vargen av bilaga V. De arter som finns förtecknade i bilaga V kräver inte noggrant skydd, men insamling i naturen och exploatering av dem kan bli föremål för förvaltningsåtgärder.



Figur 1. Utveckling av antalet vargrevir (A), flockar (B), par (C) och det totala antalet vargar (D) helt på finskt territorium 1990–2021. Variationerna i vargstammen under året beskrivs som de uppskattade vargstammarna i mars, maj och november. Resultaten bygger på den populationsmodell som presenteras i kapitel 6. Punkterna anger de årliga stamberäkningarna (vit: november; svart: mars). Källa: Naturresursinstitutet.

2. Tillämpning av halvtidsutvärderingens resultat

Det finns ingen vedertagen metod för beräkning av referensvärdet för en arts gynnsamma bevarandestatus. I denna mellanrapport redogörs i separata avsnitt fastställandet av de preliminära referensvärdena som bygger på den finska vargstammens demografi och genetiska livskraft.

2.1. Fastställande av referensvärden utifrån demografisk livskraft

Vid analyser av populationens demografiska livskraft behöver man välja de gränsvärden och de godtagbara risknivåer (till exempel gällande populationens utdöende) som ska tillämpas under beräkningen, både för minsta livskraftiga population och för referensvärdet för gynnsam bevarandestatus. Därför fokuserar rapporten inte på specifika referensvärden, utan beskriver bakgrunden för fastställandet av referensvärdet. Vidare presenterar den en metod som baseras på beslutsfattarens riskattityd, framtagen på Naturresursinstitutet. Därtill presenteras två metoder som tidigare använts för att fastställa referensvärdet för gynnsam bevarandestatus för vargpopulationen i Skandinavien utifrån den minsta livskraftiga populationen och den ekologiska bärkraften. Den metod som tagits fram på Naturresursinstitutet gör det möjligt att beräkna demografibaserade referensvärden i olika situationer där beslutsfattaren väljer premisserna för referensvärdet och anger sin riskattityd i detta avseende. Enligt denna metod fastställs först den minsta livskraftiga populationen (MVP), varefter beslutsfattaren anger hur stor risk hen är beredd att acceptera för att populationen över en viss tid kommer att reduceras så att den underskrider den minsta livskraftiga populationen. Olika antaganden och risknivåer ger olika referensvärden. Ju mindre den acceptabla utdöenderisken är, desto större är den minsta livskraftiga populationen. Likaledes, ju mindre den acceptabla risken för underskridande av MVP är, desto högre blir referensvärdet. Exempel på referensvärden som beräknats med metoden presenteras i avsnitt 3.1 och i bilaga 1.

De preliminära demografibaserade referensvärdena har framräknats med en sannolikhetsbaserad populationsmodell över vargpopulationen i Finland. Med hjälp av modellen är det möjligt att uppskatta den minsta livskraftiga populationen och populationens bärkraft, och utifrån dessa ta fram exempel på referensvärdena. Det är viktigt att notera att den nuvarande modellen bygger på demografiska faktorer och frånsäger helt genetiska faktorer. De demografiska referensvärdena gäller den population som finns helt på finskt territorium och beaktar inte gränsflockarna. Det beror på att tidsmässigt heltäckande data endast finns om de revir som är belägna helt på finskt territorium.

Fastställandet av den ekologiska bärkraften för vargstammen utgår från tillgången på lämpliga livsmiljöer i Finland. Enligt simuleringsmodellen, som bygger på situationen 2020 (revir, bytespopulationer) finns det relativt gott om livsmiljöer som lämpar sig för varg i den del av landet som ligger till söder om renskötselområdet. Enligt modelleringen ryms det högst 150–162 revir utanför renskötselområdet, då vargpopulationen antas utnyttja så mycket som möjligt av den tillgängliga arealen med beaktande av vissa restriktioner gällande vargens arealanvändning och omgivningens egenskaper (t.ex. tätorter och vattendrag).

Om populationerna av de små hjortdjuren fortsätter att öka, är det möjligt att vargrevirens medelareal minskar ytterligare i områden med täta viltpopulationer. Enligt ett scenario där man inkorporerat denna möjlighet är antalet revir cirka 25 procent större än i scenariot som baserar sig på läget under 2020.

2.2. Fastställande av referensvärden utifrån genetisk livskraft

Populationens livskraft påverkas inte enbart av demografin utan även av genetiska faktorer. Genetisk livskraft är kopplad till bibehållen genetisk variation, låg inavelsgrad samt förmåga att bevara kapaciteten för anpassning till miljöförändringar på lång sikt. Resultaten visar att den nuvarande vargpopulationen i Finland är för liten för att behålla sig genetiska livskraft ens på kort sikt, för att inte tala om ett längre tidsspänn. Enligt preliminära genetiska analyser bör vargstammen i Finland vara minst 500 individer för att populationen ska förbli livskraftig och undvika negativa inavelseffekter under följande fem generationer (ca 17 år). För att trygga den genetiska livskraften och anpassningskapaciteten på lång sikt bör populationen vara betydligt större än så.

Trots att vargstammen i Finland har starka kopplingar till den ryska populationen har de finska vargarna förlorat genetisk variation jämfört med mitten av 1990-talet. Dessutom sviktade den genetiska variationen då vargpopulationen senast reducerades genom stamvårdande jakt. Efter detta stannade variationen på en lägre nivå än tidigare. Varginvandringen från Ryssland till Finland har med andra ord inte räckt till för att kompensera variationsförlusten. Trots att den genetiska mångfalden i vargstammen i Finland fortfarande är god är den nuvarande populationen för liten för att kunna undvika variationsförlust och inavelsdepression inom den närmaste framtiden.

Referensvärdet för gynnsam skyddsnivå ska vara större än den minsta livskraftiga populationen (DG Environment 2017). Enligt den preliminära genetiska analysen i denna halvtidsrapport är den minsta genetiskt livskraftiga populationen i Finland 500 individer.

3. Detaljresultat och diskussion av resultaten

3.1. Vargstammens demografiska livskraft och referensvärden

Data och resultat gällande demografi och livsmiljöer har använts i modellen för vargens populationsdynamik. Modellen är utgångspunkten för fastställandet av minsta livskraftiga population och populationens bärkraft, samt därigenom av referensvärdena för en gynnsam bevarandestatus. Metoden bygger på tidskrävande datorsimulering, och simuleringen hade inte nått ett slutresultat när halvtidsrapporten utarbetades. De resultat som redovisas nedan är således preliminära och justeringar är möjliga. En mer detaljerad beskrivning finns i kapitel 6.

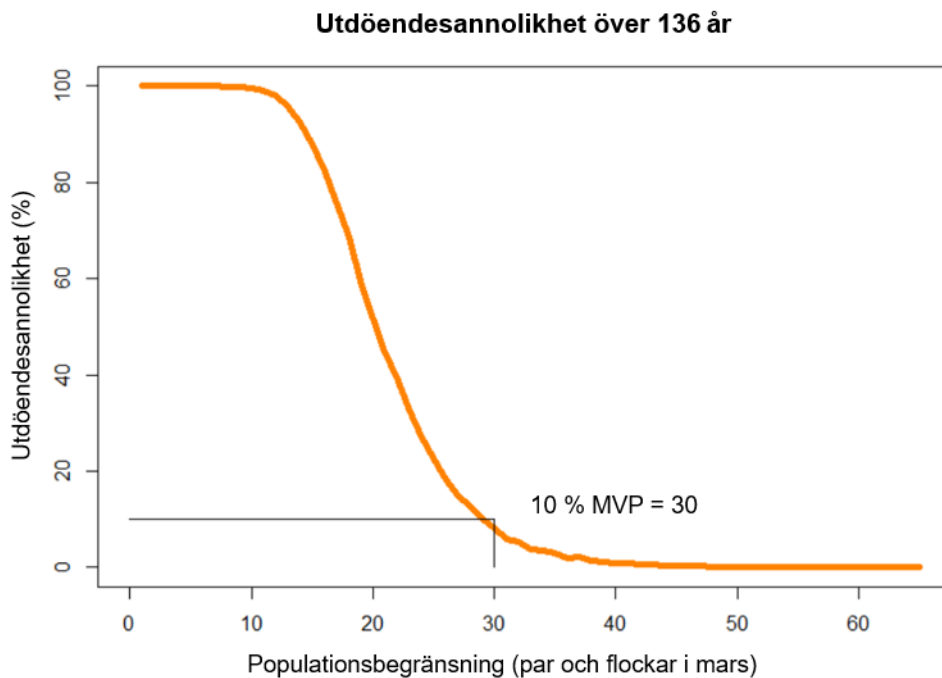
Demografiska data och metoderna för populationsmodelleringen beskrivs närmare i avsnitt 6.1 och data och metoderna för livsmiljöanalyserna i avsnitt 6.2.

3.1.1. Minsta livskraftiga population

Enligt tolkningsanvisningarna för habitatdirektivet (DG Environment 2017) ska referensvärdet för gynnsam bevarandestatus vara större – och enligt LCIE-arbetsgruppen helst mycket större (Linnell m.fl. 2008) – än den minsta livskraftiga populationen. För att kunna beräkna referensvärdet eller -värdena behöver man alltså först fastställa den minsta livskraftiga populationen (Minimum Viable Population, MVP).

Utöver demografiska parametrar, som födelsetal och dödlighet, beror MVP på de i sårbarhetsanalysen (se avsnitt 1.2.3) använda framtidsantagandena, granskningens tidsspann, den godtagbara utdöenderisken samt till exempel definitionen av populationens utdöende.

Logiken för fastställande av MVP åskådliggörs i figur 2. Beslutsfattaren väljer det tidsspann för analysen för vilken hen vill fastställa MVP. Med hjälp av modellen beräknas utdöendesannolikheten för populationen under den valda perioden, så att populationen inte får överskrida en viss nivå, det vill säga populationsbegränsningen (man går en för en igenom t.ex. 1–200 familjegrupper eller revir). Beräkningarna ritas upp som kurva över utdöendesannolikheten, där man kan avläsa den MVP som motsvarar en viss populationsbegränsning. Beslutsfattaren kan med andra ord se vad MVP är om den valda risknivån för utdöende är till exempel 10 procent eller 5 procent.

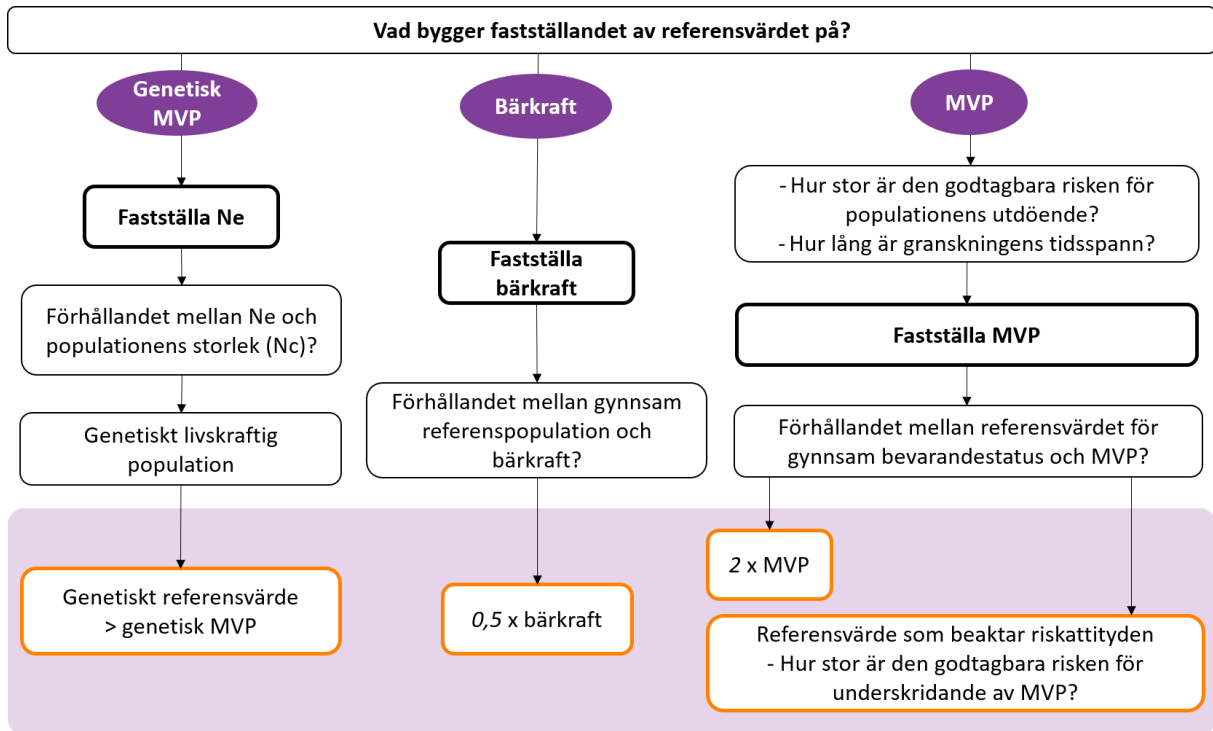


Figur 2. Ett fiktivt exempel på fastställande av MVP under en given tidsrymd, exempelvis 40 varggenerationer, vilket motsvarar 136 år. Den orange kurvan beskriver populationens utdöendesannolikhet som framräknats med populationsmodellen, med en viss populationsbegränsning och över en viss tidsrymd. Om den godkända utdöenderisken är till exempel 10 procent, är motsvarande MVP 30 revir. Populationsbegränsningen är den maximala storlek som populationen inte får överskrida i simuleringen. Källa: Naturresursinstitutet.

3.1.2. Referensvärden för en gynnsam bevarandestatus

Det demografiska referensvärdet för vargstammen kan beräknas med olika alternativa metoder. Här presenteras tre av dem. Den första har tagits fram för denna rapport och baserar sig på beslutsfattarens riskattityd. De två andra metoderna har lagts fram i samband med fastställandet av en gynnsam bevarandestatus för den skandinaviska vargstammen. En av metoderna som presenteras här utgår ifrån minsta livskraftiga population och en ifrån livsmiljöns bärkraft. (Observera att populationens genetiska egenskaper inte har inkluderats i modellen.) Hur dessa referensvärden förhåller sig till varandra framgår av figur 3.

En del av referensvärdena kan presenteras som exakta siffror, medan andra innehåller osäkerhet och kan därför endast anges som en sannolikhetsfördelning.



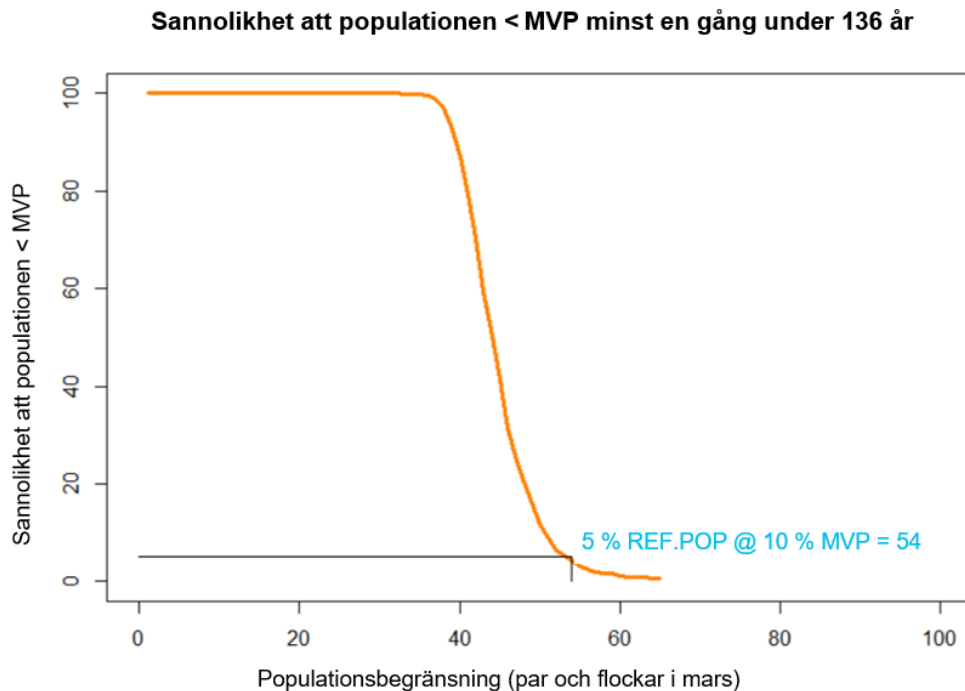
Figur 3. Förhållandet mellan de i rapporten presenterade referensvärdena. Det genetiska referensvärdet hänför sig till den genetiskt minsta livskraftiga populationen (genetisk MVP) som fastställs utifrån den effektiva populationsstorleken (N_e) med genetiska data. Det demografi-baserade referensvärdet kan hänföra sig till antingen livsmiljöns bärkraft eller den minsta livskraftiga populationen (MVP). Referensvärdets förhållande till bärkraften eller MVP kan definieras på olika sätt. I rapporten beskrivs ett referensvärde som tagits fram på Naturresursinstitutet och som utgår från beslutsfattarens riskattityd samt referensvärdena för "dubbel MVP" och "halv bärkraft" som hänför sig till fastställandet av referenspopulationen för varg i Skandinavien. De olika referensvärdena beskrivs i detalj i texten. Källa: Naturresursinstitutet.

Referensvärde som beaktar beslutsfattarens riskattityd

Enligt tolkningsanvisningarna för habitatdirektivet ska referensvärdet vara större än MVP (DG Environment 2017), men det saknas en närmare definition av hur mycket större referensvärdet ska vara.

För att fastställandet av referensvärdet skulle vara så transparent som möjligt, tog Naturresursinstitutet fram en ny metod som bygger på beslutsfattarens riskattityd. Beslutsfattaren bedömer hur stor risk hen är beredd att godkänna för att populationen underskrider en viss MVP under en viss tidsperiod, om populationen begränsas till högst referenspopulationen. Olika riskattityder ger olika referensvärden. Om man strävar efter att bibehålla en population som är större än referensvärdet är den verkliga risken mindre än den godtagbara risken.

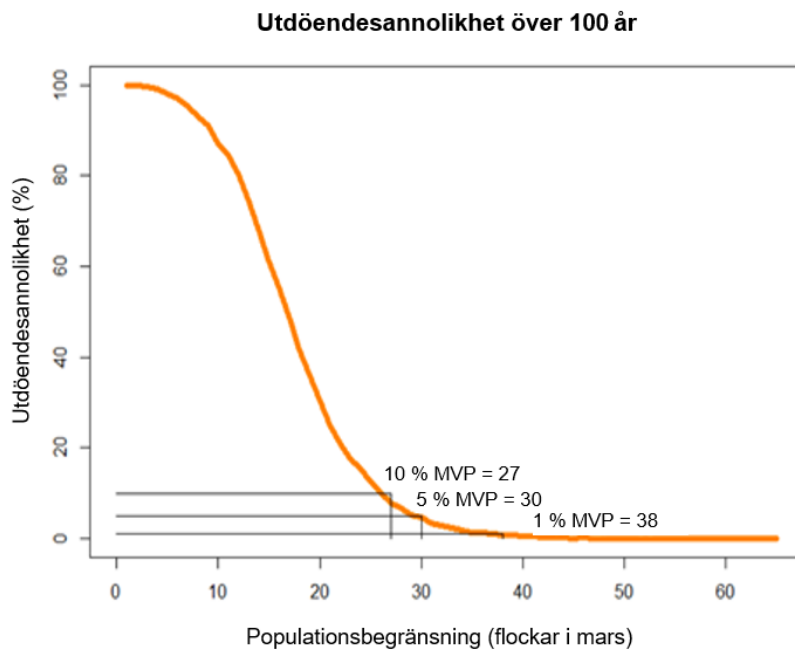
Referensvärdet fastställs genom att man först fastställer MVP (se avsnitt 3.1.1). Därefter anger man den godtagbara risken för underskridande av MVP under en viss tidsrymd (t.ex. en risk på 5 %). Med hjälp av modellen beräknas sannolikheten för att populationsstorleken understiger det valda MVP värdet, om populationen begränsas till MVP eller till ett högre värde. Referensvärdet för gynnsam bevarandestatus uttrycks som den populationsstorlek där sannolikheten för underskridande av valda MVP hålls inom den valda risknivån. Ju större risk som kan godtas, desto mer närmar sig referensvärdet MVP och vice versa (figur 4).



Figur 4. Ett fiktivt exempel på sambandet mellan referensvärdet och den godtagbara risknivån samt fastställandet av referensvärdet för den valda tidsrymden då MVP är 30 revir (par och familjegrunder). Kurvan uttrycker sannolikheten för underskridande av MVP under den valda tidsperioden (136 år) när populationen har begränsats till en viss nivå (populationsbegränsning). Om risknivån är till exempel 5 procent, är motsvarande referensvärde 54 revir. Källa: Naturresursinstitutet.

Den framtagna metoden åskådliggörs genom ett exempel (figur 5–6), där tidsrymden är 100 år och där man antar att vargpopulationen i ryska Karelen förblir oförändrad, det vill säga att vargmigrationen över gränsen mellan Finland och Ryssland förblir på samma nivå som de senaste 10 åren. Dessutom förblir de olika dödlighetsfaktorerna i Finland (naturlig dödlighet, avlivande på polisorder och skadebaserad dispens, trafikdödlighet samt illegalt dödande) oförändrade och det förekommer ingen jakt i stamvårdande syfte. I exemplet anges MVP och referensvärdet som antal familjeflockar i mars.

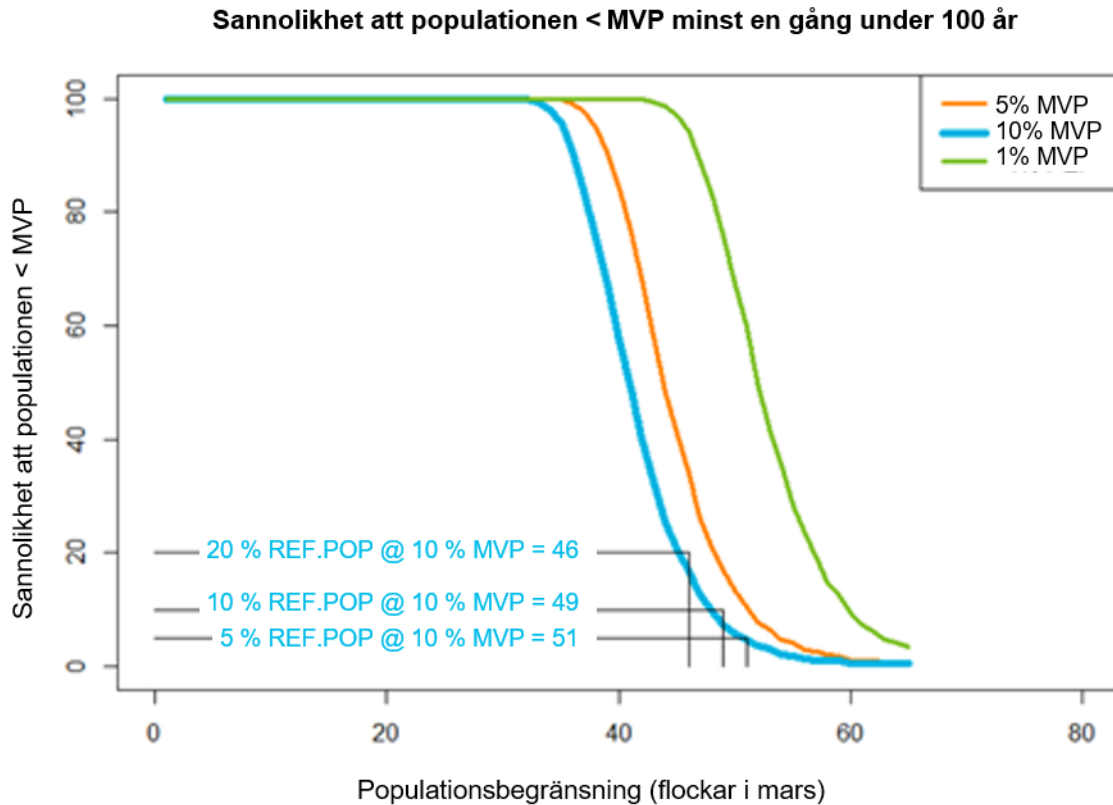
I figur 5 har MVP angivits vid de godtagbara utdöendesannolikheterna 1 procent, 5 procent och 10 procent. Figur 6 visar kurvorna för de referensvärden som motsvarar dessa tre MVP. I figur 6 anges också exempel på referensvärden för en situation där den accepterade utdöendesannolikheten är 10 procent, och den godkända risken för att MVP underskrids är 5 procent, 10 procent och 20 procent. Observera dock att det av diagrammen går att utläsa MVP för alla utdöendesannolikheter inom intervallet 0–100 procent (figur 5) samt referensvärdena för alla accepterade sannolikheter för underskridning av MVP på 0–100 procent (figur 6).



Figur 5. MVP när populationsstorleken anges som familjegrupper i mars, tidsrymden är 100 år och vargpopulationen i ryska Karelen väntas förbli på samma nivå som de senaste 10 åren. I figuren har MVP ritats in med tre olika utdöendesannolikheter (1 %, 5 % och 10 %). Populationsbegränsning = den maximala storlek som populationen inte får överskrida i simuleringen. Resultaten är preliminära och justeringar är möjliga. Källa: Naturresursinstitutet.

I bilaga 1 presenteras även exempel på scenarier där tidsspannet är 40 generationer (136 år) och 200 år och populationsstorleken anges både som familjegrupper och som revir (par och familjegrupper).

Observera att med denna nya modelleringsmetod som framtagits för halvtidsrapporten är det möjligt att framräkna referensvärden med olika antaganden, risknivåer och tidsrymder. Figurerna 5–6 och exemplen i bilaga 1 är exempel som åskådliggör metoden. Man kan till exempel beräkna referensvärden utifrån antagandet att inga vargar förflyttar sig från ryska Karelen till Finland eller att vargmigrationen från Ryssland är dubbelt så stor som i dag.



Figur 6. Exempel på referensvärden när populationsstorleken anges som familjegrunder i mars, tidsrymden är 100 år och vargpopulationen i ryska Karelen – och därmed antalet vargar som invandrar från Ryssland till Finland – väntas förbli på samma nivå som de senaste 10 åren. Figuren visar kurvorna för referensvärdena på de tre markerade MVP (utdöendesannolikheterna 1 %, 5 % och 10 %). För tydlighetens skull har referensvärdena i exemplet angetts endast för MVP som fastställts med utdöendesannolikheten 10 procent. Om en godtagbar risknivå anses vara att MVP underskrids med exempelvis 5 %, är motsvarande referensvärde då 51. Motsvarande referensvärden för de två andra MVP framgår av tabell B1.1. MVP = minsta livskraftiga population. Populationsbegränsning = den maximala storlek som populationen inte får överskrida i simuleringen. Resultaten är preliminära och justeringar är möjliga. Källa: Naturresursinstitutet.

Andra sätt att framräkna referensvärdet

Metoden för beräkning av ett referensvärde som grundar sig på beslutsfattarens riskattityd utvecklades vid Naturresursinstitutet för detta arbete, men referensvärdena kan också fastställas på andra sätt. För fastställandet av referensvärdet för vargpopulationen i Skandinavien föreslogs två metoder, den ena utifrån MVP och den andra från populationens bärkraft (Liberg m.fl. 2015).

Dubbla minsta livskraftiga population som referensvärde

Enligt tolkningsanvisningarna för habitatdirektivet (DG Environment 2017) ska referensvärdet för en gynnsam bevarandestatus vara större än den minsta livskraftiga populationen (MVP). I samband med fastställandet av referenspopulationen för varg i Skandinavien gjordes gällande att detta villkor uppfylls när referensvärdet fastställs så att det är två gånger större än MVP

(Liberg m.fl. 2015). Härvid lades dock inte specifika biologiska eller risknivåbaserade motiveringar fram för koefficienten.

Tabell 1 visar ett exempel på referensvärden som beräknats på detta sätt, med samma scenario som vid beräkningen av MVP ovan. I tabell 1 visas också sannolikheten för att vargstammens storlek överskred referensvärdet våren 2021. I bilaga 1 presenteras fördubblade MVP även för scenarier med tidsspannen 40 generationer (136 år) och 200 år.

Tabell 1. Exempel på referensvärdet för vargpopulationen i Finland, då referenspopulationen fastställts som två gånger den minsta livskraftiga populationen (MVP). Scenariot är det samma som i föregående punkt. Utdöenderisk = godtagbar utdöendesannolikhet under granskningens tidsspann. MVP = minsta livskraftiga population. Obs! Resultaten är preliminära och justeringar är möjliga. Källa: Naturresursinstitutet.

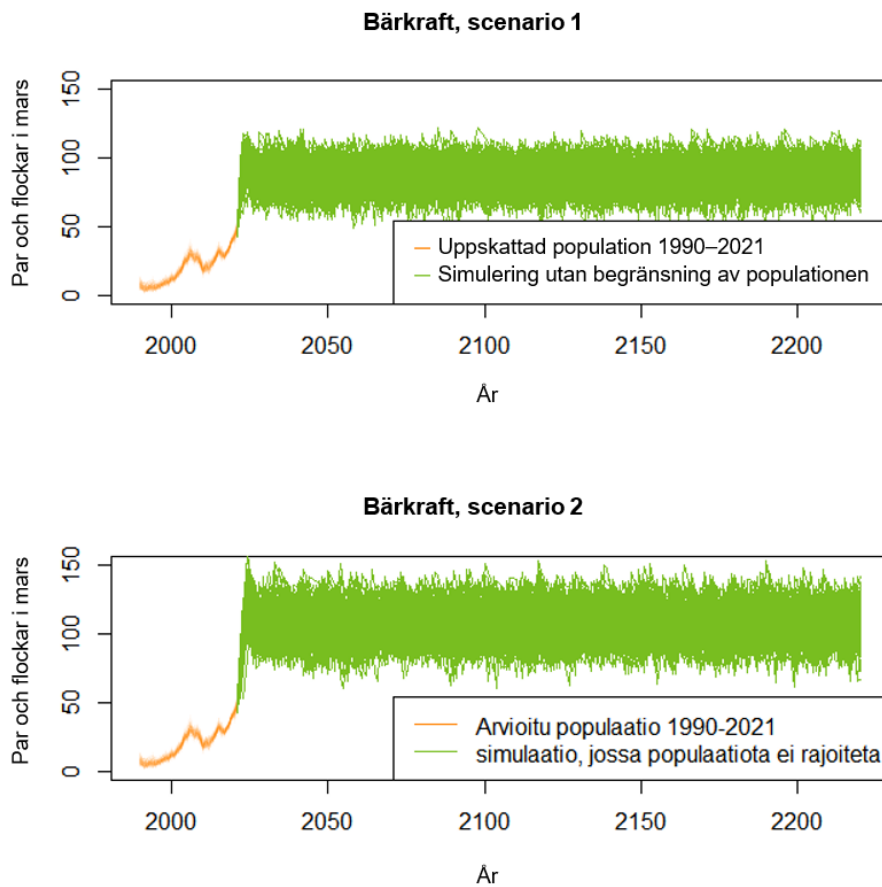
Scenario	Utdöenderisk	MVP	Exempel på referensvärde: 2 x MVP	Sannolikhet för överskridande av referensvärdet våren 2021
Tidsspann: 100 år Invandring från ryska Karelen: Oförändrad på samma nivå som de senaste 10 åren Populationsstorlek: Flockar i mars	10 %	27	54	0 %
	5 %	30	60	0 %
	1 %	38	76	0 %

Hälften av livsmiljöns bärkraft

I samband med fastställandet av referenspopulationen för varg i Skandinavien framfördes också uppfattningen att habitatdirektivets villkor skulle uppfyllas om referensvärdet anges som hälften av livsmiljöns bärkraft (Liberg m.fl. 2015).

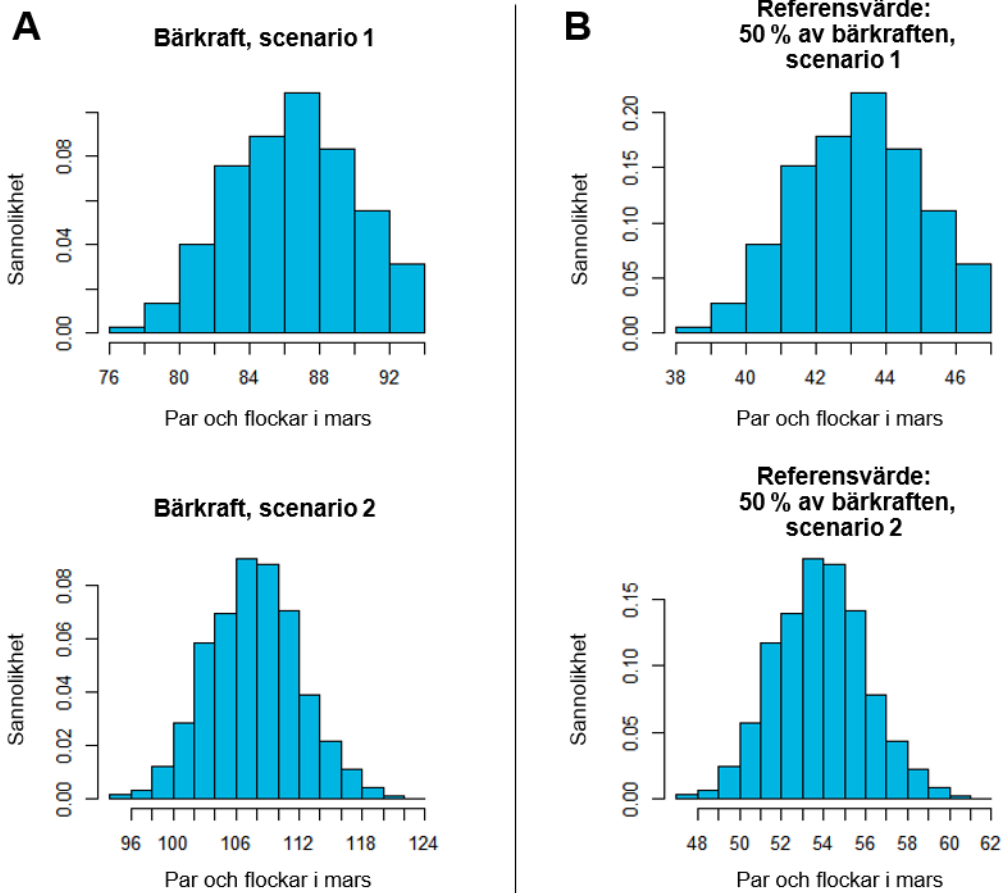
Med bärkraft avses den genomsnittliga nivå kring vilken populationsstorleken varierar på lång sikt, om den får växa obegränsat. Denna nivå beror på bland annat miljön, födotillgången och populationens egenskaper, vilka man inte kan känna till exakt. Därför kan bärkraften inte fastställas exakt, utan den inbegriper osäkerhet som kan uttryckas som en sannolikhetsfördelning.

I detta arbete fastställdes livsmiljöns bärkraft för vargstammen i Finland med hjälp av en populationsmodell (se avsnitt 6.1.2 och figur 7) utifrån premisen att den enda dödlighetsfaktorn är naturlig dödlighet och att populationstillväxten begränsas av antalet möjliga revir (se avsnitt 6.2).



Figur 7. Exempel på simulering av miljöns bärförmåga för vargstammen i Finland i två scenarier som använts i livsmiljömodelleringen (se avsnitt 6.2), när populationsstorleken uttrycks som antalet par och familjegrupper (ett motsvarande exempel med enbart familjegrupper finns i bilaga 1). I simuleringen får populationen växa tills den nått gränsen för bärkraften. Varje grön linje beskriver en utvecklingsbana, det vill säga en alternativ populationsutveckling i framtiden. Resultaten är preliminära och justeringar är möjliga. Källa: Naturresursinstitutet.

Sannolikhetsfördelningarna för livsmiljöns bärförmåga och halva bärförmåga för varg (figur 8) baserar sig på medeltalen av de enskilda utvecklingsbanorna under den tidsperiod som populationen inte längre ökar kontinuerligt. Antalet möjliga revir (par och familjegrupper) simulerades fram med hjälp av två scenarier som gav olika slutresultat (se avsnitt 6.2). Enligt det första scenariot skulle vargreviren i framtiden ha samma areal som de senaste åren. Det andra scenariot utgick från att vargrevirens areal i framtiden skulle kunna minska då bytespopulationerna blir större. Då skulle det kunna finnas fler vargrevir i Finland.



Figur 8. Sannolikhetsfördelningarna för livsmiljöns bärkraft (A) och halva bärkraft (B) för varg i två scenarier som använts i livsmiljömodelleringen (se avsnitt 6.2), när populationsstorleken uttrycks som antalet par och familjegrupper (flockar) (ett motsvarande exempel med enbart familjegrupper finns i bilaga 1). Resultaten är preliminära och justeringar är möjliga. Källa: Naturresursinstitutet.

3.2. Livsmiljötillgång för varg

Enligt definitionen av gynnsam bevarandestatus ska den berörda arten förbli en livskraftig del av sin livsmiljö. Vargen har stor tolerans för olika typer av livsmiljöer (Boitani 2003). I Finland verkar vargen föredra skogbevuxna områden (Kaartinen m.fl. 2015). Vargen undviker människobosättning, men anpassar sig till omgivningar som splittras av bebyggelse och i synnerhet unga vargar rör sig runt gårdar (Kojola m.fl. 2016).

I denna rapport granskades livsmiljöaspekten genom att först räkna ut det teoretiska maximala antalet vargrevir i Finland utanför renskötselområdet. De erhållna siffrorna kan användas för estimering av referensvärdet för ekologisk bärkraft (Liberg m.fl. 2015). Man utgick i beräkningarna från vargens arealanvändning och beaktade vissa begränsande omgivningsfaktorer, framför allt tätorter och större vattendrag. Enligt data från stamövervakningen och forskningen fanns det ett starkt samband mellan de erhållna resultaten för det maximala antalet revir och vargrevirens arealer. Av reviren är en del revir med familjegrupp och en del revir med par, även när den ekologiska bärkraften för varg har uppnåtts. För att kunna göra en bedömning av den ekologiska bärkraften för antalet individer, bör man känna till parens och flockarnas relativa

andel i en mättad vargpopulation. Eftersom sådana data inte finns från någon annanstans i Europa, granskades den ekologiska bärkraften för varg genom det maximala antalet revir.

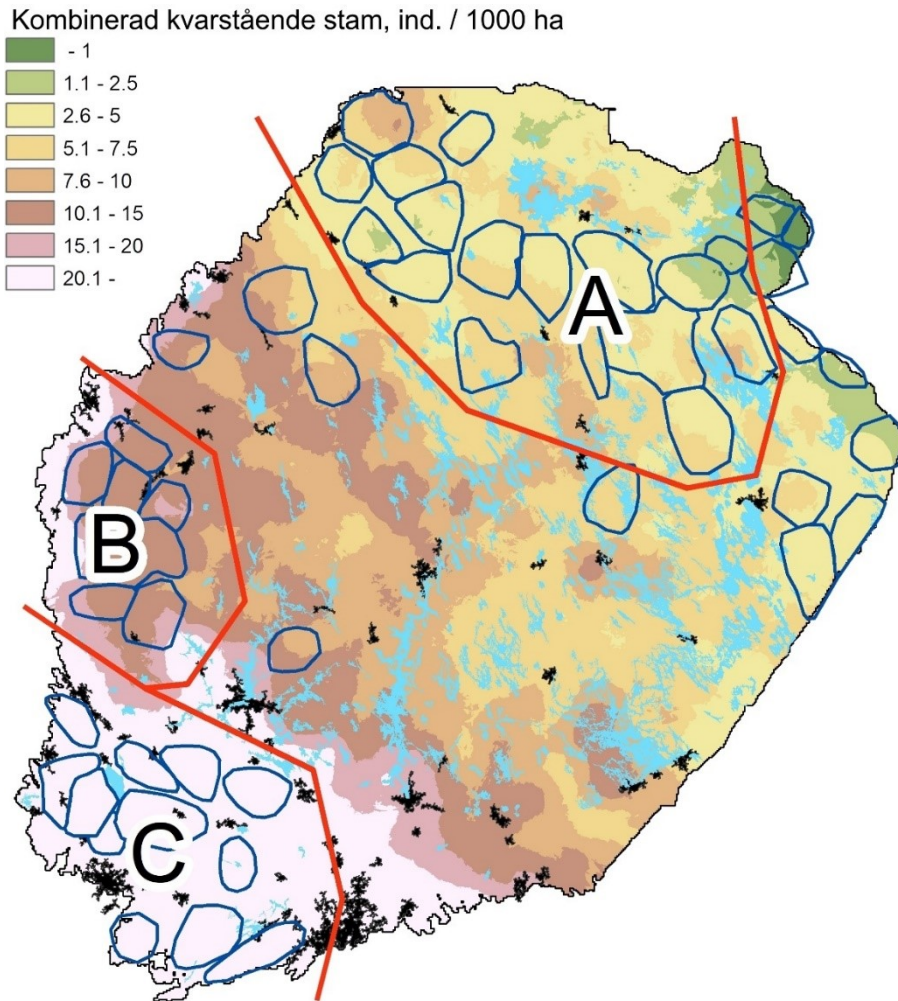
Revirens arealer kan vara kopplade till bytestillgången. Vargens viktigaste bytesdjur i Finland är älg (*Alces alces*; Gade-Jørgensen & Stagegaard 2000, Kojola m.fl. 2004). Det finns älg i hela landet. De senaste åren har populationstätheterna varit något lägre i östra Finland än i västra Finland. I sydvästra Finland är vargens viktigaste bytesdjur, åtminstone mätt i antalet individer, de mindre hjortdjuren, särskilt vitsvanshjort (*Odocoileus virginianus*; Kojola m.fl., opublicerad). I Sverige har man inte sett något samband mellan populationstätheterna hos det viktigaste bytesdjuret, det vill säga älgen, och revirarealerna, men i områden med hög täthet av rådjur (*Capreolus capreolus*) var vargreviren mindre i storlek (Mattison m.fl. 2013). Antalet vitsvanshjortar beräknas ha ökat tiofalt sedan 1990-talet och stammen uppgår nu till cirka 120 000 individer (Sami Aikio, Naturresursinstitutet). Rådjurspopulationerna har också stärkts betydligt.

Granskningen av bytespopulationernas inverkan på vargrevirens arealer grundar sig på den kombinerade tätheten av älg, vitsvanshjort och rådjur. I Kajanaland hör skogsrenen (*Rangifer tarandus fennicus*) till vargens bytesarter, men dess utbredningsområde är litet. Därtill utgjorde skogsrenen en mindre del av vargens bytesbiomassa än älgen, till och med i slutet av 1990-talet, när skogsrenpopulationen var väsentligt större än i dag (Kojola m.fl. 2004). Vildsvin (*Sus scrofa*) har ökat de senaste åren och brett ut sig till nya områden, men populationsstorleken är tills vidare liten jämfört med vitsvanshjort och rådjur.

I Finland är vargrevirens areal något mindre i områden där det finns gott om vitsvanshjort och rådjur, men deras inverkan på revirets storlek är inte lika stark som inverkan av tätheten av rådjur är i Sverige. Detta samband kan bli tydligare, om hjort- och rådjursstammarna förblir täta även i framtiden. I framtiden måste man i teoretiska beräkningar även beakta dynamiken mellan rovdjurs- och bytesdjursstammarna, eftersom växande rovdjursstammar i sin tur kan påverka bytestätheten. I detta sammanhang går man inte in på detta och bedömer inte heller vilka konsekvenser andra stora rovdjur och deras varierande förekomst har på vargens viktigaste bytesdjur.

Beräkningarna av det maximala antalet revir utgick från simuleringar med geodataprogram, som beskrivs närmare i kapitel 7. Ingångsdata var vargrevirens arealer 2017–2020 samt landskapsstrukturen i reviren 2020. Till följd av revirens storlek (t.ex. i genomsnitt 974 km² år 2020) elimineras effekten av småskaliga landskapsdrag. Större tätorter och vattendrag samt i viss mån även huvudvägarnas placering påverkar revirens läge och gränser. Mindre vägar har inga motsvarande effekter. Utifrån en analys av individuella vargars rörlighet har man sett att merparten av vargarna i reviren på finskt territorium gärna rör sig exempelvis längs skogsbilvägar (Gurarie m.fl. 2011).

Före simuleringarna delades Finland in i tre områden utifrån bytesdjursstammarna (figur 9). Mellan dessa områden (A: Norra Österbotten, Norra Savolax, Kajanaland; B: Södra Österbotten; C: Sydvästra Finland) sågs skillnader i vargrevirens arealer, som sannolikt beror på skillnader på tillgången på de viktigaste bytesdjuren (älg, vitsvanshjort, rådjur).



Figur 9. Täthet av den samlade bytespopulationen av älg, rådjur och vitsvanshjort, och delområden som utgår från den samt vargreviren i mars 2020. Källa: Naturresursinstitutet.

Syftet med simuleringen är att slumpmässigt placera ut så många vargrevir som möjligt i Finland utanför renskötselområdet. Placeringen av reviren inbegriper de tidigare beräknade livsmiljöfaktorerna och bytespopulationen, och reviren utnyttjar en så stor del av det tillgängliga skattningsområdet som möjligt. I simuleringen är beräkningsområdet indelat i rutor på 1 x 1 km (celler), med information om livsmiljöfaktorerna och bytestätheten.

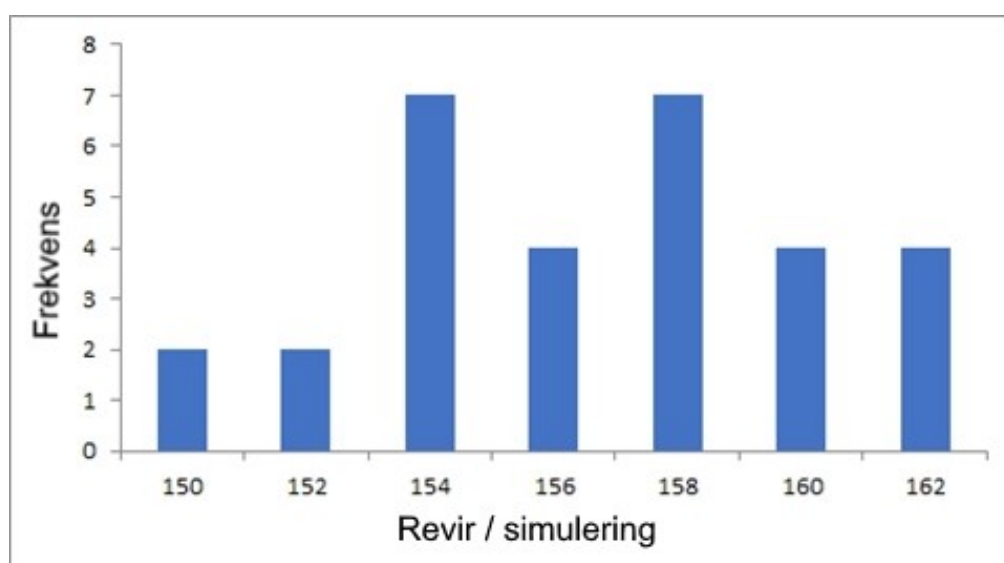
Simuleringen utgår från arealkategorier för reviren enligt bytestätheten (tabell 2). Kategorierna har upprättats enligt läget år 2020.

Tabell 2. Bytestätheter och vargrevirens arealer 2020.

Bytestäthet (indiv./1 000 ha)	Revirets areal (km ²) (min.–max.) 2020
0–10	700–1 400
10–30	700–1 200
>30	500–1 000

Utifrån läget 2020 (figur 9) definierades premisserna så att en cell på 1 x 1 km inte kan tillhöra ett revir om den går in på ett vattendrag med en areal på minst 10 km² eller en tätort med en areal på över 15 km² eller med fler än 10 000 invånare. Rutor där vattendragens och tätorternas sammanlagda andel av arealen är över 30 procent kan inte heller tillhöra ett revir. I denna simulering användes relativt kraftiga omgivningsfaktorer som begränsade revirens placering. Med dessa regler och begränsningar ger simuleringen, utifrån omgivningsstrukturen och bytestillgången, ett teoretiskt maximalt antal på 150–162 revir, med den största sannolikheten för 154 respektive 158 revir (figur 10).

Premisserna definierades främst utifrån den rådande situationen eftersom det är omöjligt att förutse till exempel eventuella förändringar i bytestillgången. Med fortsatt täta populationer av små hjorddjur i sydvästra Finland, som sprider sig även mer om snöförhållandena blir lättare, kan arealerna på vargreviren förväntas minska. Över tid kan reviren bli mindre också i synnerhet i sydvästra Finland utan att bytespopulationerna ökar jämfört med nuläget. Denna utveckling leder till att den teoretiska ekologiska bärkraften antas vara större än vad simuleringarna enligt läget 2020 ger vid handen. Om bytesstammarna däremot minskar betydligt jämfört med situationen i dag, kan den ekologiska bärkraften på grund av de växande reviren bli mindre än enligt beräkningarna utifrån läget 2020.

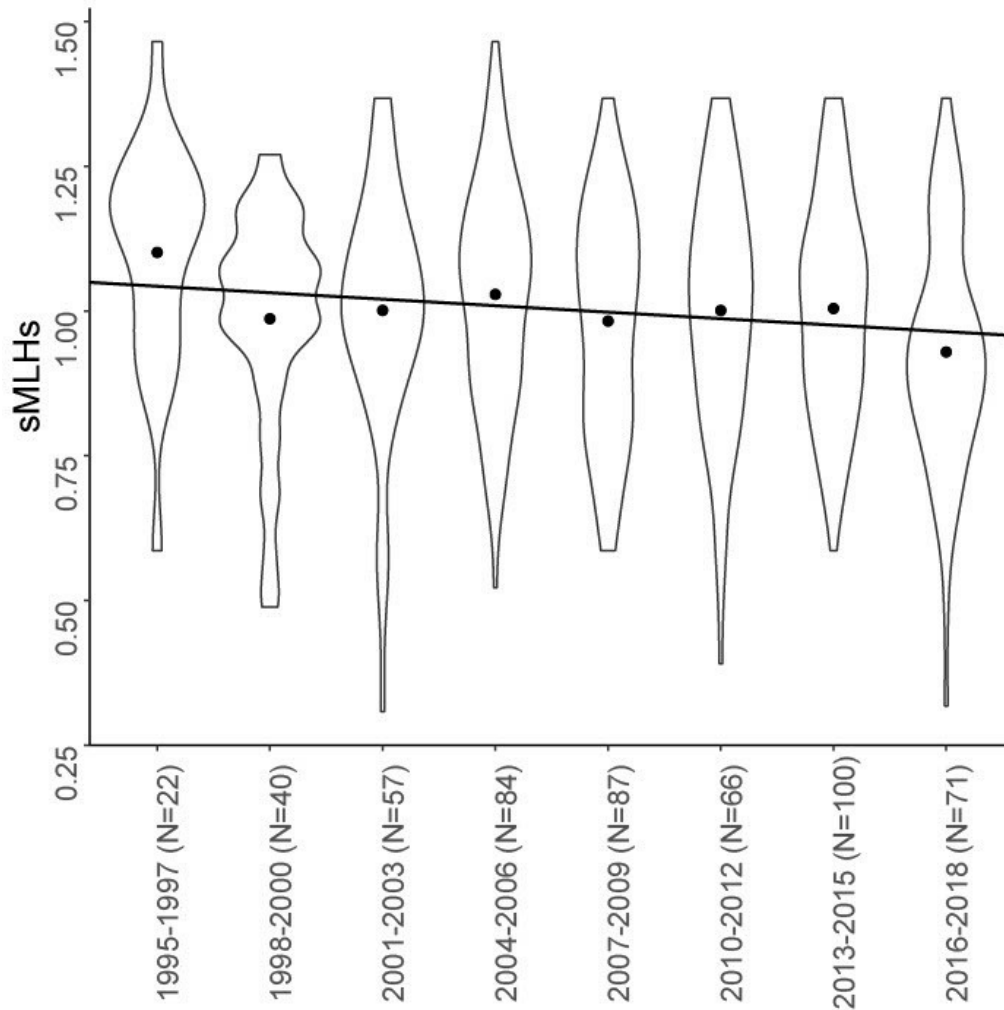
**Figur 10.** Sannolikhetsfördelningen för det simulerade maximala antalet revir utifrån revirarealerna år 2020 och begränsningarna på placeringen (se text). Källa: Naturresursinstitutet.

Ett alternativt scenario, där revirens storlek antas eventuellt minska i områden (se avsnitt 6.2) med gott om små hjortdjur (jfr Mattison m.fl. 2013), ger ett teoretiskt maximalt antal revir som är cirka 25 procent större än i simuleringarna som bygger på läget under 2020.

3.3. Vargstammens genetiska livskraft och referensvärden

3.3.1. Variationer i genetisk mångfald och inavelsgrad i mikrosatellitdata

Den finska vargstammen har förlorat genetisk variation under de två senaste decennierna. Av generationssorterade data från vävnadsprov kan man se att standardiserad individuell heterozygositet (sMLHs, eng. *Standardised multilocus heterozygosity*) har minskat något ($Y = -0,011x + 1,054$; $R^2 = 0,013$; $t = -2,620$ $p = 0,009$) från år 1995 till ingången av 2018 (figur 11). Heterozygositet är ett mått på den genetiska variationen i en population och den beskriver olikheten av dna vid en specifik locus. Förlust av heterozygositet sågs redan i en tidigare studie där individernas födelseår i de data som användes inföll mellan 1995 och 2008 (Jansson m.fl. 2012), och enligt den nu gjorda analysen har förlusten fortsatt efter 2008. Förlusten av standardiserad heterozygositet verkar i huvudsak ha skett mellan de två första generationerna (1995–2000) och de två sista generationerna (2013–2018) i dessa data. Nedgång i den individuella heterozygositeten är ett tecken på ökande inavel, vilket över tid leder till förlust av genetisk variation. Takten på den genetiska variationsförlusten verkar vara mycket långsam, men den ger anledning till oro om trenden fortsätter över en längre tid. Med beaktande av den finska vargpopulationens historiska (Jansson m.fl. 2012) och nuvarande (se avsnitt 3.3.2.) förbindelser med populationerna i såväl Ryssland som Skandinavien, kan den nedåtgående trenden hos varg avspegla en mer allmän förlust av genetisk variation inom ett större geografiskt område. Detta överensstämmer med den även nedgång i genetisk variation som observerats hos vargar i Europa (Dufresnes m.fl. 2018).



Figur 11. De finländska vargarna har förlorat genetisk variation under perioden 1995–2018. Figuren visar heterozygositetsgraden hos individerna i vävnadsprovdata (sMLHs, eng. *Standardised multilocus heterozygosity*) per generation (N = 527). Generationerna har bildats utgående från födelseåren. Trendlinjen har dragits via medelvärdet för datapunkterna under perioden. Källa: Naturresursinstitutet och Uleåborgs universitet.

En liten nedgång i den genetiska variationen kan ses även de senaste åren. Utifrån uppföljningsdata om populationsuppföljningen från de senaste sex åren, huvudsakligen bestående av spillningsprover, beräknades följande två mått för den genetiska mångfalden: förväntad heterozygositet (eng. *Observed heterozygosity*, H_s) och allelmångfald (eng. *Allelic richness*, A_R). Resultaten visar att de finländska vargarnas förväntade heterozygositet var åren 2014–2020 på samma nivå (0,67–0,68) som i början av årtusendet (1998–2009: 0,62–0,69). Däremot uppvisade den en nedgång jämfört med åren 1995–1997 (0,75) (Jansson m.fl. 2012), då den var lika hög som i de stora vargpopulationerna i Nordamerika (0,73–0,75; Carmichael m.fl. 2007). För närvarande är den förväntade heterozygositeten på samma nivå som i vargpopulationerna i europeiska Ryssland, Centraleuropa och Karpaterna (0,60–0,67; Aspi m.fl. 2009; Sastre m.fl. 2011; Kloch m.fl. 2021). Värdena för vargpopulationerna på Apenninska halvön och Pyreneiska halvön är däremot lägre (0,53–0,57; Sastre m.fl. 2011, Fabbri m.fl. 2014).

Den indikator för genetisk variation som snabbast reagerar då populationen minskar är allelmångfald, som uppvisar en lindrig nedgång över de senaste sex åren, från provinsamlingsperioden 2015–2016 (6,49) till perioden 2017–2018, varefter den har hållits på en lägre nivå

(6,22–6,28, tabell 3, figur 12). Allelmångfalden är större än hos vargpopulationerna på Apenninska halvön och Pyreneiska halvön (5,0–5,5: Fabbri m.fl. 2014, Sastre m.fl. 2011), men mindre än hos de ryska populationerna (8,8: Sastre m.fl. 2011).

Tabell 3. Nyckeltal för vargstammens genetiska variation i Finland och för inavel utifrån stamberäkningsdata (N = 979). Källa: Naturresursinstitutet.

Insamlingsperiod	Antal individer (N)	Heterozygositet (H _s)	Antal alleler (A)	Allelmångfald (A _R)	Inavelskoefficient (F _{is})
2014–2015	98	0,678	6,4	6,27	0,018
2015–2016	123	0,675	6,8	6,49	0,005
2016–2017	147	0,683	6,6	6,34	-0,007
2017–2018	138	0,670	6,5	6,22	-0,013
2018–2019	230	0,679	6,7	6,28	-0,002
2019–2020	243	0,675	6,8	6,27	0,016

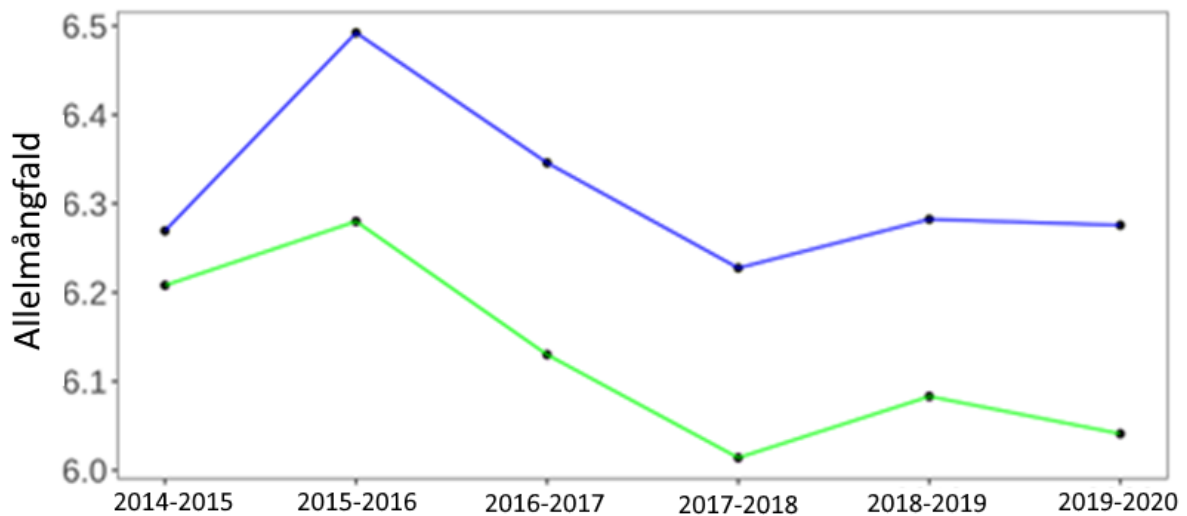
Eftersom en ojämn geografisk fördelning av proverna mellan åren kan påverka allelmångfalden, gjordes ett geografiskt harmoniserat urval ur stamuppföljningsdata. I detta urval godkändes endast de kommuner (N = 74) som representerades av 2–6 insamlingar från perioden 2014–2020. I det harmoniserade urvalet är allelmångfalden under hela perioden lägre än i hela dataunderlaget (tabell 4), vilket var förväntat eftersom den regionala täckningen är mindre. Allelmångfalden uppvisar dock samma trend i det harmoniserade urvalet som i hela dataunderlaget, med andra ord en nedgång mellan åren 2016 och 2018, varefter den stabiliseras till en lägre nivå än den ursprungliga (tabell 4, figur 12). Nedgången var statistiskt signifikant ($R^2 = 0,65$; $F = 7,50$; $p = 0,05$). Allelförlusten sammanfaller med den stamvårdande jakten åren 2015 och 2016 (se avsnitt 6.1.1. figur 24). Under dessa år fälldes ett antal vargar genom stamvårdande jakt samt på skadebaserade dispenser och polisorder (tot. 107 individer). År 2017 fälldes många vargar särskilt med skadebaserade dispenser. Det kraftiga jaktuttaget under dessa år och den därav följande populationsminskningen (se avsnitt 1.3. figur 1) bidrog eventuellt till den observerade förlusten av genetisk variation. När man tar ut individer från en liten population, föreligger en stor risk för förlust av genetisk variation och särskilt av sällsynta alleler (Allendorf 1986). Det är svårt att återfå variationen om populationen inte får in migranter från en population med en annan genetisk variation än den som blivit kvar i den lokala vargstammen. Allelmångfalden har inte återgått till den ursprungliga nivån trots att jakttrycket därefter inte har varit lika stort, och prover har tillvaratagits från ett större område, vilket kan innebära att Finland inte får ett tillräckligt tillskott av nya individer från en population där den genetiska variationen är större eller åtminstone avviker från den finska populationen. Granskningens tidsspann är dock för kort och det behövs mer forskningsdata om individernas rörelser för att göra noggrannare slutsatser.

Nedgången i allelmångfalden kan på längre sikt leda till förlust av populationens evolutionära potential, genom att genetisk variation är grunden för naturligt urval (Allendorf & Luikart 2007). Stor allelmångfald till exempel i de gener som styr immunförsvaret ökar populationens

förmåga att bekämpa smittämnen (Edwards & Hedrick 1998). Därför anses allelmångfald vara ett av de viktigaste måtten för populationens livskraft.

Tabell 4. Nyckeltal för vargstammens genetiska variation i Finland och för inavel utifrån data från det harmoniserade urvalet (N = 840). Källa: Naturresursinstitutet.

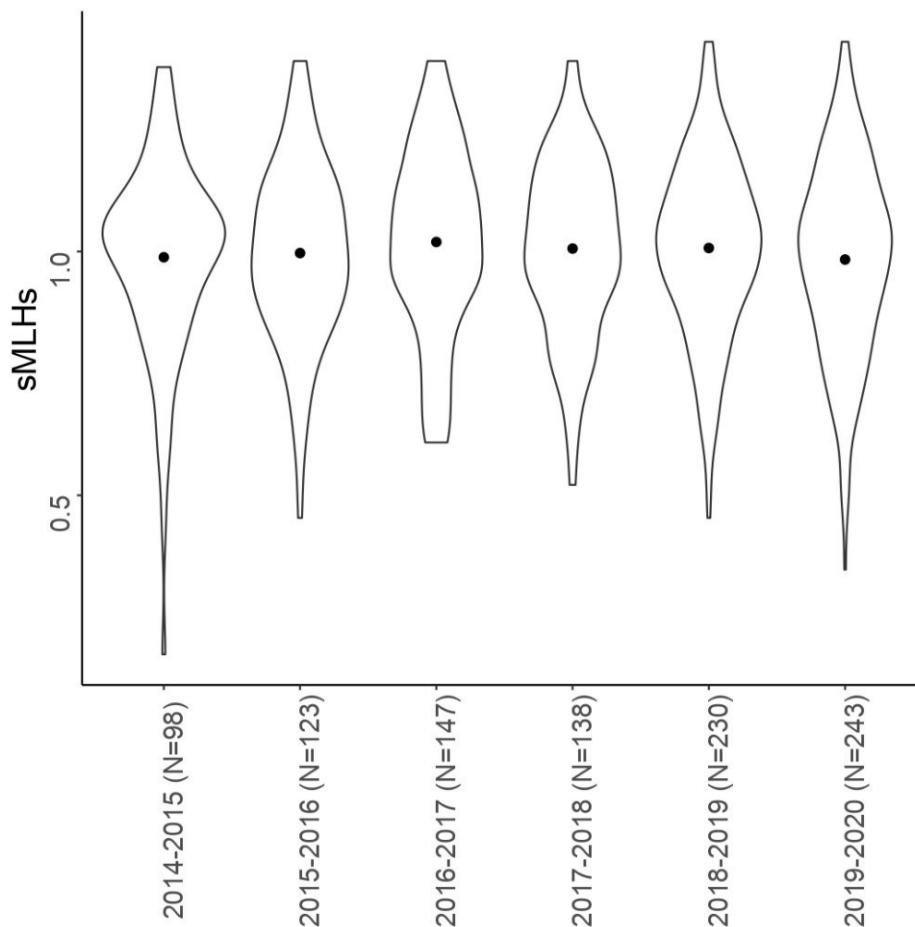
Insamlings-period	Antal individer (N)	Heterozygositet (Hs)	Antal alleler (A)	Allelmångfald (A _R)	Inavelskoefficient (F _{IS})
2014–2015	98	0,678	6,4	6,27	0,018
2015–2016	123	0,675	6,8	6,49	0,005
2016–2017	147	0,683	6,6	6,34	-0,007
2017–2018	138	0,670	6,5	6,22	-0,013
2018–2019	230	0,679	6,7	6,28	-0,002
2019–2020	243	0,675	6,8	6,27	0,016



Figur 12. Utveckling av allelmångfalden (A_R) i den finska vargpopulationen 2015–2020. Den övre kurvan (blå) illustrerar hela dataunderlaget från stamberäkningarna, den under kurvan (grön) uttrycker det geografiskt harmoniserade urvalet. Källa: Naturresursinstitutet.

I den finska vargstammen konstaterades ingen betydande inavelspåverkan. Inavelsgraden beräknades med den vanligaste indikatorn (F_{IS}). Ett värde nära noll innebär att ingen inavel har uppdragats i populationen, och ett positivt värde betyder att det finns fler homozygota individer i populationen än väntat. En homozygot saknar genetisk variation i ett specifikt locus, det vill säga den har två likadana alleler av en gen. Metoden är dock känslig för inbördes släkttband mellan individer, så att ett stort antal nära släktingar i ingångsdata höjer värdet utan att det egentligen handlar om inavel. Åren 2015–2019 låg värdena nära noll. Endast under den första (2014–2015) och den senaste (2019–2020) insamlingsperioden var inavelsgraden lindrigt

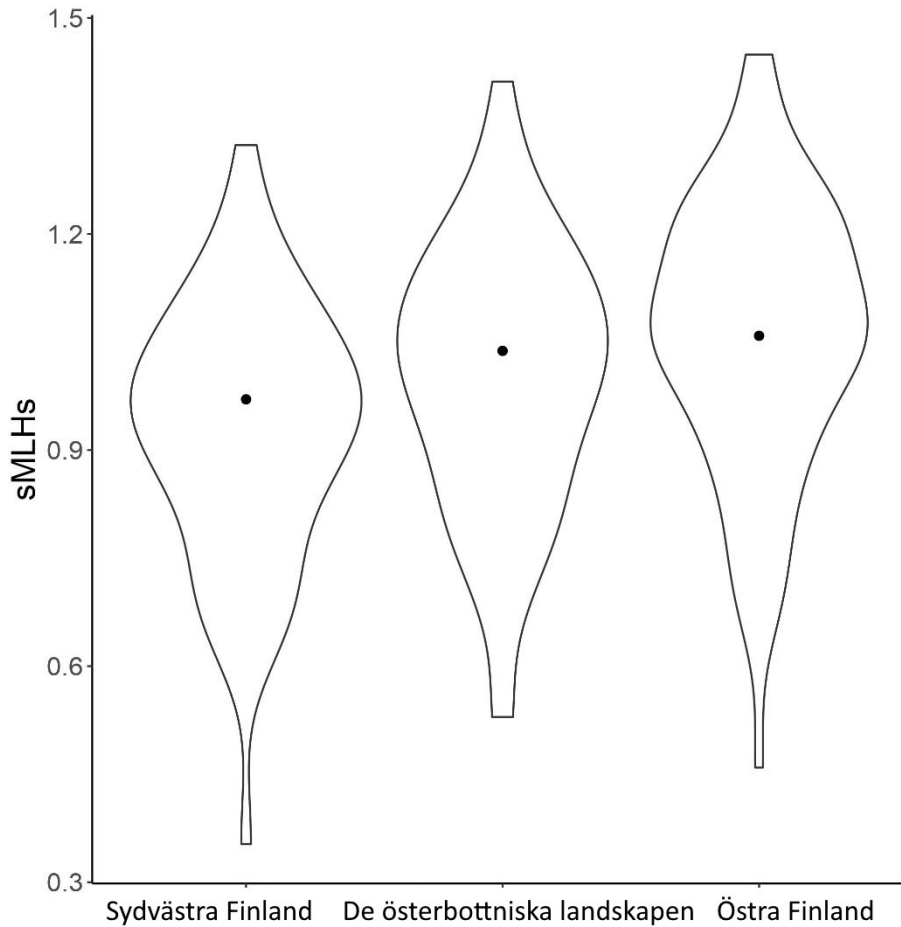
förhöjd. Det avvikande värdet för den senaste insamlingsperioden kan bero på att prover samlades in från en större del av vargreviren än tidigare (insamlingsområdet utvidgades med 16 kommuner). Det är möjligt att vargarna i de nya insamlingsområdena var närmare besläktade med varandra än genomsnittet, och då är det förhöjda värdet inte nödvändigtvis en indikator på ökande inavel i populationen över tid. Enligt regressionsanalys är inavelsökningen inte statistiskt signifikant. Detta resultat stöds också av att den genomsnittliga individuella heterozygositeten verkar ha legat på samma nivå åren 2014–2020 (figur 13). Det bör dock noteras att betydande förändringar i den genetiska variationen oftast sker över en lång tid, för vilket tidsintervallet i det aktuella dataunderlaget (sex år) är för kort. Heterozygositeten hos vissa individer är mycket låg (de lägsta värdena i figurerna 11 och 13, "fiolens svansar"), vilket tyder på att nära besläktade individer parar sig med varandra åtminstone i någon del av populationen.



Figur 13. Finländska vargars heterozygositet (sMLHs, eng. *Standardised multilocus heterozygosity*) har varit oförändrad åren 2014–2020. Ingångsdata i beräkningarna är stamberäkningsdata som huvudsakligen innehåller icke-invasiva prover. Punkten betecknar medelvärdet för perioden. Källa: Naturresursinstitutet.

I heterozygositetsgraden observerades geografiska skillnader mellan östra Finland, de österbottniska landskapen och sydvästra Finland (envägs-ANOVA: $F(2,190) = 7,92$, $p < 0,0005$). En närmare granskning visar att vargarna i sydvästra Finland har lägst heterozygositet och vargarna i östra Finland har högst; vargarna i de österbottniska landskapen faller mellan dessa två ytterligheter (figur 14). Skillnaden var statistiskt signifikant mellan sydvästra Finland och östra Finland, då signifikansgränsen var 0,05 (post-hoc-testet Tukey B), men inte mellan de österbottniska landskapen och två andra områdena (figur 14). Detta innebär att vargar parar sig

med släktingar betydligt oftare i sydvästra Finland än i östra Finland. Naturresursinstitutets terrängobservationer och tidigare genetiska analyser (Granroth Wilding 2017) bekräftar att släktskapsparning har förekommit i regionen. Som förväntat är den genomsnittliga heterozygositeten högre i östra Finland med tanke på att nya individer vandrar in från Ryssland. Däremot har vargar brett ut sig permanent till sydvästra Finland först på 2000-talet. Släktskapsparningar blir vanligare när djur sprider ut sig till ett nytt område, eftersom det kan vara nästan omöjligt att undvika nära släktingar då djuren väljer förökningspartner ur en liten pool av potentiella partner (Liberg m.fl. 2005; Räikkönen m.fl. 2009). I regel parar sig vargar ändå ogärna med nära släktingar (vonHoldt m.fl. 2008; Geffen m.fl. 2011).

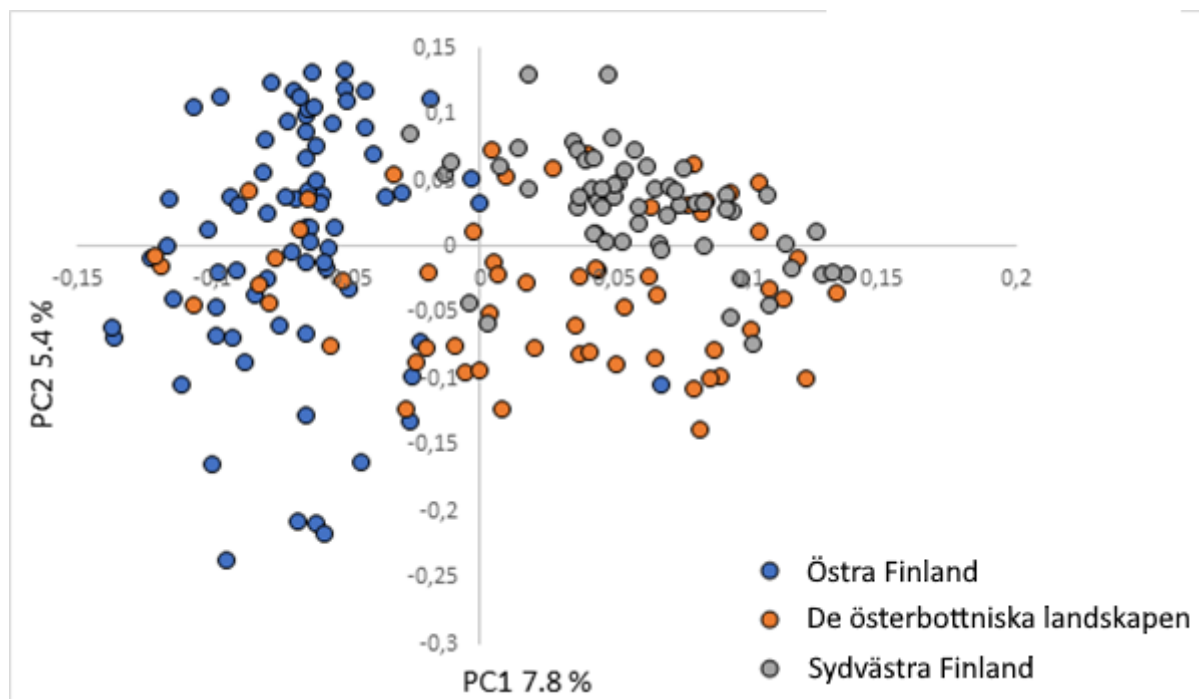


Figur 14. Variation i den individuella heterozygositeten (sMLHs) hos varg på tre geografiska områden: Östra Finland (N = 75), de österbottniska landskapen (N = 60) och sydvästra Finland (N = 58). Ingångsdata är stamberäkningsdata 2019–2020. Punkten betecknar medelvärdet för regionen. Minskande heterozygositet är ett tecken på ökande inavel. Källa: Naturresursinstitutet.

3.3.2. Den genetiska strukturen och flyttrörelsen hos vargpopulationerna i Fennoskandinavien

Enligt genetiska data är den finska vargstammen en enhetlig population som inte verkar vara uppdelad i delpopulationer. Detta resultat erhöles genom att analysera stamberäkningsdata om den senaste insamlingsperioden (2019–2020) med två olika metoder, nämligen principalkomponentanalys och bayesiansk klusteranalys (med programmet STRUCTURE).

Utifrån principalkomponentanalys kan man dock urskilja en viss geografisk gruppering av individerna 2019–2020 (figur 15). Vargarna i östra och sydvästra Finland är i viss mån genetiskt olika, medan vargarna i de österbottniska landskapen är delvis genetiskt överlappande med vargarna i andra regionerna. Överlappningen visar att den genetiska variationen hos individer är likartad bland individerna i respektive region. Även tidigare har man sett successiv genetisk differentiering bland de finska vargarna till följd av de geografiska avstånden (Aspi m.fl. 2006). Vargarna är alltså desto mer avlägset besläktade med varandra, ju längre det geografiska avståndet är, trots att populationen inte är uppdelad i delpopulationer. Kartan över vargreviren (avsnitt 6.2.1. figur 33) åskådliggör hur reviren är belägna som ett band från östra Finland via de österbottniska landskapen till sydvästra Finland. Det är alltså den sannolika vandringsrutten för vargarna mellan dessa områden.

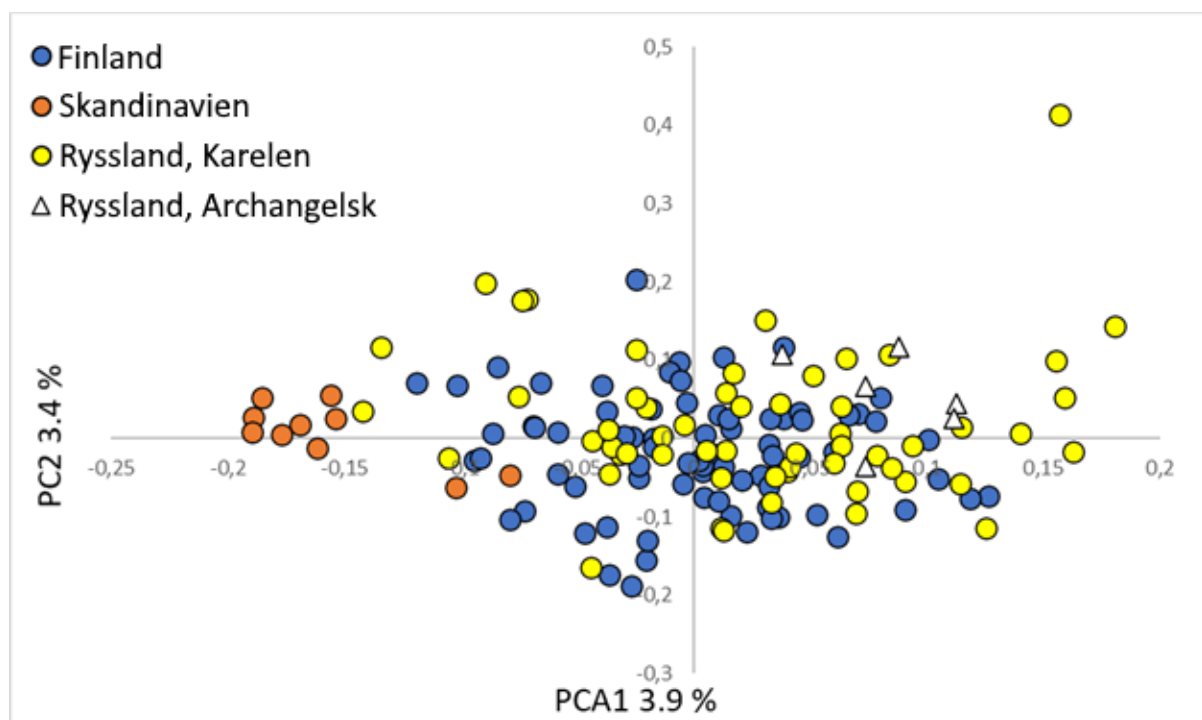


Figur 15. Principalkomponentanalys av finländska vargar i stamberäkningsdata 2019–2020. Individerna har delats in i följande geografiska regioner enligt insamlingsställe: Östra Finland (N = 75), de österbottniska landskapen (N = 60) och sydvästra Finland (N = 58). Källa: Naturresursinstitutet.

Eftersom många genetiska program (som STRUCTURE) är känsliga för att ingångsdata innehåller många individer som är släkt med varandra, flera generationer och inavel, rensades dataunderlaget på dessa faktorer genom att 1) stryka nära besläktade individer från stamberäkningsdata och 2) från de finska vargarna ta med endast de reproducerande djuren (alfadjuren) från ett år. Då nära släktingar (föräldrar–avkomma, helsyskon) ströks ur dataunderlaget framgick det att största delen av de finländska vargarna är nära släkt med varandra. Efter rensningen

kvarstod 77 av 697 individer. Att inkludera de reproducerande vargarna rensar inte nödvändigtvis bort de närbesläktade djuren, men det minskar åtminstone antalet familjer och överlappande generationer. Alfadjuren från 2018 användes, eftersom det från detta år fanns mest genotypdata om alfadjuren (N = 27).

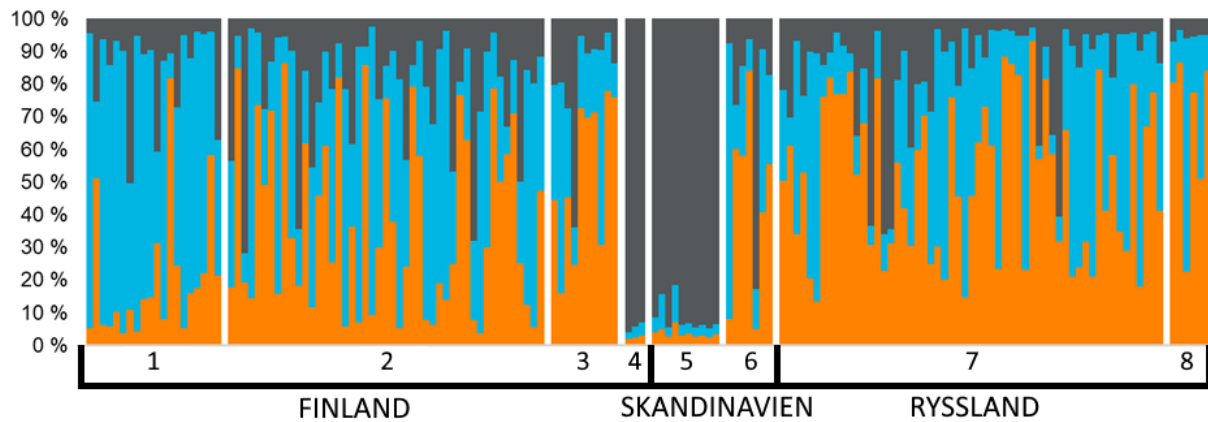
Från principalkomponentanalysen uppdagades ingen tydlig geografisk struktur mellan vargpopulationerna i Ryssland och i Finland, då analysen gjordes på finska vargar som rensats på nära släktingar (N = 77, figur 16). De skandinaviska vargarna bildade en i viss mån separat grupp från de övriga vargarna. Visserligen är skillnaden inte stor, vilket kan förklaras med att antalet prover från den skandinaviska populationen är litet och de äldsta proverna är från den tid då vargstammen i Sverige återhämtade sig från lokalt utdöende genom vargimmigration från Finland/Ryssland (Åkesson m.fl. 2016). De finska och de ryska vargarna överlappar varandra i figuren, vilket tyder på genetiska likheter.



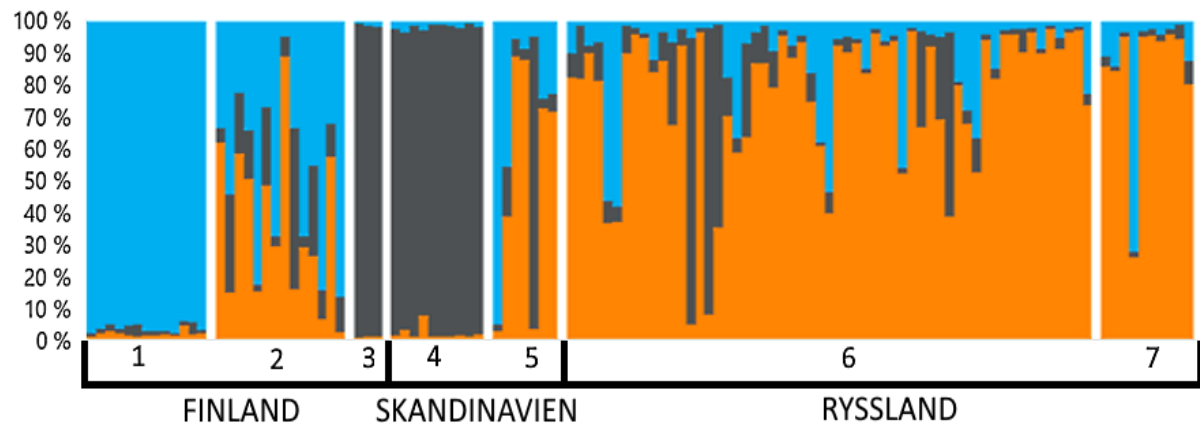
Figur 16. Principalkomponentanalys av skandinaviska (N = 10), ryska (Karelen N = 57, Archangelsk N = 6) och finska vargar, som rensats på nära släktingar (N = 77). Källa: Naturresursinstitutet och Uleåborgs universitet.

När vargar som rensats på nära släktingar (N = 77) eller enbart alfadjur för ett år i stamberäkningsdata (2018–2019, N = 27) analyserades med programmet STRUCTURE mot ryska och svenska vargar, var utfallet för bägge alternativen att det mest sannolika antalet populationer är tre (K = 3). I analysen kunde man genetiskt åtskilja individer från olika länder till egna populationer, även om individerna inte tydligt hörde till en viss population, utan uppvisade tecken på genetisk blandning av populationerna (eng. *admixture*, figurerna 17 och 18). Skandinaviska vargar utgör den tydligaste egna gruppen, och därmed är det relativt enkelt att identifiera ursprunget på de immigranter som kommit till Finland (mörkgrå stolpar i figurerna 17 och 18). Vargarna i Finland och Ryssland uppvisar mer genetisk blandning, men i den finska vargstammen syns viss geografisk skiftning, så att vargarna i västra Finland, särskilt de reproducerande vargarna i sydvästra Finland, ser ut att bilda en egen grupp (mest blått, figurerna 17 och 18), medan vargarna i östra Finland och Lappland mer liknar de ryska vargarna (blått med inslag av orange). Det bör noteras att en del av de reproducerande individerna (alfadjuren) är genetiskt

helt eller delvis lika ryska vargar. Likheterna mellan finska och ryska vargar har observerats även i en studie av variation i hela arvsmassan (Smeds m.fl. 2020). Detta visar på de starka förbindelserna mellan vargstammarna i Finland och i Ryssland.



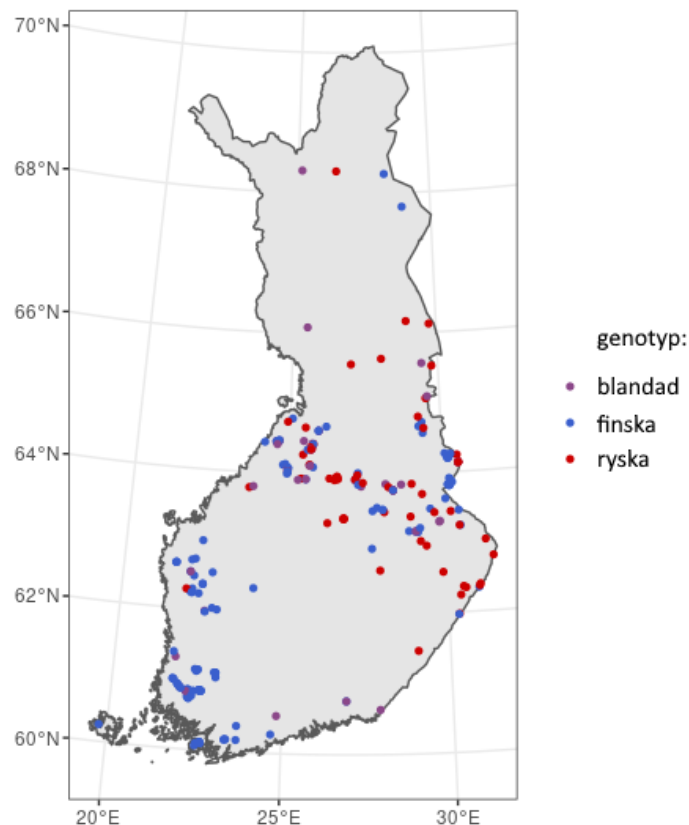
Figur 17. De finska vargarna som rensats på nära släktingar (N = 77) analyserades med programmet STRUCTURE mot svenska och ryska vargar, vilket gav den största sannolikheten för tre populationer. De tre färgerna beskriver med vilken sannolikhet (y-axeln) varje individ (stolparna) hör till de tre populationerna. De finska vargarna som rensats på nära släktingar har indelats i följande geografiska områden: 1) västra Finland (N = 20), 2) östra Finland (N = 47) och 3) Lappland (N = 10). Dessutom omfattar analysen 4) vargar som identifierats som immigranter från Skandinavien till Finland (N = 3), 5) prover från skandinaviska vargar (N = 10), 6) prover tillvaratagna i Sverige från identifierade immigranter från Finland/Ryssland (N = 7) samt prover tillvaratagna i Ryssland 7) i Karelen (N = 57) och 8) Archangelsk (N = 6). Källa: Naturresursinstitutet och Uleåborgs universitet.



Figur 18. Finska alfavargar från 2018 (N = 27) analyserade med programmet STRUCTURE mot svenska och ryska vargar, vilket gav den största sannolikheten för tre populationer. De tre färgerna beskriver med vilken sannolikhet (y-axeln) varje individ (stolparna) hör till de tre populationerna. 1) Sydvästra Finland (N = 13), östra Finland (N = 14), 3) prover tillvaratagna från identifierade immigranter från Sverige till Finland (N = 3), 4) prover från svenska vargar (N = 10), 5) prover tillvaratagna i Sverige från identifierade immigranter från Finland/Ryssland (N = 7) samt prover tillvaratagna i Ryssland 6) i Karelen (N = 57) och 7) Archangelsk (N = 6). Källa: Naturresursinstitutet och Uleåborgs universitet.

Trots de starka förbindelserna mellan vargstammarna i Finland och i Ryssland utgör de dock inte en enhetlig population. Det framgår förutom av de ovan nämnda STRUCTURE-resultaten även av RUBIAS-analyserna, där man utvärderade den genetiska sannolikheten för att individerna i stamberäkningsdata (N = 697) hör till den finska, ryska eller skandinaviska vargstammen. Utifrån analysresultaten kunde ~50 procent av vargarna i stamberäkningsdata genetiskt identifieras som finska (s.k. sydvästfinska vargar, se nedan), ~31 procent kunde identifieras som ryska, ~1 procent som skandinaviska och övriga 19 procent hade blandad genotyp. Vargar som utifrån sin genotyp har identifierats som finska påträffas främst i sydvästra Finland, medan individer som genetiskt identifierats som ryska påträffas i de östra och norra delarna av landet (figur 19). Inflyttningen av vargar som är genotypiskt ryska verkar inte nå till sydvästra Finland.

Sammanlagt fem vargar identifierades som skandinaviska mellan åren 2014–2020. Ett gemensamt drag hos dessa fem individer var en låg individuell heterozygositet (medelvärde 0,65 jämfört med populationsmedelvärdet ~1). Den skandinaviska vargstammen är som känt inavelspåverkad, vilket avspeglas som högre valpdödlighet under vintern (Liberg m.fl. 2005) och som skelettmisbildningar (Räikkönen m.fl. 2006).



Figur 19. Lokalisering i Finland av individer som utifrån sin genotyp identifierats som finska eller ryska. Proverna har tillvaratagits under insamlingsperioden 2019–2020. Inga skandinaviska vargar påträffades i materialet från denna insamlingsperiod. Källa: Naturresursinstitutet och Uleåborgs universitet.

Det är svårt att exakt uppskatta vargimmigrationen från Ryssland till Finland med hjälp av genetiska data på grund av de nära kopplingarna mellan stammarna. Vid beräkningar av antalet immigranter mellan vargpopulationerna i Finland och Ryssland, med programmet Genepop och antalet nya individer i stamberäkningsdata för varje år under insamlingsperioden (2014–2020) som ingångsdata, erhöles migrationsvolymen 2,26 individer per generation. Det uppskattade antalet invandrare per generation åren 2007–2009 låg i samma storleksordning, 1,2 individer per generation (Jansson m.fl. 2012), och den tidigare immigrationen uppskattades till 3,0 individer per generation (Aspi m.fl. 2009). Denna metod gör dock många antaganden om beskaffenheten hos ingångsdata; till exempel bör det råda HW-jämvikt i den genotypade populationen. Programmet BayesAss gör inga antagningar om HW-jämvikt och möjliggör även utredning av migrationens riktning mellan länderna. Enligt resultaten var 6–21 procent av den årliga vargpopulationen i Finland invandrare från Ryssland, vilket motsvarar 10–23 individer i generationen (tabell 5). Migrationen från Finland till Ryssland var 2–7 procent, vilket motsvarar 1–2 individer per generation.

Tabell 5. Andelen individer som rör sig mellan vargpopulationerna i Finland och Ryssland i förhållande till individantalet i populationen per generation, enligt analys med programmet BayesAss. Spridningen anges inom parentes och de avrundade individantalen inom hakparenteser. Ingångsdata är de nya individerna för respektive insamlingsperiod. Källa: Naturresursinstitutet och Uleåborgs universitet.

Insamlingsperiod	Migrationsriktning	
	Ryssland → Finland	Finland → Ryssland
2014–2015	0,181 (0,0167) [~18]	-
2015–2016	0,212 (0,015) [~23]	0,029 (0,0261) [~1]
2016–2017	0,131 (0,026) [~15]	0,076 (0,050) [~2]
2017–2018	0,149 (0,018) [~12]	0,018 (0,016) [~1]
2018–2019	0,064 (0,013) [~10]	-
2019–2020	0,172 (0,017) [~23]	-

3.3.3. Den finska vargstammens effektiva populationsstorlek

Effektiv populationsstorlek (eng. *Effective population size*, N_e) användes för att beräkna den minsta populationsstorleken för varg i Finland som behövs för att trygga stammens genetiska livskraft på kort och lång sikt. Som ingångsdata i beräkningarna användes såväl data från stamberäkningarna som helgenomdata. Vid beräkning av kvoten mellan effektiv och faktisk populationsstorlek (N_e/N_c) jämfördes estimaten för den effektiva populationsstorleken med den genomsnittliga populationsstorleken från föregående år (stamberäkningsdata) respektive från föregående generation (helgenomdata), eftersom den använda metoden beräknar den effektiva populationsstorleken för föräldrarna i generationen. Vid användning av stamberäkningsdata varierade både den effektiva populationsstorleken (N_e) och kvoten mellan effektiv och faktisk populationsstorlek (N_e/N_c) mellan insamlingsperioderna (tabell 6). Det förstnämnda

värdet varierade inom intervallet ~40–51 och det senare inom 0,156–0,264. Resultaten för kvoten N_e/N_c överensstämde med förändringen i allelmångfalden över tid (tabell 4, figur 12), så att relationstalet genast sjönk efter uppföljningsåret 2015–2016, då den senaste stamvårdande jakten genomfördes. Relationstalet (N_e/N_c) har visat uppgång de två senaste åren, vilket tyder på en tillväxt av den reproducerande populationen. Det senaste estimatet utifrån stamberäkningsdata för 2019–2020 varierade inom intervallet 41,7–60,5 och de motsvarande relationstalen var 0,200–0,290.

Tabell 6. Den effektiva populationsstorleken i vargstammen i Finland under insamlingsperioden 2014–2020. Den effektiva populationsstorleken bedömdes med tre metoder; i tabellen anges variationsintervallet och medelvärdet för varje metod. N_c = beståndsstorlek, N_e = effektiv populationsstorlek, N_e/N_c = kvot mellan effektiv och faktisk populationsstorlek enligt medelvärdet för N_e . Källa: Naturresursinstitutet.

Insamlingsperiod	N_c föregående vår	N_e	N_e medelvärde	N_e/N_c medelvärde
2014–2015	147,5	36,9–41,0	39	0,264
2015–2016	232,5	46,2–52,2	48,63	0,209
2016–2017	292,5	42,0–52,2	45,5	0,156
2017–2018	223	34,9–45,4	39,77	0,178
2018–2019	202,5	37,6–52	44,47	0,220
2019–2020	215	41,7–60,5	50,93	0,237

Helgenomdata delades in i följande tre delar för estimering av den effektiva populationsstorleken: samtliga data ($N = 95$), reproducerande individer ($N = 20$) och tre års data, vilket i stort sett motsvarar vargarnas beräknade generationslängd på 3,4 år (Aspi m.fl. 2006). Eftersom alleler som är sällsynta i dataunderlaget kan ge missvisande estimat, användes tre olika kriterier för att rensa data på dessa alleler vid estimeringen av den effektiva populationsstorleken (MAF, eng. *minimum allele frequency*). Utifrån helgenomdata varierade estimaten för den nuvarande vargstammens effektiva populationsstorlek inom intervallet 13,0–25,0 utifrån data om 20 reproducerande individer, inom 35,0–42,7 utifrån samtliga data och inom 26,9–32,1 utifrån data från 2013–2016. I de fortsatta analyserna används endast den senaste generationen i dataunderlaget (2013–2016), eftersom estimaten för de övriga treåriga generationerna inte är tillförlitliga på grund av för få data. Kvoten mellan effektiv och faktisk populationsstorlek (N_e/N_c) för generation 2013–2016 var 0,2, vilket stämmer väl överens med de estimerade relationstalen utifrån stamberäkningsdata (tabell 6).

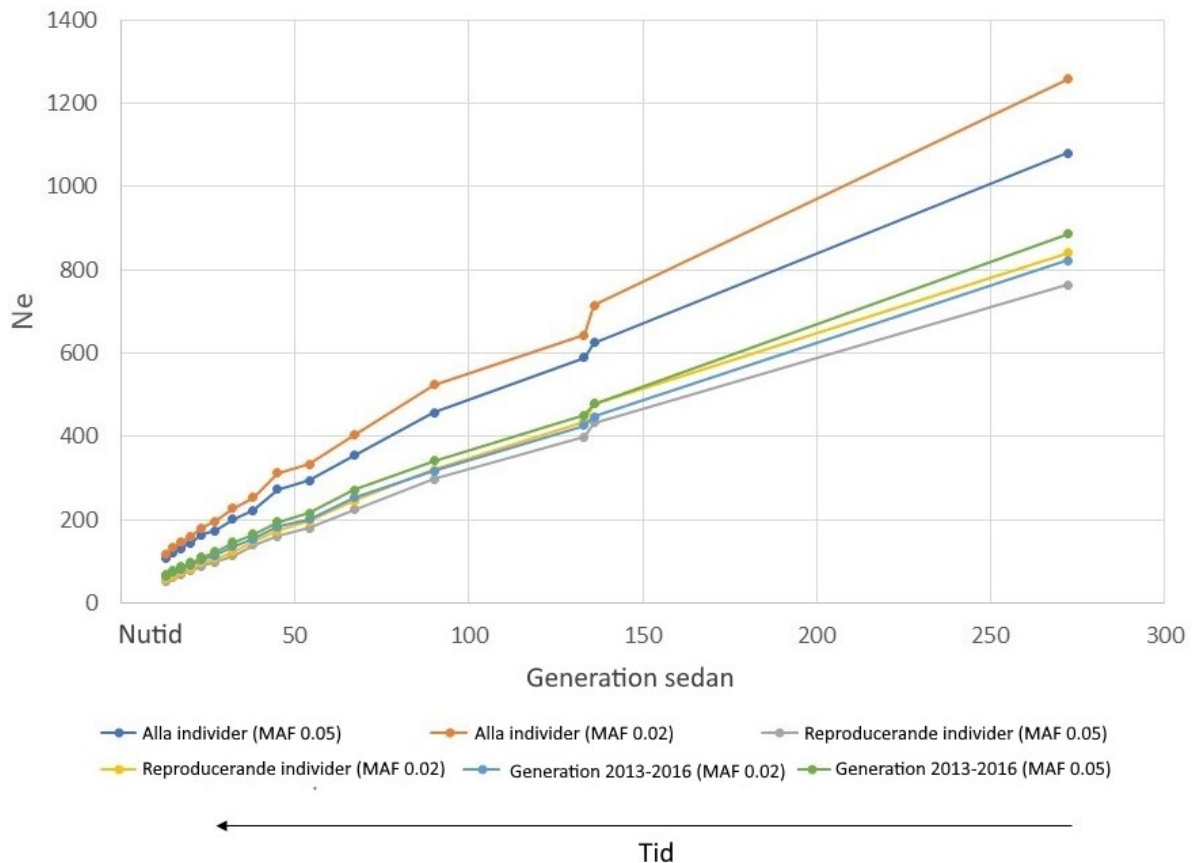
Den effektiva populationsstorleken för den finska vargstammen uppvisade en sjunkande historisk trend oberoende av ingångsdata (helgenomdata, reproducerande individer, generation 2013–2016 och olika MAF kriterier (tabell 7 och figur 20). Antalet reproducerande individer har

minskat med i medeltal fyra vargar per generation, och enligt denna förändringstakt kan antalet reproducerande individer i dag beräknas till 63,6.

Tabell 7. Den historiska förändringen i den finska vargstammens effektiva populationsstorlek enligt estimering från cirka 800 år och 300 varggeneration bakåt i tiden till i dag. Resultaten presenteras för analyser av hela materialet (95 vargar), reproducerande individer (20 vargar) och generation 2013–2016; den historiska förändringen i den finska vargstammens effektiva populationsstorlek enligt estimering från cirka 800 år och 300 varggeneration bakåt i tiden till i dag. Resultaten presenteras för analyser av hela materialet (95 vargar), reproducerande individer (20 vargar) och generation 2013–2016. MAF = minsta allelfrekvens för att rensa ut sällsynta alleler. Källa: Uleåborgs universitet.

Antal år sedan	Antal generationer sedan	Alla individer (MAF 0,05)	Alla individer (MAF 0,02)	Reproducerande individer (MAF 0,05)	Reproducerande individer (MAF 0,02)	2013–2016 (MAF 0,05)	2013–2016 (MAF 0,02)
39	13	107	119	54	58	65	69
45	15	120	133	62	67	76	80
51	17	132	146	69	74	82	87
60	20	144	160	77	83	92	97
69	23	164	181	89	97	104	111
81	27	174	197	99	107	115	123
96	32	201	227	114	124	137	146
114	38	223	254	139	150	155	166
135	45	274	312	161	174	183	195
162	54	295	334	181	196	201	217
201	67	354	404	224	245	254	271
270	90	458	524	297	321	318	342
399	133	590	644	398	437	427	451
408	136	625	715	433	478	447	478
816	272	1080	1258	764	841	823	886

Ne för den senaste generationen 2013–2016 i helgenomdata var i genomsnitt 28 individer, varigenom kvoten N_e/N_c är 0,2. Utifrån helgenomdata är den uppskattade effektiva populationsstorleken för vargstammen i dag (2019–2020) 55,5 individer, som är medeltalet för estimatet 47,4 (enligt N_e/N_c 0,2 och estimerad populationsstorlek 237) och 63,6 (prognos utifrån den historiska utvecklingstakten). Ne-medelvärdet på 50,9 för insamlingsperioden 2019–2020, som beräknats utifrån stamberäkningsdata, ligger i samma storleksordning. Antalet genetiska par, uträknat från N_e , var 27,75 par, vilket är något färre än den tidigare uppskattningen på 46 (CI 43–49) revir (flockar eller par, Heikkinen m.fl. 2020). Skillnaden i estimatet kan bero på att man inte ens förväntar sig att varje par får avkomma, varvid jämförelsen av dessa siffror belyser tydligt skillnaderna i antalet potentiellt och faktiskt reproducerande individer. Med andra ord behövs det med hänsyn till den observerade genetiska variationen minst 46 bebodda revir för en effektiv populationsstorlek på 56 individer.



Figur 20. Den historiska förändringen i den effektiva populationen för vargstammen i Finland estimerad från 300 varggenerationer bakåt till i dag (se även tabell 7). MAF = minsta allelfrekvens för att rensa ut sällsynta alleler. Källa: Uleåborgs universitet.

Av hävd har det fastställts två gränsvärden som den effektiva populationsstorleken ska uppfylla för att trygga den genetiska livskraften. Om man vill undvika inavelsdepression på kort sikt (ca 5 generationer) ska $N_e > 50$, och om man vill trygga den evolutionära potentialen i en föränderlig miljö på lång sikt ska $N_e = 500-5\ 000$ (Frankham m.fl. 2014). Minimistorleken $N_e = 50$ har senare påvisats vara för liten, och den senaste rekommendationen till gränsvärde är $N_e \gg 100$, för att förhindra inavelsdepression i naturliga populationer över fem generationer (så att kapacitetsförlusten är under 10 %, Frankham m.fl. 2014). Samtliga N_e -estimat som presenteras i rapporten ligger under dessa gränsvärden, och därför är vargpopulationen i Finland alltför liten för att bibehålla sin livskraft på kort och lång sikt. Om man utgår endast från gränsvärdena ovan och en N_e/N_c -kvot på 0,2, ska vargpopulationen i Finland vara minst 500 individer för att uppnå $N_e = 100$ och trygga den genetiska livskraften på kort sikt. Motsvarande populationsstorlek för att trygga den evolutionära potentialen ($N_e = 500$) är 2 500 individer. Dessa minimikrav på populationsstorleken är dock preliminära, och de slutliga rekommendationerna erhålls när genetiska faktorer kan integreras i modeller tillsammans med andra variabler. Den föreslagna populationen på 2 500 vargar skulle kunna omfatta ett större geografiskt område än Finland, men då ska fastställas den miniminivå på genmigrationen till Finland med vilken den finska vargstammen bevaras som en livskraftig del av en större population. Det rekommenderade referensvärdet för den skandinaviska vargpopulationen är 340, så länge den mottar minst en immigrant per generation från en större metapopulation (minst 1 700 vargar, så att $N_e = 500$ uppnås med N_e/N_c -kvoten 0,3, Liberg m.fl. 2015).

Vargarna i Finland och ryska Karelen bildar en population med relativt stor genetisk blandning, vilket innebär att den effektiva populationsstorleken bör beräknas gemensamt för dem. Avsikten är att göra detta i projektets nästa skede. I den finska vargstammen har också individer från den skandinaviska populationen påträffats, och därför är det viktigt med samarbete mellan länder för att trygga den genetiska livskraften hos vargpopulationen i regionen. Detta påtalas också i motsvarande rapport om den skandinaviska vargpopulationen, eftersom den populationens livskraft är även mer beroende av invandring (Liberg m.fl. 2015).

Man bör dock tänka på att varje stat ansvarar för de arter som lever på dess territorium och för en gynnsam bevarandestatus för dessa arters populationer. Finland kan med andra ord inte enbart stödja sig på förbindelserna till den större vargstammen i Ryssland och invandringen därifrån, utan den finska vargstammen ska ha en gynnsam bevarandestatus oberoende av variationerna i vargstammen i grannlandet. Även om vargar utan tvekan kommer till Finland över gränsen, har varginvandringen ingen betydelse för den genetiska livskraften i vår vargstam, om immigranterna inte kan föröka sig. Alla immigranter får inte avkomma, vilket framgår av jämförelserna av estimaten för effektiv populationsstorlek utifrån helgenomdata med endast reproducerande individer ($N = 20$, $N_e = 13-25$) och utifrån samtliga data ($N = 95$, $N_e = 35-43$). Det sistnämnda estimatet får ett högre värde, vilket sannolikt förklaras av att dessa data troligen innehåller sådana individer från Ryssland som inte kunde föröka sig i Finland (helgenomdata bygger på vävnadsprover från döda vargar).

3.3.4. Sammanfattning av genetiska resultat

- För närvarande är den genetiska variationen i den finska vargpopulationen god, men minskningen av mångfalden som pågått sedan mitten av 1990-talet ger orsak till oro. Nedgång har skett också under de senaste sex åren, vilket sammanfaller med ett större jakttryck.
- Det finns starka förbindelser mellan vargstammarna i Finland och i Ryssland, och i den finska vargstammen ses en genetisk skiftning från öst till väst, så att andelen individer som genetiskt liknar ryska vargar minskar längre västerut.
- Jämfört med östra Finland är vargarna i sydvästra Finland mer inavlade och i viss mån genetiskt differentierade från vargstammen i östra Finland och Ryssland.
- Den nuvarande vargstammen i Finland är inte tillräckligt stor för att upprätthålla den genetiska mångfalden och förebygga inavelspåverkan. Den minsta genetiskt livskraftiga populationsstorleken kan vara mindre än 500 individer, vilken beräknats i denna halvtidsrapport, om immigrationen från Ryssland är tillräckligt stor.
- I nuläget verkar invandringen inte räcka till för att uppväga förlusten av genetisk variation och den når inte heller till sydvästra Finland. Det är viktigt att länderna samarbetar för att säkerställa vargmigrationen.

4. Observationer om användning av demografiska referensvärden

4.1. Användning av beräkningsmodellen för referensvärden

Det är inte möjligt att fastställa referensvärdet för en gynnsam bevarandestatus för varg enbart utifrån vetenskapliga kriterier. Nedan sammanfattas de val som behöver göras vid fastställandet av referensvärdet, om referensvärdet utgår från en minsta livskraftig population som fastställts genom en demografisk sårbarhetsanalys.

1. Hur definieras MVP för varg? Beräkning av MVP förutsätter beslut om följande:

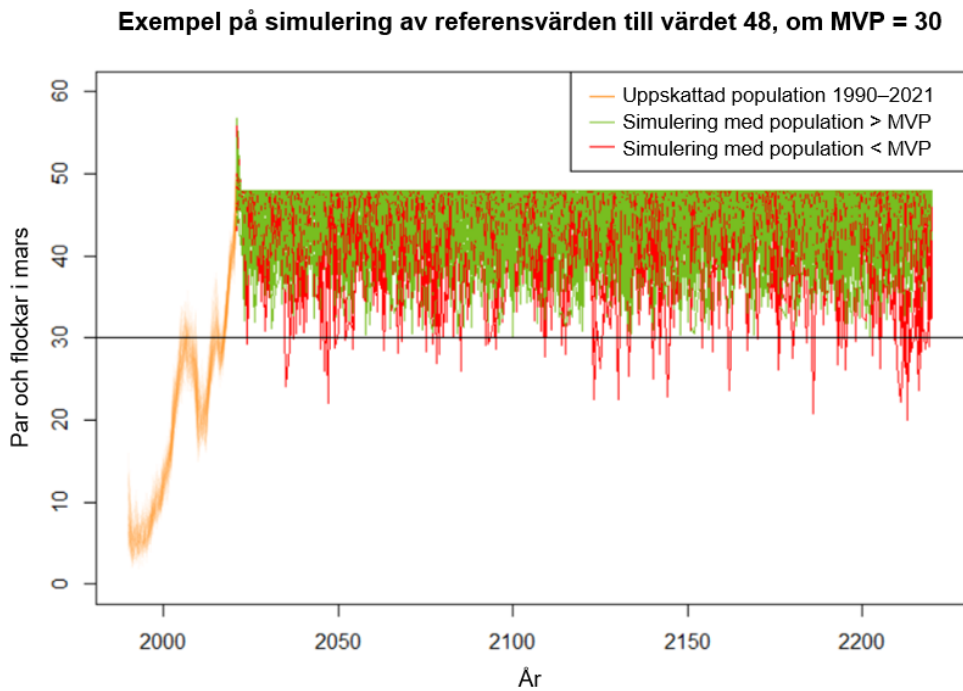
- *Vilket är granskningens tidsspann?*
Det kan vara till exempel 100 år eller 1 000 år eller 40 generationer.
- *Hur stor är den godkända utdöendesannolikheten under granskningens tidsspann?*
Den kan vara till exempel 1 %, 5 % eller 10 %.
- *Genom vilken komponent (vilka komponenter) analyseras populationen?*
Analysen kan utgå från exempelvis familjegrupper eller revir. Vid beräkning av MVP gäller populationsbegränsningen samma komponent.
- *Hur definieras populationens utdöende?*
Det kan till exempel definieras som en tidsrymd (t.ex. antal år) under vilken inga nya kullar uppkommer i populationen.
- *Vilka antaganden görs om den ryska populationens utveckling?*
MVP kan definieras genom att man antar att in- och utvandrande vargar bibehålls till exempel på ungefär samma nivå som det har varit de senaste åren, eller MVP kan beräknas utifrån premisen att invandringen från Ryssland upphör.

2. Vilket samband har referensvärdet till MVP? Sambandet mellan referensvärdet och MVP kan definieras på flera olika sätt. Referensvärdet kan definieras till exempel som två gånger MVP (Liberg m.fl. 2015). Naturresursinstitutet tog för detta projekt fram en ny metod som bygger på beslutsfattarens riskattityd. Det innebär att beslutsfattaren väljer hur stor risk hen är beredd att acceptera för att populationen under en specifik tidsperiod underskrider valda MVP. Den populationsstorleken som motsvarar denna risknivå är sedan referensvärdet för en gynnsam bevarandestatus. Olika riskattityder ger olika referensvärden.

4.2. Referensvärde vid dimensionering av stamförvaltning

Referensvärdet är ett teoretiskt begrepp som inte omfattar något samhälleligt beslut om sannolikheten med vilken referensvärdet bör överskridas varje år, och inte heller vägleder vilken slags stamförvaltning som kan behövas för att populationen ska hållas över referensvärdet enligt önskad sannolikhetsnivå.

Fastställande av minsta livskraftiga population och riskbaserat referensvärde utgår från den teoretiska premissen att det går att exakt begränsa populationens storlek så att den inte överskrider en viss nivå. Om detta vore möjligt, kan populationen ofta underskrida denna nivå till följd av slumpmässig variation (figur 21). Fastställandet av det riskbaserade referensvärdet bygger på sannolikheten för att populationen minskar så mycket att den underskrider den minsta livskraftiga populationen. Under en stor del av tiden skulle populationsstorleken alltså fluktuera mellan den minsta livskraftiga populationen och referensvärdet för gynnsam bevarandestatus. Om populationen överskrider referensvärdet återställs den omedelbart till referensvärdet (figur 21).



Figur 21. Ett exempel på simulering av referensvärdet då MVP är 30 och referensvärdet 48. I en del av simuleringarna underskrider populationen minst en gång MVP (röda populations-trajektorier), medan den i en del är större än MVP över hela beräkningsperioden (gröna populations-trajektorier). Källa: Naturresursinstitutet.

5. Vidareutveckling av definitionen av referensvärdet

Referensvärdet fastställs i ett tvåårigt projekt, och i halvtidsrapporten redogörs för de preliminära resultaten samt status för projektet. Hittills har man identifierat vissa centrala utvecklingsområden som man avser beakta under följande projektmoment.

I fråga om demografisk modellering har följande eventuella utvecklingsbehov identifierats:

- Populationsmodellen är inte rumslig, det vill säga att populationsdynamiken varken beaktar eller avspeglar regionala faktorer. Rumsaspekten kan integreras i modelleringen genom en individbaserad modell.
- Populationsmodeller tar tills vidare inte hänsyn till interaktionen mellan arter, det vill säga att modellen omfattar varken dynamiken mellan rovdjur/bytesdjur eller mellan varg och andra rovdjur. Speciellt bytestäthetens betydelse för vargens reproduktionsresultat är en aspekt som gärna bör integreras i modellen.
- För närvarande tar modellen inte hänsyn till täthetsberoende då populationen närmar sig livsmiljöns bärkraft. Det behövs också mer realism i modelleringen av täthetsberoende i små populationer, eftersom sannolikheten för att en strövarg hittar en partner beaktar inte terrängstrukturen och revirens avstånd från varandra.
- För närvarande möjliggör modellen en granskning av populationsstorleken utifrån antalet familjegrupper eller revir (par och familjegrupper). I fortsättningen ska det också vara möjligt att granska populationsstorleken utifrån antalet individer.
- Vid bestämning av referensvärdet för gynnsam bevarandestatus ska hänsyn tas till såväl demografiska som genetiska faktorer, och därför ska dessa kombineras i samma modelleringsram. En möjlighet är att man övergår till individbaserad modellering som gör det möjligt att integrera individuella genetiska data i modelleringen.

I fråga om genetikarbetet har följande utvecklingsbehov identifierats:

- På grund av de genetiska likheterna i vargpopulationerna i Finland och i Ryssland var det inte möjligt att bedöma volymen av invandring (immigration) från Ryssland med stöd av mikrosatellitdata. I projektets andra fas är avsikten att ta fram mer exakta estimat av immigrationen med ingångsdata som omfattar helgenomdata och SNP-data samt genom att göra släktskapsbaserade analyser.
- För att göra en noggrannare bedömning av utbytet av individer mellan länder behövs mer heltäckande och färskare prover av vargarna i grannländerna.

Vargpopulationerna i Finland och i Ryssland konstaterades vara förbundna med varandra. Där emot kunde man inte fastställa förbindelsens styrka och inverkan på den minsta genetiskt livskraftiga populationen, eftersom man saknade estimat av immigrationen och uppskattningar av den effektiva populationsstorleken i ryska Karelen. Målet är att ta fram dessa under projektets andra fas.

6. Dataunderlag och metoder

6.1. Demografi och populationsmodellering

6.1.1. Dataunderlag

Bestämningen av preliminära demografiska referensvärden för en gynnsam bevarandestatus bygger i detta skede på populationsmodeller där ingångsdata är viktiga nyckeltal för populationens livskraft. Sådana är till exempel populationstrender, antal nya individer som föds i populationen samt dödlighet hos vargarna. Bilden byggs upp av element som bland annat åldersfördelningen i vargstammen, honornas ålder när de föder sin första kull, antal valpar i kullen och valparnas överlevnad från våren till början av vintern. Nyckeltalen bygger i huvudsak på data från staminventeringarna och forskningen i Finland. Data om den finska vargstammen är inte tillräckligt heltäckande för populationsmodellerna och därför har data även inhämtats från andra studier, särskilt om vargstammar i Finlands närområden.

I populationsmodellerna i detta arbete användes som ingångsdata uppgifter från stamberäkningarna om det årliga antalet vargflockar helt på finskt territorium i november–december (1996–2016) och i mars (2017–2021). Ingångsdata om antalet vargflockar i mars 1996–2016 och i november–december 2016–2021 bygger på expertbedömningar. Sedan 2008 har antalet par varit ett nyckeltal i stamberäkningarna. Antalet par i mars 2008–2016 och i november 2016–2021 beräknades också retroaktivt. Beräkningarna framgår av figuren som beskriver populationsmodellens resultat (figur 1).

I populationsmodellen har resultat från vilttriangelinventeringarna också använts, med vilka det har varit möjligt att uppskatta vargstammens utveckling sedan början av 1990-talet. Andelen trianglar där det sågs vargspår ökade under hela 1990-talet, vilket fram till 2010-talet överensstämde med trenderna i stamberäkningen utifrån andra data (se även Kojola m.fl. 2014).

Det finns mest information om valpresultatet i vargstammen 2016–2021, då det gjordes en kartläggning av revirgränserna utifrån tre datauppsättningar (observationer, dna, lokalisering av sändarvargar) (Kojola m.fl. 2018). Före det fanns det information om revirgränserna endast för sändarvargar. Sedan vintern 2016/2017 har observationer på de enskilda reviren och antalet dna-identifierade individer per revir använts som underlag för beräkningarna av antalet valpar vid två olika tidpunkter. Under 1996–2015 gjordes beräkningarna av antalet individer i flockarna däremot för endast en årstid, oftast enligt status i slutet av året. Därför bygger uppskattningarna av valpresultatet under tidigare år på uppskattningar av den genomsnittliga kullstorleken 2016–2021. Material som samlats in före eller efter årsskiftet anses hänföra sig till november–december respektive mars. Vid modelleringen används också ingångsdata om kullstorleken hos sändarvargar och valparnas överlevnad från våren till följande vinter.

Vargstammens tillväxttrender på andra sidan östra riksgränsen avspeglas sannolikt i invandringen till Finland. I modelleringen beaktas även vargpopulationens utveckling i ryska Karelen, med hjälp av ett spårindex som beskriver antalet vargar 1965–2020 (figur 27).

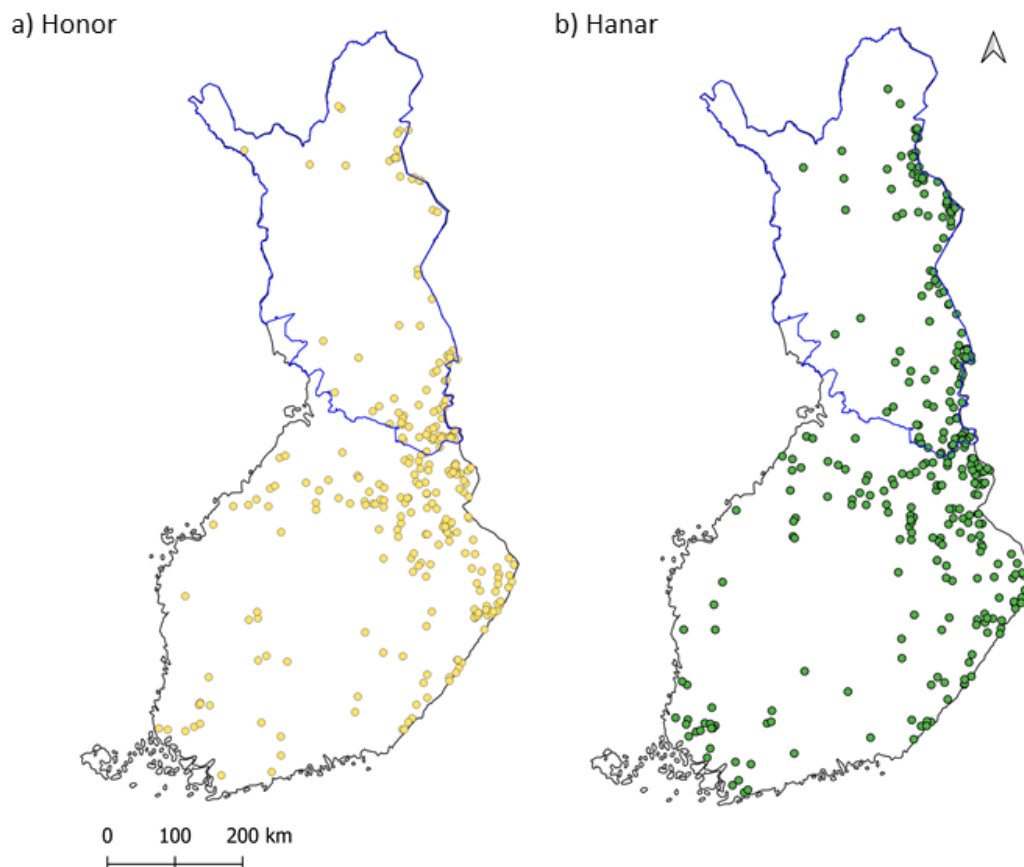
Vargar som har skjutits i stamvårdande eller skaderelaterad jakt skickas till Lukes viltforskningslaboratoriet, och vargar som har hittats döda eller avlivats på polisorder skickas till Livsmedelsverket. Obduktioner på vargkadaver utförs för mätningar och insamling av provmaterial. Till exempel insamlas data om storlek och skick på individen, också reproduktionsstatus, möjliga sjukdomar, parasiter och fysiska abnormaliteter undersöks. Ålder på döda vargar uppskattas

av specialister i ett laboratorium i USA; de har metoder för att räkna ålder utifrån årsringarna i tändernas rotcement.

Demografiska parametrar

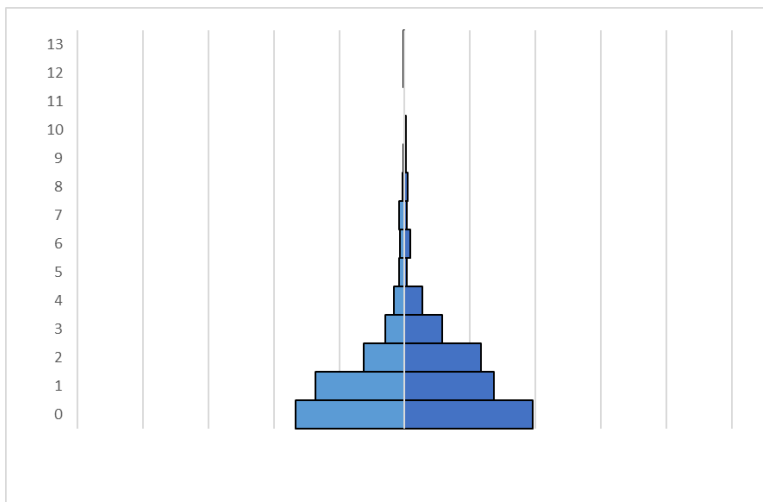
Dödlighet

Vårt material omfattar data om 669 vargar från åren 1996–2020 (figur 22). Av dem hade 589 (88 %) åldersbestämts vid analysstidpunkten. Av de vargar som saknade åldersbestämning var 30 honor och 50 hanar. I regel föds det lika mycket vargar av bägge könen, men könsfördelningen kan variera till exempel på grund av populationstätheten (Mech 1975, Sidorovich m.fl. 2007). Den kända dödligheten i vargpopulationen i Finland har en övervikt på hanar (honor 43,5 %, hanar 56,5 %, figur 23a). Högst dödlighet uppvisar valpar som är under ett år gamla (36,2 % av den kända totala dödligheten) samt årsgamla vargar (27,2 % av den kända totala dödligheten). I tvåårsåldern ökar skillnaden i dödligheten mellan könen (honor 6,3 % respektive hanar 11,7 % av den kända totala dödligheten). I provmaterialet finns data om mycket få vargar äldre än fem år, och de flesta av dem är honor. Den äldsta honan och hanen i materialet var 13 respektive 10 år gamla. Inom renskötselområdet är dödligheten betydligt större bland hanar (figur 23b) jämfört med resten av landet (figur 23c).

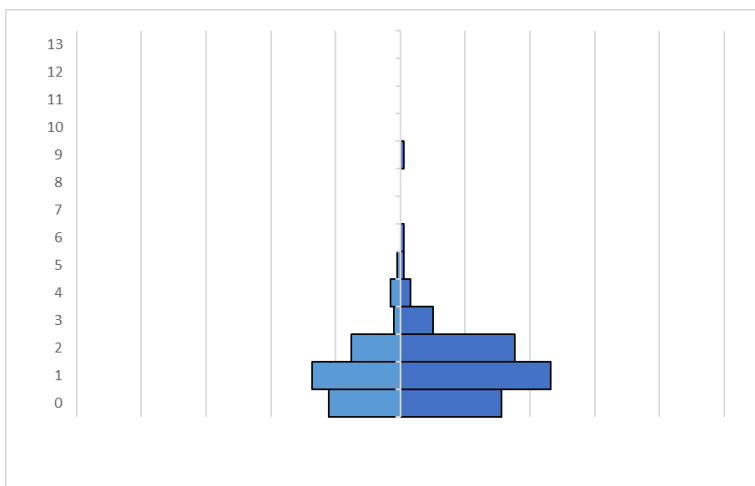


Figur 22. Dödligheten i vargstammen i Finland har bestämts utifrån 589 åldersbestämda vargar, vilka anges på kartan enligt fynd- eller dödsplats. Källa: Naturresursinstitutet och Finlands viltcentral.

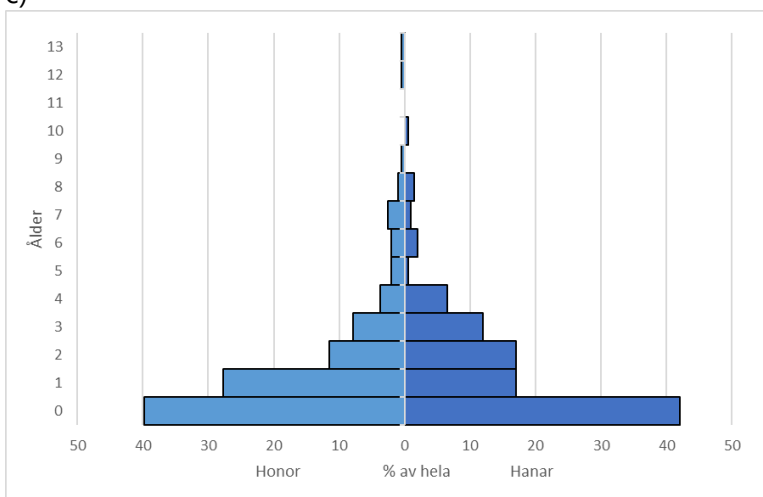
a)



b)

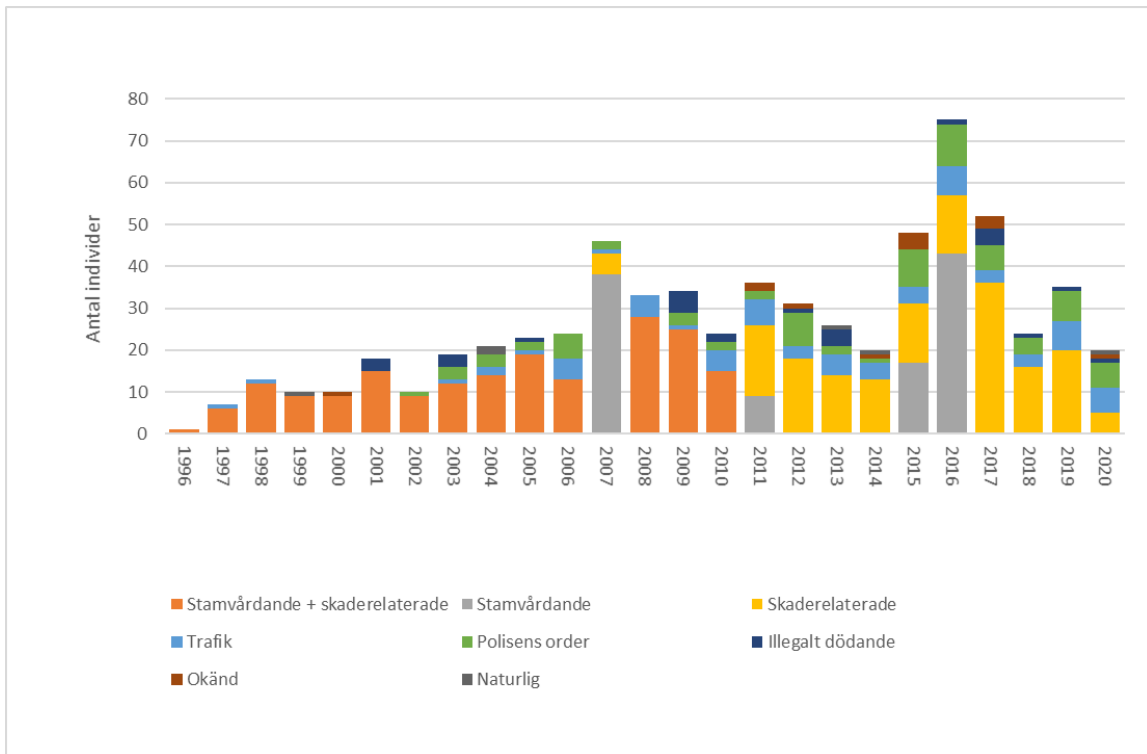


c)

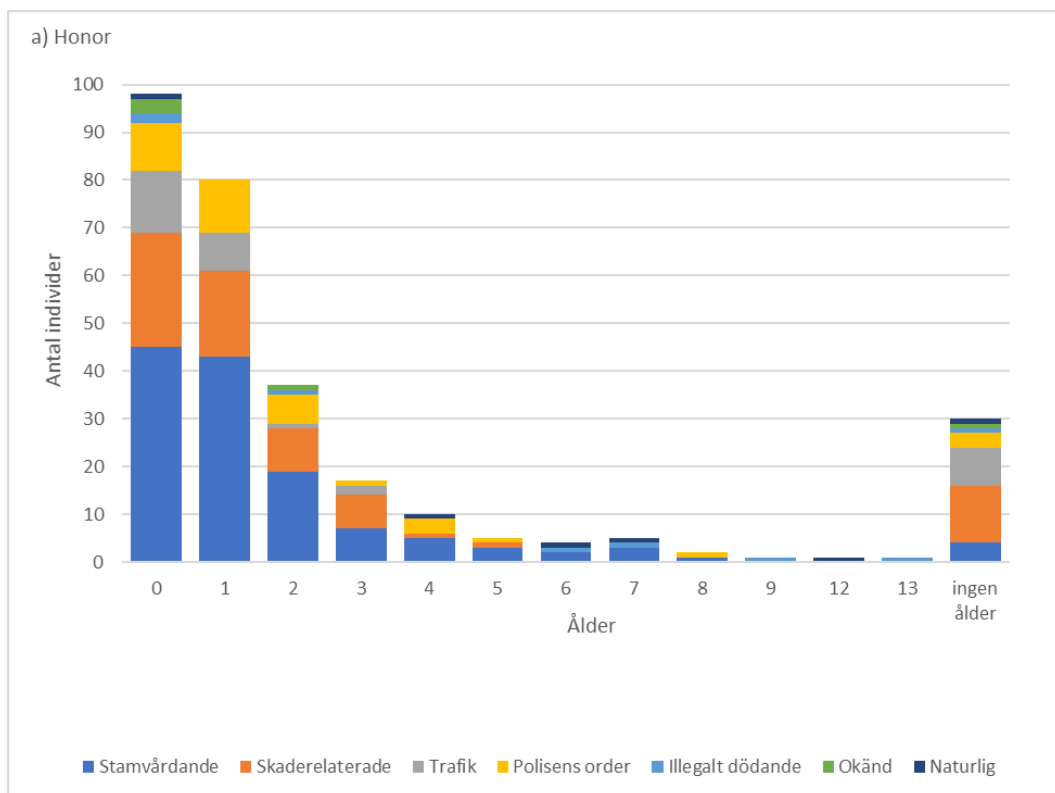
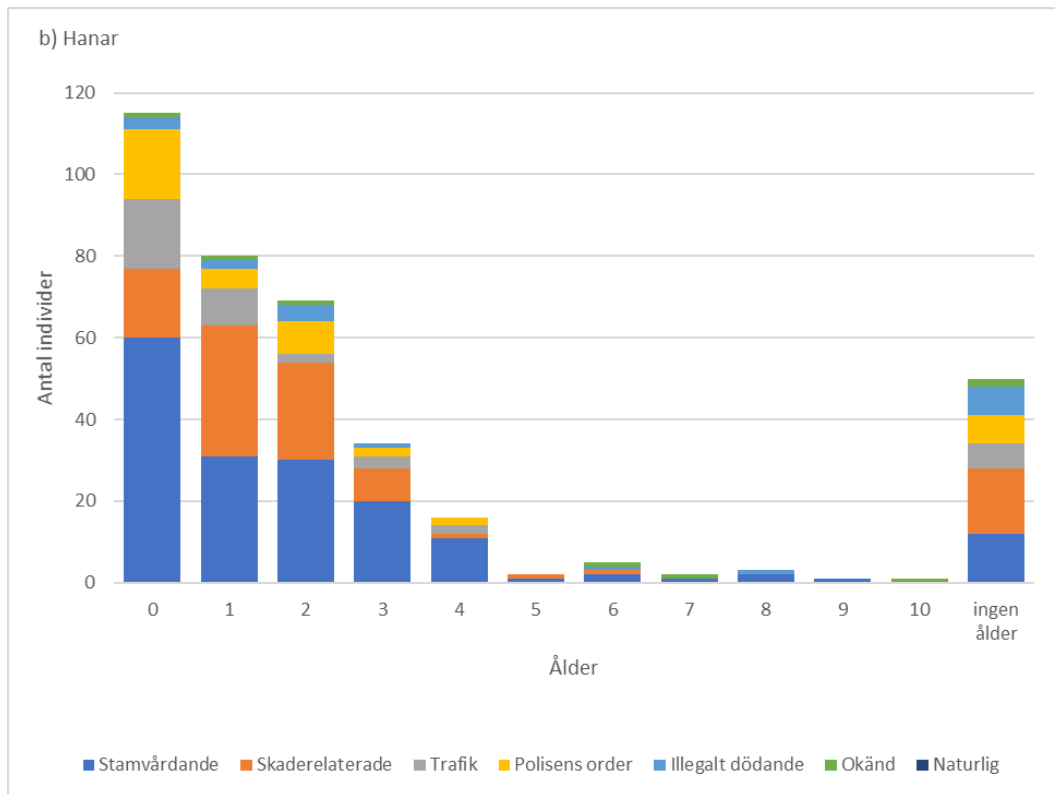


Figur 23. Ålders- och könsfördelning bland döda vargar a) i hela materialet, b) inom renskötselområdet och c) utanför renskötselområdet 1996–2019. Källa: Naturresursinstitutet.

Vi delade in den kända dödligheten enligt dödsorsak i stamvårdande jakt, skaderelaterad jakt, avlivning på polisorder, illegalt dödade, trafikdödade, naturlig dödsorsak och okänd dödsorsak (figur 24). På grund av olika kodningsmetoder var det möjligt att särskilja skaderelaterad jakt från beståndsvårdande jakt endast 2007 och från och med 2011. Under övriga år hade skaderelaterad jakt registrerats med samma kod som stamvårdande jakt (figur 24). Stamvårdande- och skaderelaterad jakt var tillsammans de två viktigaste dödsorsakerna för 0–3-åriga vargar. De relativa proportionerna av dessa två dödsorsaker var något olika mellan könen (figur 25).



Figur 24. De kända dödsorsakerna i vargstammen i Finland (n = 669) 1996–2020. Skaderelaterad jakt kunde särskiljas från stamvårdande jakt endast 2007 och 2011–2020. Källa: Naturresursinstitutet och Finlands viltcentral.



Figur 25. Dödlighet enligt ålder och dödsorsak i vargpopulationen i Finland. a) honorna (N = 291), b) hanarna (N = 378), ingen ålder = åldersbestämning saknas. Skaderelaterad jakt kunde särskiljas från stamvårdande jakt endast 2007 och 2011–2020. Källa: Naturresursinstitutet.

I materialet ingår endast ett fåtal vargar vars dödsorsak är illegalt dödade, naturlig orsak eller okänd orsak. Det belyser hur sällan döda vargar påträffas i naturen, och anger inte hur många vargar i populationen dött av dessa orsaker.

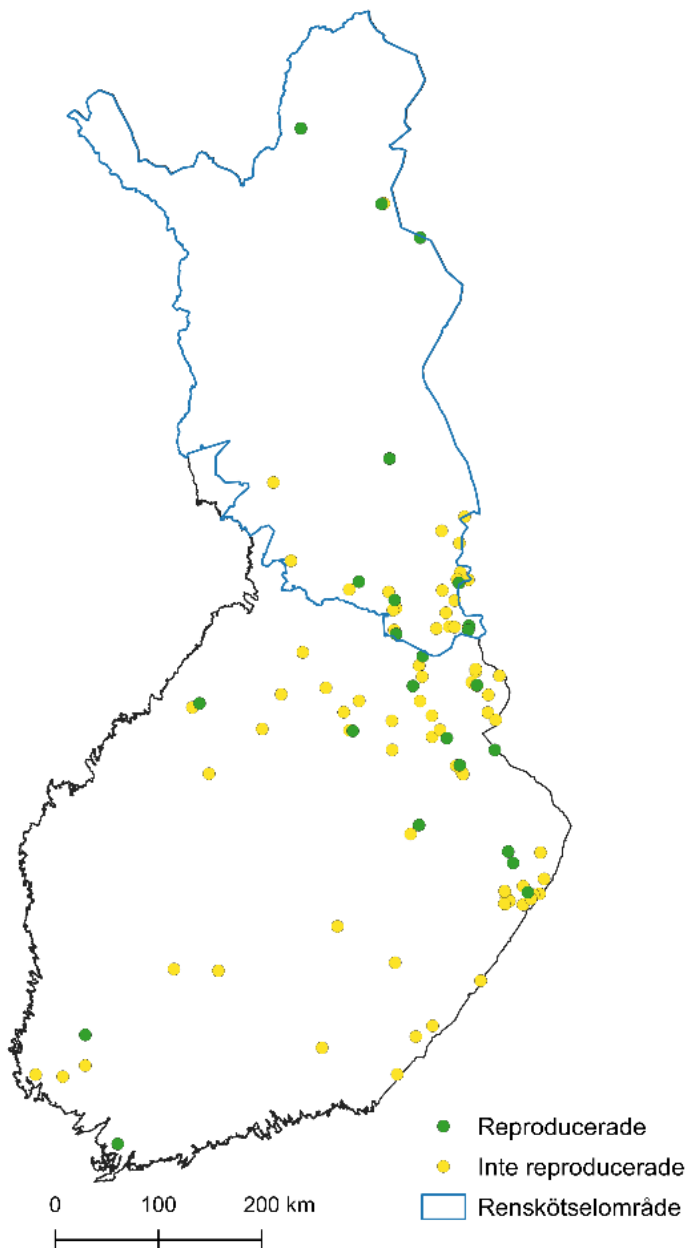
Fortplantning

Enligt forskning kommer varghonorna i brunst första gången vid knappt två års ålder (22 månader) (Parker och Luttich 1985, Mech m.fl. 2016). Hanarna reproducerar sig inte heller före två års ålder. Hur stor andel av tvååringarna som reproducerar sig kan bero på bytestillgången eller den interna täthetsberoende populationsregleringen (Mech m.fl. 2016). Unga vargar måste först hitta en partner och sedan etablera ett fortplantningsrevir, och därmed kan det dröja innan vargarna förökar sig. Eftersom varghanars reproduktionsstatus inte går att fastställa utifrån jaktprover består dataunderlaget av andelen reproducerande honor i olika ålderskategorier.

Vårt material omfattade 131 åldersbestämda varghonor som hade dött 2003–2020 (figur 26). Deras livmödrar undersöktes efter ärr som tecken på tidigare dräktighet. Hos de undersökta honorna hittades implantationsärr hos 25 djur (21,9 %), som därmed hade varit dräktiga under föregående reproduktionsperiod, och inga ärr hos 89 honor (78,1 %) (tabell 8). Största delen av individerna var valpar och årsgamla vargar, vilket förklarar varför andelen honor som fortplantat sig är liten i vårt material. Av de tvååriga vargarna hade 35 procent implantationsärr (tabell 8).

Tabell 8. Vargarnas ålder, totalt antal vargar och antal honor som reproducerat sig i ingångsdata. Källa: Naturresursinstitutet.

Ålder	Antal individer	Antal reproducerat	%
0	46	0	0
1	26	0	0
2	23	8	35
3	8	6	75
4	5	5	100
6	5	5	100
8	1	1	100



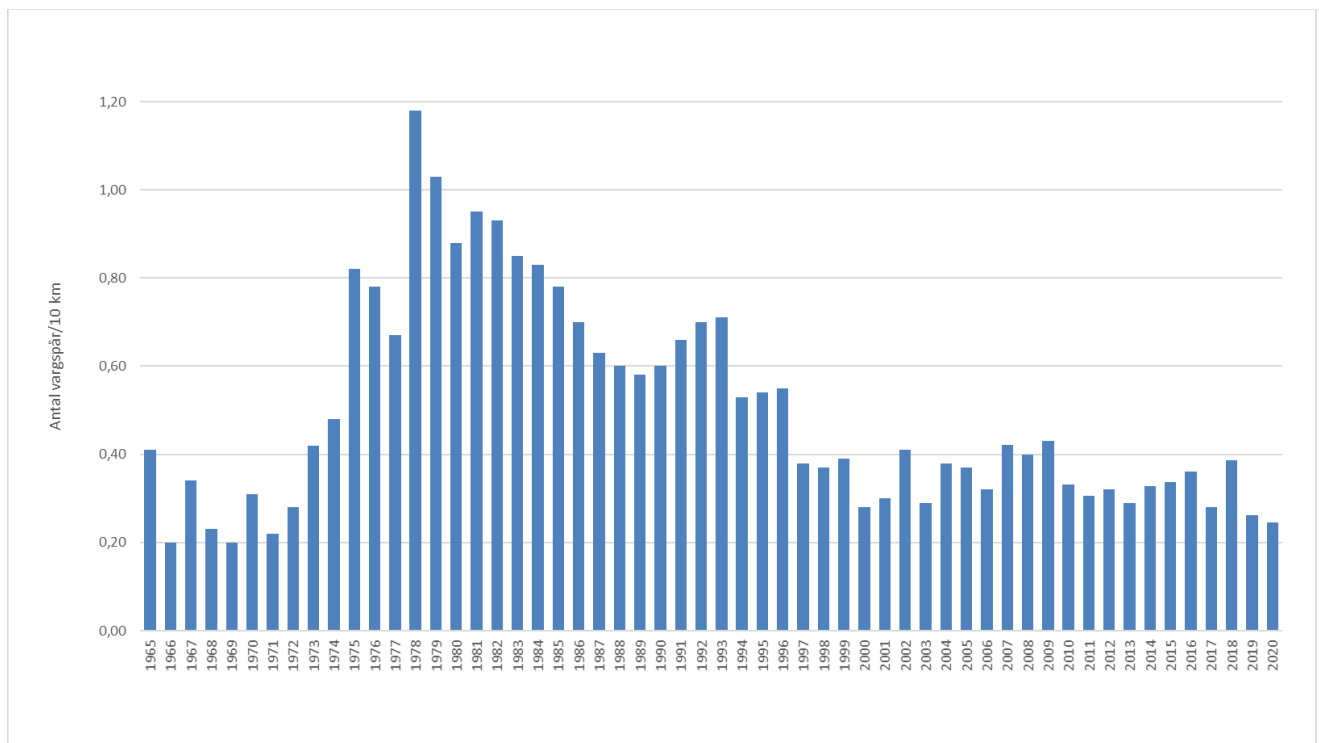
Figur 26. Ingångsdata om vargtikar som reproducerat sig 2003–2020. Källa: Naturresursinstitutet.

Vilttrianglar med vargobservationer

Vilttrianglarna är fasta inventeringslinjer, som har anlagts för övervakning av vilttillgångarna. En vilttriangel är en liksidig triangel, vars sida är 4 km, och den totala inventeringslinjen är alltså 12 km. Trianglarna är desamma från år till år, oavsett om till exempel skogen avverkas på området (Linden m.fl. 1996, <https://www.riistakolmiot.fi/sv/>). Vinterinventeringen på vilttrianglarna utförs på vårvintern, som en spårinventering av däggdjursvilt. Inventeringen bygger på antalet spår som korsar triangelns sidor. Det finns sammanlagt cirka tusen vilttrianglar. Utifrån vinterinventeringarna kan man fastställa utvecklingstrenden för vargstammen i början av 1990-talet. Indikatoren i populationsmodellen anger andelen sådana vinterinventerade trianglar där det har setts korsande vargspår.

Vargindex för ryska Karelen

Förändringarna i vargstammen i ryska Karelen, som har en cirka 720 km lång gräns mot Finland (och en areal på 172 400 km²), avspeglas sannolikt i vargarnas utvandring från området. Därför kan man anta att det årliga antalet vargar som invandrar till Finland har samband med vargstammen i ryska Karelen. Uppföljningen av stammarna av vinteraktiva vilt djur i Ryssland bygger på antalet korsande spår som jägarna sett på inventeringslinjerna (Bragina m.fl. 2015). Spårindex använts som det vedertagna systemet för uppföljning av beståndet sedan 1965. Utifrån indexen har man beräknat olika arters populationsstorlekar med så kallade Formosovs formel som tar hänsyn till den genomsnittliga förflyttningssträckan per dygn för respektive art. Populationsmodellen för vargstammen i Finland beaktar spårindexet, som anger antalet korsande vargspår per tio kilometer inventeringslinje. Vargstammen i ryska Karelen ökade fram till cirka 1980 men har sedermera minskat och varit relativt stabil sedan 1990 (figur 27). Det är omöjligt att förutse hur vargpopulationen i ryska Karelen kommer att utvecklas. Stammen regleras genom jakt och de årliga förändringarna i vargstammen avspeglar snarare avskjutningen av vargar än älgstammens storlek (Kojola, Hallikainen, Tirronen 2021, manus).



Figur 27. Förändringar i vargpopulationen enligt spårindex (spår/10 km) i ryska Karelen 1965–2020. Data: Karelian Research Centre of Russian Academy of Sciences (IB KRC RAS), Statens tillståndsnummer # 0221–2018-0002.

Valpproduktion hos sändarvargar och valpars överlevnad till vintern

Populationsmodellen beaktar kullstorleken hos vargar som märkts med GPS-sändare i Finland samt hur många av valparna som överlever till vintern. De inventeringar som forskningsinstitutet utfört på våren har gett data om 19 familjegrupper, som utgör en referenspunkt mot de familjegrupper som påträffats på samma revir under vintern. På våren fanns det i genomsnitt 5,4 valpar per kull (variationsintervall 2–9 valpar). Från sexton av familjegrupperna i vårinventeringen fanns data om gruppens storlek vintertid. I dessa familjegrupper fanns det på vintern i genomsnitt 4,0 valpar (variationsintervall 1–8 valpar). I alla sändarmärkta vargarnas kullar hade

åtminstone en valp klarat sig från våren till början av vintern och i 86 % av dessa kullar hade åtminstone en valp överlevt till februari–mars, då gruppens status kontrollerades med tanke på behovet att eventuellt förnya sändarkragar.

Populationsberäkningar 1996–2021: flockar, par och valpar

Antalet sannolika familjegrupper i Finland har beräknats sedan 1996 (Kojola m.fl. 2014). Sedan 2008 har antalet revir med revirhävdande par ingått i den årliga populationsberäkningen. Gällande flockar och par omfattar beräkningen endast de revir som konstaterats på finskt territorium, eftersom tillförlitliga uppskattningar av antalet flockar och par som rör sig på båda sidorna av östgränsen inte var möjliga före införandet av genetiska identifieringsmetoder hösten 2016 (Heikkinen m.fl. 2017, Kojola m.fl. 2018). Före 2017 gällde populationsberäkningarna, med några få undantag, läget vid utgången av året. Populationsmodellens siffror om antalen flockar och par i mars är expertbedömningar som gjorts i efterhand. De baserar sig på uppskattningarna för början av vintern eller midvintern under samma vintersäsong.

Populationens årliga valpproduktion i november och mars beräknas utifrån populationsberäkningarna 2017–2021 (Heikkinen m.fl. 2017, 2018, 2019, 2020, 2021), som innehåller data om de revirhävdande flockarnas storlek både före och efter årsskiftet. I detta sammanhang har antalet valpar i flocken erhållits genom att från det beräknade antalet individer i flocken dra av två, det vill säga föräldravargarna i en familjegrupp. Det bör noteras att i synnerhet i november kan till en familjegrupp där föräldraparet tidigare haft minst en kull även höra individer från fjolårskullen, trots att unga vargar vanligen lämnar sina födelseflockar när de är ungefär ett år gamla (Kojola m.fl. 2006).

6.1.2. Metoder

Principer för sårbarhetsmodellering

Kärnan i demografisk sårbarhetsmodellering är en demografisk populationsmodell, det vill säga en matematisk beskrivning av populationen och dess dynamik. Med hjälp av en populationsmodell kan man upprätta prognoser för populationens utveckling i olika omständigheter och scenarier. Vid fastställande av den minsta livskraftiga populationsstorleken (MVP) begränsas populationsstorleken till ett visst värde. Därefter följer man upp med vilken sannolikhet populationen dör ut över ett visst förutbestämt tidsspän. Genom att testa olika populationsstorlekar kan man räkna ut till exempel den minsta populationen som med 10 procents sannolikhet kan antas bestå i 100 år.

Sårbarhetsmodellen som används för att fastställa referensvärdet för en gynnsam bevarandestatus för varg bygger på så kallad bayesiansk analys (t.ex. Mäntyniemi m.fl. 2015) i vilken det är möjligt att smidigt kombinera flera olika datakällor och beakta osäkerhetsfaktorer.

Inom vetenskapen används sannolikhet som ett mått för osäkerhet. Sannolikhet anger konfidensgraden för olika faktorer, till exempel de parametervärden som används vid modelleringen. Osäkerhetsfaktorerna beskrivs som en sannolikhetsfördelning, som anger hur möjliga vi anser att de möjliga värdena för den beskrivna faktorn är. Om fördelningen är bred, är vi osäkra på detta värde, medan en snäv fördelning beskriver relativt säkra data.

En bayesiansk populationsmodell som ska användas för analys av den framtida utvecklingen av en population och som kan tillämpas på sårbarhetsanalys kan tänkas bestå av tre element. Det första är en systemmodell som beskriver den nuvarande uppfattningen om det fenomen som undersöks, vilket i det här fallet är dynamiken i vargpopulationen. Beskrivningen bygger

på den befintliga biologiska förståelsen av de faktorer som är viktiga för systemet och dess funktion, det vill säga variabler och parametrar samt deras inbördes relationer och deras möjliga värden.

Det andra elementet är en observationsmodell som definierar hur vi betraktar observationsdata om populationen: Hur exakt bild ger dessa data av den fråga som undersöks? Genom observationsmodellen uppdateras vår uppfattning om det system som undersöks och om systemets funktion. Parametrarna i modellen uppdateras utifrån observationsdata, så att modellen överensstämmer med vår bästa förståelse av systemet.

Det tredje elementet är en prognosdel som förutspår stammens utveckling i framtiden. Då körs modellen mot framtiden med hjälp av uppdaterade parametervärden i systemmodellen. Vid beräkning av den minsta livskraftiga populationsstorleken med hjälp av sårbarhetsanalys körs modellen genom att turvis begränsa populationsstorleken till olika nivåer och sedan följa upp populationen under en vald tidsrymd i framtiden. Med prognosmodellen är det också möjligt att testa andra antaganden, till exempel antalet immigrantvargar från Ryssland. Modellen kan också användas för granskning av populationsstorleken nära gränsen för populationens bärkraft, så att populationen får växa utan konstgjorda restriktioner och endast antalet lediga potentiella reviområden utgör en restriktion för populationsstorleken. Som maximalt antal reviområden används resultaten från livsmiljömodellen (se avsnitt 6.2). På detta sätt kan modellen också användas för att fastställa referensvärden som bygger på bärkraft.

Antaganden för och beräkning av sårbarhetsmodellen

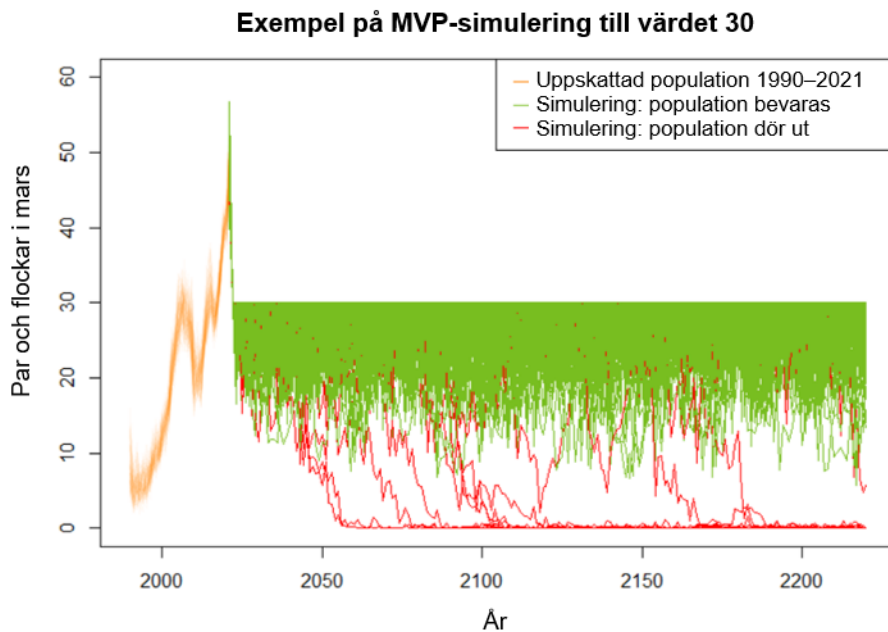
Vid modellering måste man alltid göra vissa antaganden om systemet och dess funktion. Antagandena måste fastställas exakt, för att de ska kunna uttryckas som matematiska klausuler när modellen skapas. När modellen används till exempel för utdöendeprognoser för en population, måste man först definiera vad som avses med "utdöende". Den modell som använts vid sårbarhetsmodelleringen och antagandena i den presenteras närmare i avsnittet "Populationsmodell i sårbarhetsanalysen". Följande antaganden anknyter till själva sårbarhetsanalysen:

- Den minsta livskraftiga populationen kan definieras på två sätt, antingen som antalet revir (familjeflockar och par) i mars eller som antalet familjeflockar i mars.
- Vargpopulationen anses ha dött ut om den under tre efterföljande år inte har en kull på finskt territorium.
- Avgränsningen av vargstammen till en viss storlek vid fastställandet av MVP och referensvärdet antas ske utifrån fullständiga data och med full kontroll, så att populationen i mars kan begränsas till exakt det värde som analyseras.

I sårbarhetsanalysen framskrider simuleringen enligt följande:

- Simuleringen börjar från den senaste populationsberäkningen.
- Naturlig dödlighet, illegalt dödande, trafikdödlighet, skjutning med skadebaserad dispens och avlivning på polisorder antas ske med samma sannolikhet som under perioden 1990–2021. Det förekommer ingen stamvårdande jakt om populationen är mindre än den MVP-kandidat som analyseras (populationsbegränsning).
- Om den årliga vargstammen i simuleringen är större än populationsbegränsningen, återställs stammen till exakt det analyserade värdet i analysen (figur 28). Om populationsstorleken beskrivs som familjeflockar i mars, kapas antalet flockar av till exakt det värde som analyseras. Då analysen görs på flockar och par i mars kapas deras antal av i samma proportion, så att det sammanräknade antalet överensstämmer med det värde som analyseras.

- Simuleringen körs med 10 000 iterationer för varje möjliga värde på MVP. Vid varje iteration granskas om kriterierna för att populationen dör ut uppfylls under den granskade tidsrymden (figur 28).
- Utdöendesannolikheten fastställs som kvoten av körningar där populationen dör ut av alla simuleringar (sannolikhet = antal (utdöda populationer) / 10 000).
- Genom att en för en gå igenom populationsbegränsningarna inom intervallet 1–200 ritas upp en kurva (figur 2) som beskriver utdöendesannolikheten som en funktion av populationsbegränsningen. När man väljer den risknivå som används vid fastställande av MVP, kan man sedan avläsa det motsvarande MVP-värdet på kurvan.



Figur 28. Exempel på en MVP-simulation som anger sannolikheten för att populationen dör ut om den aldrig får bli större än 30 revir. I en del simuleringar överlever populationen hela tidsperioden (gröna populationstrajektorior), medans i andra simuleringar dör den (röda populationstrajektorior). Källa: Naturresursinstitutet.

Modellering av riskbaserat referensvärde

Modelleringen av det riskbaserade referensvärdet bygger på ett liknande tänkesätt som fastställande av värdet på MVP. Här beräknas sannolikheten inte för att populationen dör ut utan för att populationen underskrider det valda MVP-värdet minst en gång under granskningsperioden.

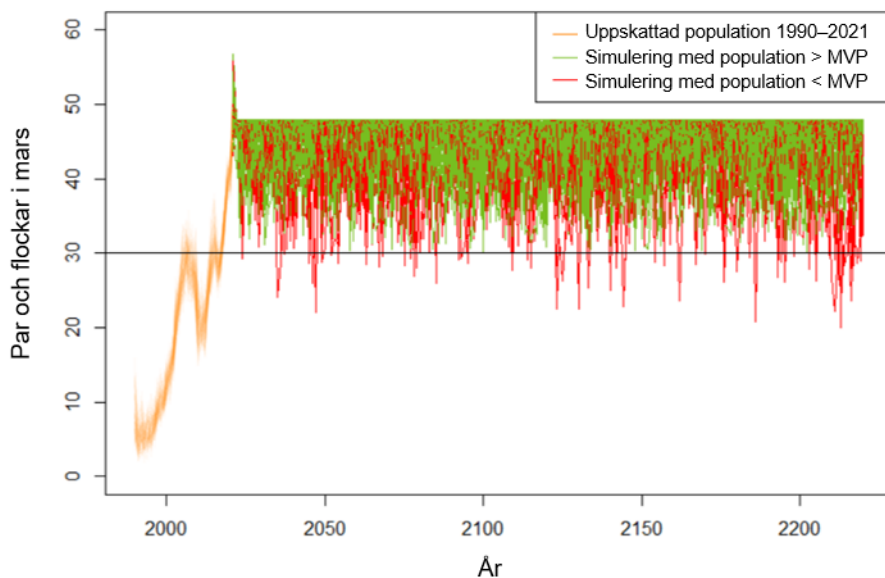
Vid beräkning av gränsvärdet framskrider simuleringen enligt följande:

- Simuleringen börjar från den senaste populationsberäkningen.
- Naturlig dödlighet, olagligt dödande, trafikdödlighet, skjutning med skadebaserad dispens och avlivning på polisorder antas ske med samma sannolikhet som under 1990–2021. Det förekommer ingen stamvårdande jakt om populationen är mindre än den kandidat för referensvärde som analyseras (populationsbegränsning).
- Om den årliga vargstammen i simuleringen är större än populationsbegränsningen, återställs stammen till exakt det analyserade värdet i analysen (figur 29). Om populationsstorleken beskrivs som familjeflockar i mars, kapas antalet flockar av till

exakt det värde som analyseras. Då analysen görs på flockar och par i mars kapas deras antal av i samma proportion, så att det sammanräknade antalet överensstämmer med det värde som analyseras.

- Simuleringen körs med 10 000 iterationer för varje möjliga referensvärde. Vid varje iteration granskas om populationen en enda gång underskrider MVP (figur 29).
- Sannolikheten för att MVP underskrids fastställs som kvoten av de körningar där populationen underskrider MVP av alla simuleringar (sannolikhet = antal (underskrider MVP) / 10 000).
- Genom att en för en gå igenom populationsbegränsningarna inom intervallet 1–200 ritas upp en kurva (figur 4) som beskriver sannolikheten för att MVP underskrids som en funktion av populationsbegränsningen. När man väljer den risknivå som används vid fastställande referensvärdet, kan man sedan avläsa det motsvarande referensvärdet på kurvan.

Exempel på simulering av referensvärden till värdet 48, om MVP = 30



Figur 29. Exempel på simulering för att fastställa det riskbaserade referensvärdet. I den avbildade simuleringen fastställs sannolikheten för att populationen underskrider MVP minst en gång under förutsättning att populationen aldrig kan bli större än 48 revir. I en del simuleringar överlever populationen hela tidsperioden (gröna populationstrajektorior), medans i andra simuleringar dör den (röda populationstrajektorior). Källa: Naturresursinstitutet.

Modellering av populationens bärkraft

Populationens bärkraft avser en teoretisk nivå kring vilken populationen antas variera på lång sikt, om den får växa obegränsat utan dödlighet som orsakas av människan.

Populationens bärkraft bedöms med hjälp av populationsmodellen på följande sätt:

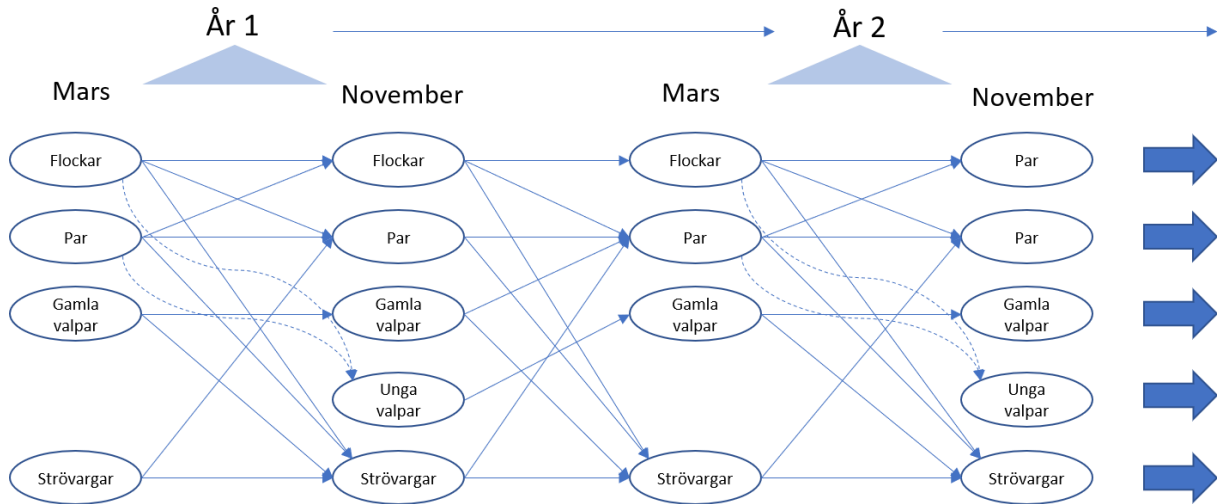
- Simuleringen börjar från den senaste populationsberäkningen.
- Det antas att endast naturlig dödlighet förekommer i populationen.
- Populationens utveckling simuleras för 250 år framåt.

- Simuleringen körs med 10 000 iterationer genom att välja ut populationsparametrarnas värden från deras sannolikhetsfördelningar. På så sätt beaktas den osäkerhet den hänför sig till populationsparametrarna.
- I simuleringarna identifieras den tidsrymd efter vilken populationen har uppnått jämvikt och fluktuerar kring sin bärkraft. I detta arbete är denna tidsrymd de 50 första åren, vilket innebär att de 200 efterföljande åren används för beräkning av bärkraften.
- För var och en av de 10 000 iterationerna beräknas medelpopulationen under de senare 200 åren.
- Alla medelvärden som beräknats från de 10 000 iterationerna bildar en sannolikhetsfördelning som beskriver den osäkerhet som hänför sig till bärkraften.
- Sannolikhetsfördelningen för referensvärdet "Halv bärkraft" bildas genom att halvera värdet för bärkraften i varje iteration.

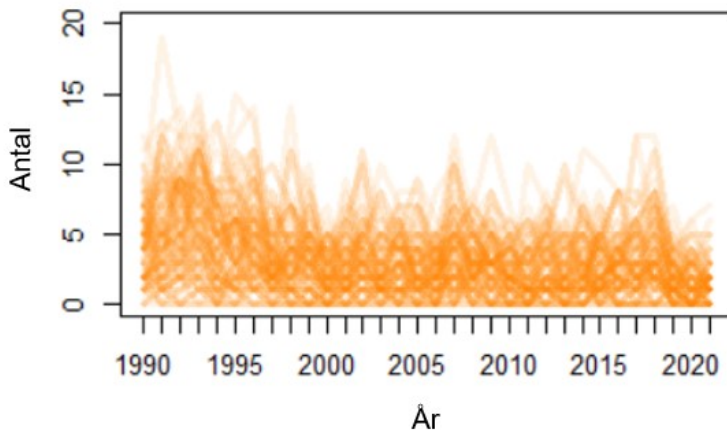
Populationsmodell i sårbarhetsanalysen

I den modell som används för sårbarhetsanalysen delas den vargpopulation som lever på finskt territorium in i revirmarkerande flockar och par, årsvalpar och fjolårsvalpar (dvs. nya och gamla valpar) i flockarna samt strövargar. I modellen har var och en av dessa grupper en egen variabel, vars värde förändras med tiden beroende på de till gruppen hörande individernas öde från en tidpunkt till en annan. I modellen delas året in i följande tre tidpunkter, vid vilka grupperna granskas: 1) vår (ungefär i mars) innan nya valpar föds, 2) senvår (ungefär i maj) när nya valpar har fötts och 3) senhöst (ungefär i november). Dessa är fördelaktiga tidpunkter såväl med tanke på vargens biologi som för övervakning av populationen.

Beskrivningen av populationen (figur 30) börjar på våren då populationen omfattar flockar, nybildade (under vintern) och redan etablerade par, fjolårsvalpar och vuxna strövargar (dvs. vargar som saknar revir). Vissa flockar och par får valpar på våren, vilket innebär att populationen på senvåren även inkluderar årsvalpar, utöver fjolårsvalparna. I detta skede har en del par bildat flockar genom att de har fått en valpkull. Under sommaren och hösten är flera olika förflyttningar mellan grupperna möjliga, så att flockar kan bli par om alla valpar i flocken dör, flockar eller par kan försvinna helt om alla individer i dem dör, och strövargar kan bilda nya par förutsatt att det finns lediga revir. Flockar och par kan också fortsätta att leva tillsammans eller splittras om en av de vuxna individerna dör. När en flock splittras antas att hälften av valparna överlever och blir strövargar. Under tiden mellan senhösten och följande vår är de möjliga förflyttningarna mellan variablerna liknande som under sommaren. Men fjolårsvalparna, alltså mer än årsgamla individer, antas lämna sin flock senast i detta skede om de har överlevt, de blir med andra ord antingen strövargar eller bildar senast på våren ett nytt par med en annan strövarg, förutsatt att det finns lediga revir. De valpar som föddes på våren året innan blir under vintern fjolårsvalpar. Modellen beaktar även hur vargarna rör sig mellan Finland och Ryssland, vilket inverkar på antalet strövargar (figur 31). På våren får par och flockar återigen nya valpar, och cykeln börjar på nytt.



Figur 30. Förenklad beskrivning av populationsmodellen under två år. Populationen består av flockar, par, strövargar samt årsvalpar och fjolårsvalpar. På våren (ungefär i mars) inkluderar en population flockar, par, fjolårsvalpar och strövargar. I slutet av året (ungefär i november) inkluderar populationen därtill även årsvalpar som fötts i populationen efter mars. Pilarna beskriver eventuella förflyttningar mellan olika grupper. De streckade linjerna beskriver när flockar och par får kullar. (Obs. I verkligheten finns det en tredje tidpunkt på året i modellen [ungefär i maj efter att valparna har fötts], men för tydlighetens skull inkluderas den inte i figuren.) Källa: Naturresursinstitutet.



Figur 31. Uppskattning med populationsmodellen av antalet unga vargar som årligen vandrar från Ryssland till Finland. Mörkare färgton anger större sannolikhet. Obs! Resultaten är preliminära och justeringar är möjliga. Källa: Naturresursinstitutet.

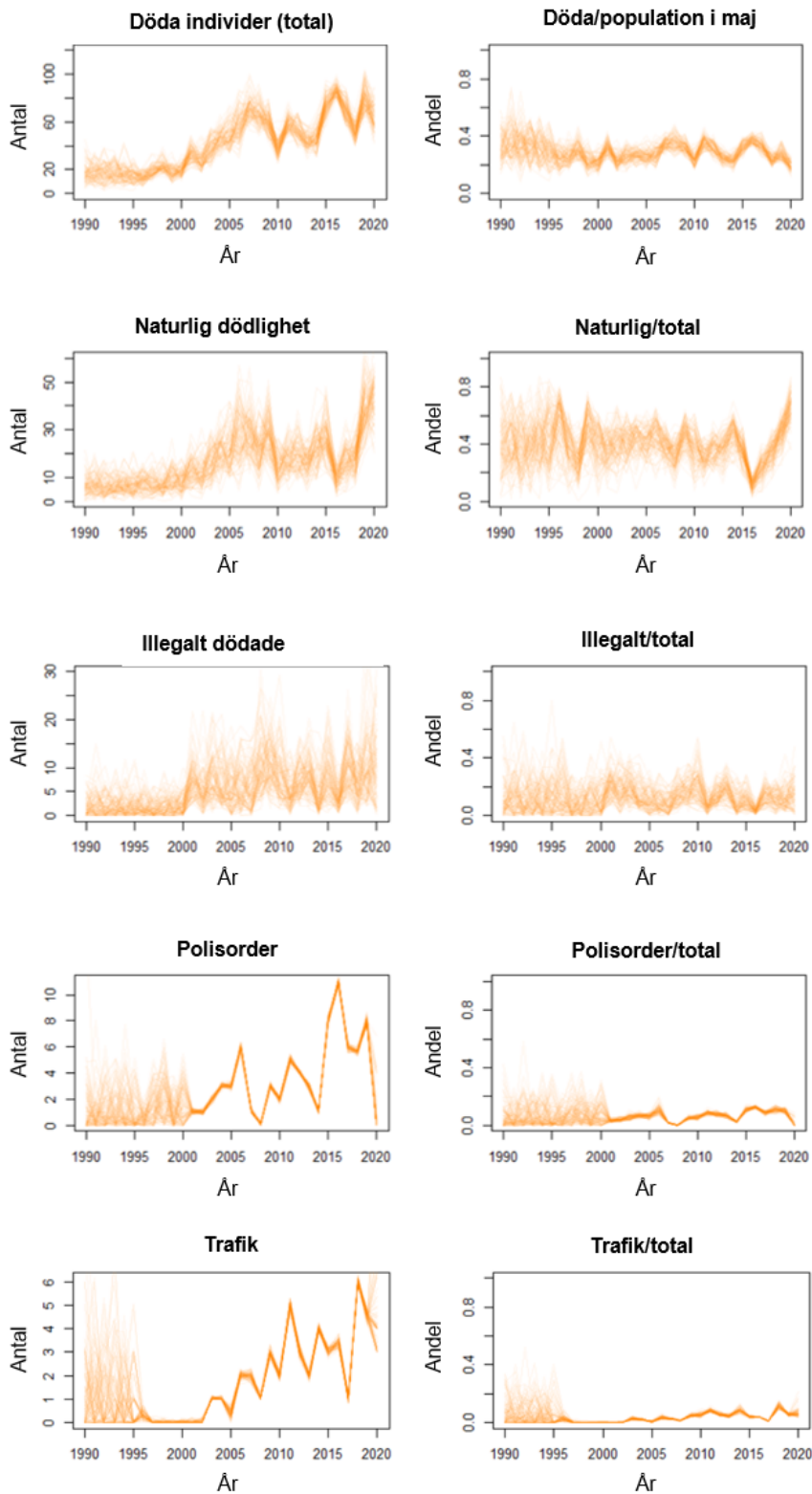
I modellen beskrivs förflyttningarna från en tidpunkt och eventuellt från en grupp till en annan genom matematiska uttryck, som uttrycker förflyttningsprocessen, till exempel så att ett par håller ihop mellan våren och hösten om båda individerna överlever. Överlevnaden från en tidpunkt till en annan, medelkullstorlek osv. är parametrar i modellen för vilka osäkerhetsmarginalen beaktas genom att parametern anges som en sannolikhetsfördelning i stället för en siffra. Även populationens indata, det vill säga individantalet under det första året för beräkningen, beskrivs med hjälp av sannolikhetsfördelningar.

Beräkningen med populationsmodellen kan delas in i två moment. Först räknar modellen fram populationens dynamik utifrån observationsdata från de föregående åren. Då uppdateras apriorifördelningarna (det vill säga de ursprungliga sannolikhetsfördelningarna som tilldelats parametrarna) till aposteriorifördelningar; med andra ord justeras de så att de bättre motsvarar den populationsdynamik som framgår av observationsdata. När modellen har gjort beräkningarna genom alla historiska data och uppdaterat parametervärdena, används den uppdaterade modellen för att upprätta prognoser för populationens kommande utveckling enligt de ramvillkor som fastställts i sårbarhetsanalysen.

Flera datakällor har använts vid parametreringen, det vill säga vid framtagningen av apriorifördelningarna. Den naturliga överlevnaden av de olika grupperna (vuxna, valpar, strövargar) från en tidpunkt till en annan baserar sig på vetenskapliga artiklar om andra vargpopulationer (Fuller m.fl. 2003, Chapron m.fl. 2016, Stenglein m.fl. 2018, Barber-Meyer m.fl. 2021), vars data justerats i nödvändig omfattning så att de överensstämmer med vargpopulationen i Finland. Parametreringen av vargens fortplantning bygger i tillämpliga delar på vetenskapliga artiklar (Chapron m.fl. 2016) och de data som presenteras i kapitel 6.1.1.

Eftersom man i sårbarhetsanalysen måste göra antagandet att populationsökningen inte avsiktligt regleras när populationen är mindre än populationsbegränsningen, ska prognosmodellen kunna specificera de olika dödlighetsorsakerna. Grundförantagandet är att vargens dödlighetsparametrar är – med undantag för stamvårdande jakt – desamma som i historiska data. Därför specificerar populationsmodellen följande dödlighetsorsaker och beräknar parametrarna för dem utifrån observationsdata (figur 32):

- Naturlig dödlighet
- Skadebaserade dispenser
- Stamvårdande jakt
- Illegalt dödande
- Polisorder
- Trafik.



Figur 32. Populationsmodellens uppskattningar av de absoluta antalen (vänster kolumn) och de relativa andelarna (höger kolumn) av vargar som dött av olika orsaker 1990–2021. Den största osäkerheten hänför sig till uppskattningarna av dödlighet till följd av naturliga orsaker och i synnerhet illegal jakt, eftersom observationsdata om dessa faktorer är mer sparsamma. Obs! Resultaten är preliminära och justeringar är möjliga. Källa: Naturresursinstitutet.

När det gäller naturlig dödlighet och illegalt dödande antas i modellen att alla fall inte uppdragas. För dessa dödlighetsorsaker beräknas i modellen sannolikheten att den döda vargen uppdragas i observationsdata. För de övriga dödlighetsorsakerna gäller antagandet att samtliga fall har uppdragats.

Som observationsdata om vargstammens storlek används data från de årliga populationsberäkningarna och vilttriangelinventeringarna. Populationsberäkningarna antas ge absoluta data om antalet flockar, par och valpar. Vilttriangeldata antas ange den relativa variationen i antalet vargrevir. Indexet över variationerna i vargpopulationen i ryska Karelen antas beskriva den relativa variationen i det årliga antalet immigrantvargar från Ryssland till Finland. Den absoluta variationen beräknas med hjälp av modellen och med beaktande av alla observationsdata och förhandsuppgifter om de övriga parametrarna i modellen. De observationsdata som används i modellen presenteras i tabell 9.

Tabell 9. Dataunderlag för populationsmodellen

Data	Beskrivning	Period	Källa
Populationsberäkning: höst	Observationer, sändarvargar (fr.o.m. 2019 även dna)	1996–2016 och 2019–2020	Naturresursinstitutet
Populationsberäkning: vår	Dna, observationer, sändarvargar	2017–2021	Naturresursinstitutet
Vilttrianglar	Andel trianglar med vargobservationer	1990–	Naturresursinstitutet
Abundansindex för varg (Ryssland)	Korsande vargpår/10 km	1965–2020	K. Tirronen (Karelska forskningscentret, Petrozavodsk)
Känd dödlighet	Fastställda data om antal döda vargar och deras dödsorsaker	1996–2021	Naturresursinstitutet, Livsmedelsverket (före detta Evira), Finlands viltcentral

Värdena för parametrarna i en bayesiansk populationsmodell, såsom födelsetal och dödlighet, kan inte lösas analytiskt direkt med hjälp av kalkylformler. Sannolikhetsfördelningarna för parametervärdena erhålls med hjälp av datorsimulering med metoden Markov Chain Monte Carlo (MCMC). I regel görs minst två simuleringar, med olika ingångsdata. När de separata simuleringarna ger samma slutresultat anses lösningen vara konvergerad, och värdet på de erhållna parametrarna kan anses vara tekniskt tillförlitliga. Oftast närmar sig simuleringens lösningarna gradvis varandra. När det är fråga om en ny populationsmodell är det inte möjligt att på förhand förutse konvergeringstiden. Det kan gå på några sekunder, eller ta veckor eller till och med månader. MCMC-simuleringen för populationsmodellen, som tagits fram för denna halvtidsrapport, kördes i något över två veckor. Under den tiden konvergerade största delen av parametrarna, men i fråga om några viktiga parametrar hade de separata simuleringarna ännu inte framkommit till en lösning. Simuleringen med MCMC fortsätter efter att halvtidsrapporten publicerats. De resultat som presenteras i denna rapport är preliminära vad gäller

populationsmodellen och de MVP-baserade referensvärden som bygger på den och kan avvika från de slutliga resultaten.

6.2. Livsmiljöer och bytesarter

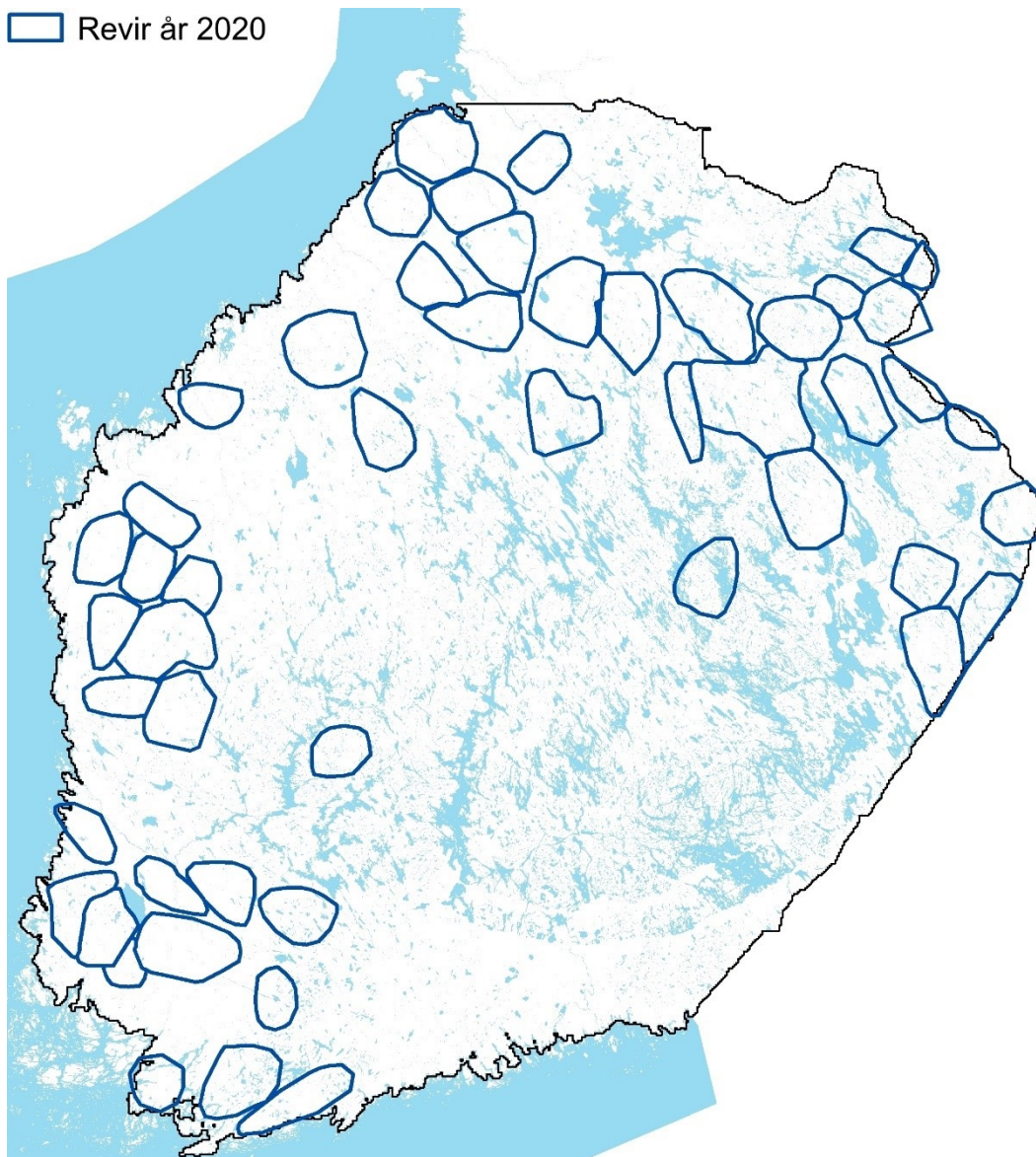
6.2.1. Dataunderlag

Fastställda revirgränser

Vid populationsberäkningen fastställdes utöver revirens geografiska läge även om möjligt revirgränserna. Revirgränserna fastställdes utifrån observationspunkterna från GPS-märkta vargar, genom att rita upp en baspolygon (Minimum Convex Polygon, MCP) baserad på de yttersta punkterna. Gränserna av de revir där det inte fanns sändarmärkta vargar fastställdes huvudsakligen utifrån rovdjurskontakternas observationer av två eller flera vargar under perioden 1.8–28.2 samt utifrån dna-data. I de flesta fall gick det att med hjälp av tillvarataget dna från två angränsande revir urskilja ett område där det fanns belägg endast för vargindivider från endera flocken. I vissa fall gjordes områdesavgränsningen enbart utifrån rovdjursobservationerna. Revirgränserna har fastställts från och med 2017, och tidigare data om reviren saknar information om gränserna.

Vid uträkningarna av det teoretiska maximala antalet revir användes gränserna för hemområdena enligt populationsberäkningarna 2017–2020 för fastställande av livsmiljön inom reviren. De erhållna livsmiljökoderna användes sedan som styrparametrar vid uträkningarna. Eftersom de verkliga revirens geografiska läge varierar endast i liten mån från år till år upprättades de slutliga kalkylerna utifrån hemområdesgränserna från populationsräkningen 2020. Populationsberäkningen 2021 fanns inte tillgänglig när kalkylen upprättades. De revir som ligger inom renskötselområdet ströks ur kalkylerna, medan reviren vid gränsen mot Ryssland togs med. Enligt populationsberäkningen 2020 fanns det totalt cirka 30 revirhävande flockar och 17–20 par. I ingångsdata finns totalt 51 revir. Hemområdesgränserna i datamaterialet framgår av figur 33.

□ Revir år 2020



Figur 33. Hemområdesgränserna vid beräkningen av det teoretiska maximala antalet revir. Källa: Naturresursinstitutet.

Geodata och bytesdata

Hemområdesberäkningarna gjordes utgående från geodata. Som dataunderlag användes uppgifterna om vägar, stillastående vatten och åkrar i Lantmäteriverkets terrängdatabas 2018, tätortsavgränsningarna i Finlands miljöcentrals samhällsstrukturdata (YKR) 2017, Naturresursinstitutets kombinationskattningar för riksskogstaxeringen (KS-RST) 2017 samt jaktföreningarnas uppskattningar av de kvarvarande hjortdjursstammarna 2020 i Finlands viltcentrals tjänst Oma riista. Dessa dataresurser är gratis och omfattas med undantag för Oma riista av licensen Creative Commons 4.0 för fritt innehåll.

6.2.2. Metoder

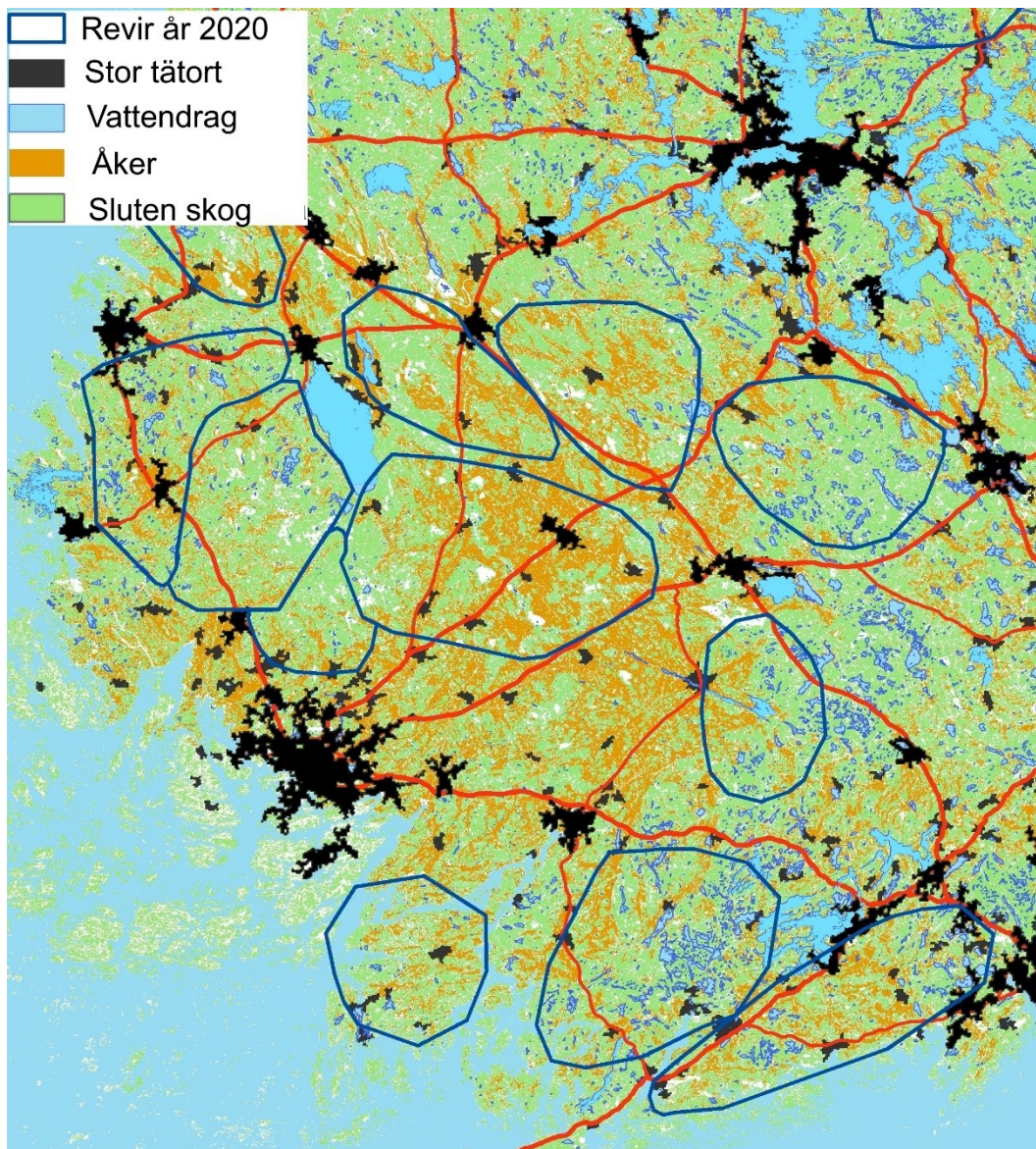
Teoretiskt maximalt antal vargrevir i Finland

Utgångspunkten för granskningen av vargens livsmiljöer och bytestillgång är att ta fram information om huruvida det i Finland i dag och i framtiden finns tillräckligt med livsmiljöer och föda för en livskraftig vargstam. En indikator för livsmiljöns lämplighet är en uppskattning av det teoretiska maximala antalet vargrevir. Uppskattningen bygger på information om vargens livsmiljökrav i dag samt antagandet att vargarna kan föröka sig och leva utan att människan griper in. Därefter tillämpades resultaten på hela Finland utanför renskötselområdet. Beräkningarna genomfördes med hjälp av ett simuleringsprogram utifrån geodatasystem, geodataresurser och geodatametoder.

Tidigare undersökningar visar på att vargarna i fråga om livsmiljö är generalister, det vill säga att de har stor tolerans för olika livsmiljöer (Boitani 2003). Revirets läge och storlek beror på bytestillgången, samt terrängens egenskaper som möjliggör för vargen att markera och hävda revir.

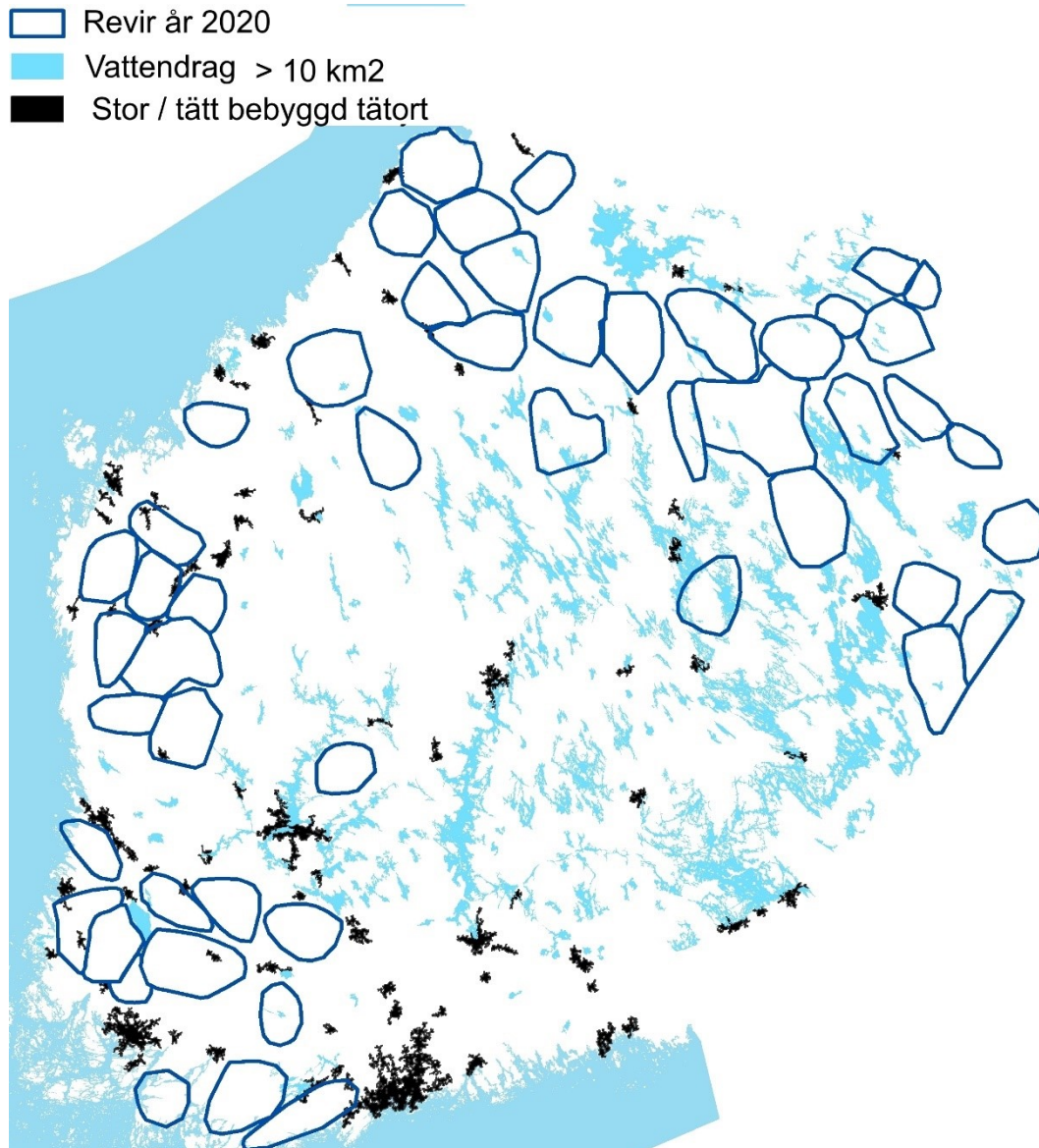
Vid beräkningen av det teoretiska maximala antalet revir utreddes terrängdragen i de nuvarande (2020) hemområdena. Enligt hemområdesdata från 2020 var den genomsnittliga ytan av vargreviren i Finland 974 km². Hemområdena är med andra ord så stora att det är osannolikt att småskaliga terrängdrag särskilt skulle påverka revirens placering. Terrängen i det området som omfattas av analysen är varierande och huvudsakligen skogbevuxen. Den är splittrad av vattendrag och vattensamlingar samt av spår av mänsklig aktivitet, framför allt bosättning, åkrar och vägar. I områdets östra och centrala delar uppvisar terrängen mindre påtaglig mänsklig påverkan än de södra, sydvästra och västra delarna.

Granskningen av terrängens beskaffenhet inom hemområdena inleddes med en visuell granskning av de allmänna terrängdragen och revirens placering. Vargens mångsidiga arealanvändning framgår tydligt av till exempel bilden av sydvästra Finland i figur 34, där terrängdragen varierar stort mellan reviren. I en del av reviren finns det gott om åkrar, medan det i andra finns många vattendrag. Medan livligt trafikerade huvudvägar klyver en del av reviren, ligger en del av reviren mellan stora vägar. Stora huvudvägar verkar dock ha en viss inverkan på revirens läge. Mindre vägar, såsom skogsbilvägar (saknas i figur 34), kan bilda täta nätverk på varje revir. Det finns människobosättning inom samtliga revir, i vissa fall till och med större tätorter. Gemensamt för alla revir är att det finns ett skyddande skogstäck.



Figur 34. Vanliga terrängdrag i vargreviren. Källa: Naturresursinstitutet.

Även om vattendrag och mänsklig aktivitet inte verkar utgöra absoluta begränsningar för placeringen och storleken på vargens hemområde, blir bilden en annan då man granskar terrängdragen i en annan skala. Där de sammanhängande vattenområdena är större än 10 km² och tätorterna har en yta på över 15 km² och fler än 10 000 invånare är reviren nästan utan undantag belägna mellan dessa områden (figur 35). Dessa tröskelvärden användes som parametrar i beräkningen av det teoretiska maximala antalet revir.



Figur 35. Revirens geografiska läge i förhållande till stora vattendrag och tätorter. Källa: Naturresursinstitutet.

Bytesarter

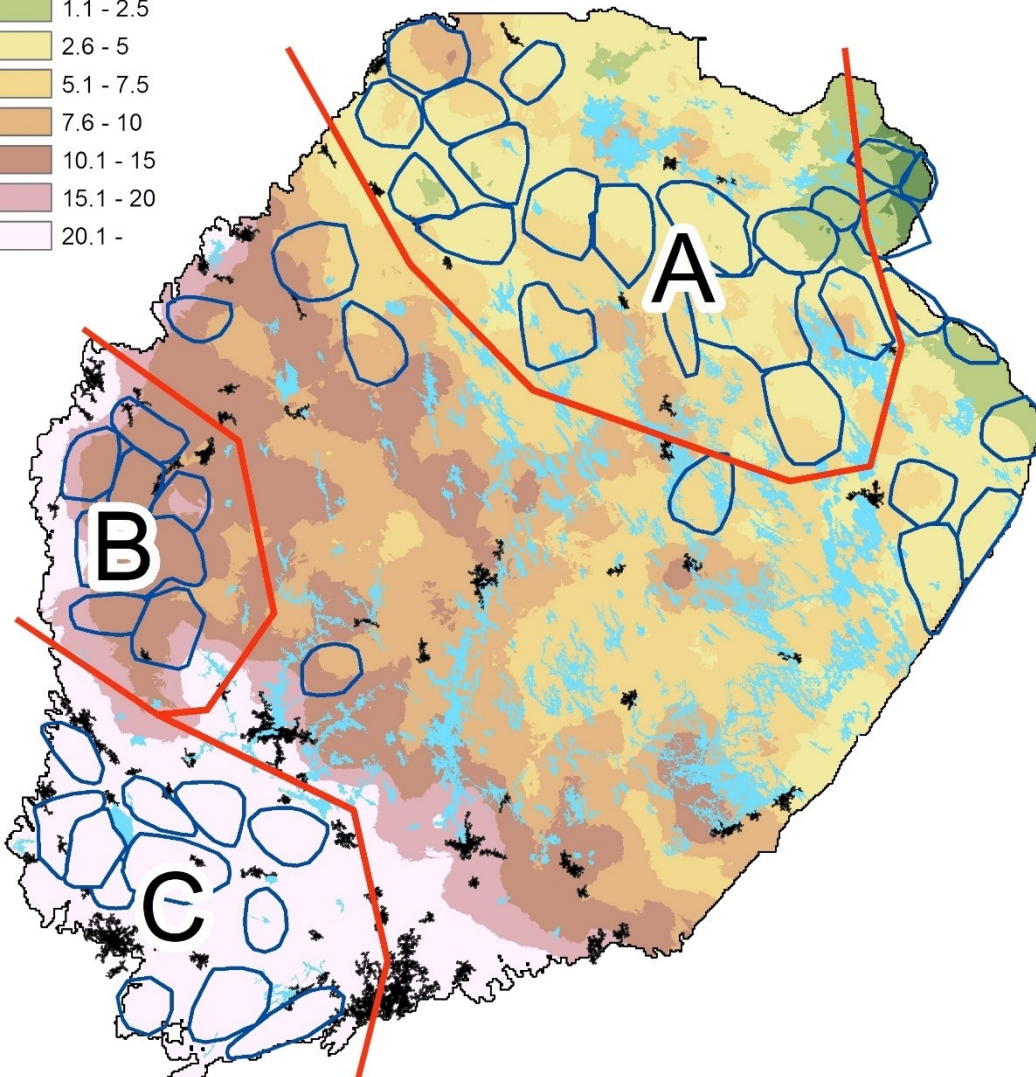
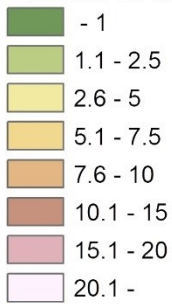
Vargens viktigaste bytesart inom hela forskningsområdet har av hävd varit älg (*Alces alces*). Älgstammen regleras effektivt i Finland, och älgarna är därmed relativt jämnt utspridda över området. Visserligen förekommer det regionala skillnader, till exempel i Kajanaland är älgtätheten mindre än i det övriga forskningsområdet. Populationerna av vitsvanshjort (*Odocoileus virginianus*) och rådjur (*Capreolus capreolus*) har ökat mycket kraftigt speciellt i sydvästra och västra Finland, och arterna har blivit allt viktigare bytesdjur för vargen. I Kajanaland, där älgpopulationerna är mindre, hör skogsrenen (*Rangifer tarandus*) till vargens bytesdjur. Vildsvin (*Sus scrofa*) har brett ut sig från Estland och Ryssland till allt större områden i Finland. Den nuvarande vildsvinsstammen är relativt gles, men visar tecken på ökning. Vid beräkningen av det maximala antalet revir beaktades älg, vitsvanshjort och rådjur. Skogsrenen lämnades bort eftersom dess betydelse som bytesdjur inom hela området är liten. Det saknas tillräcklig information om vildsvinets betydelse som bytesdjur i Finland.

För varje hjortdjursart gjordes en uppskattning av den kvarvarande stammen efter jaktsäsongen 2019–2020. Resultaten presenterades som kontinuerliga ytor, det vill säga som en rasterbild, och antalet hjortdjur per 1 000 hektar. Ingångsdata var jaktföreningarnas uppskattningar av de kvarvarande stammarna som de redovisat i Finlands viltcentrals tjänst Oma riista. Naturresursinstitutet tar fram de officiella populationsberäkningarna av älg och vitsvanshjort. Dessa beräkningar gäller större administrativa områden (älghushållningsområden och jaktvårdsföreningsområden) och tar inte hänsyn till de regionala variationer som skulle behövas för revirberäkningarna. Rådjur omfattas inte av officiella populationsberäkningar. Jaktföreningarnas uppskattningar ger en bättre bild av den lokala variationen i bytesarterna. Trots en viss osäkerhet gällande uppgifternas exakthet, var det ändå möjligt att på detta sätt inkludera rådjur i beräkningarna.

Den kvarvarande stammen räknades ut genom att först förvandla de redovisade artspecifika uppskattningarna till antal individer per 1 000 hektar utifrån jaktområdets areal. Värdena kopplades i geodatasystemet till en fixpunkt för varje jaktförening. Sedan interpolerades de uppskattade populationerna av varje art med Krigingmetoden (exponentiell modell) för hela forskningsområdet med en upplösning på 250 x 250 meter, och resultaten för de tre arterna summerades till en sammantagen skattning av den kvarvarande hjortdjursstammen.

Därefter delades forskningsområdet in i delområdena A, B och C, utifrån vargreviren i populationsberäkningen 2020. Delområdena bildades kring lösa revirkluster. Vissa enskilda, separat belägna revir samt gränsrevir lämnades utanför delområdena (figur 36).

Kombinerad kvarstående stam, ind. / 1000 ha



Figur 36. Den beräknade totalpopulationen av älg, vitsvanshjort och rådjur samt delområdena. Källa: Naturresursinstitutet.

Till slut räknades ut nyckeltalen för revirens storleksvariation och för bytestätheten på reviren inom varje delområde. Resultaten redovisas i tabell 10.

Tabell 10. Storleksvariation och bytestäthet på vargreviren i delområdena inom forskningsområdet.

De- lområde	Antal revir	Mede- lareal	Mini- miareal	Maxi- miareal	Medel- byte	Minimi- byte	Maximi- byte
A	17	1 192	405	2 642	4,6	1,5	7,7
B	8	914	629	1 568	13,7	11,7	15,4
C	12	860	335	1 536	43,0	32,5	69,8

I likhet med tätorter och vattendrag används nyckeltalen ovan som parametrar i simuleringarna av det maximala antalet revir.

Simuleringsberäkningar av revir

Det teoretiska maximala antalet revir på forskningsområdet beräknades i geodatasystemet (Esri ArcGIS for Desktop 10.6) med ett särskilt simuleringsprogram. Som ingångsdata i uträkningarna användes nyckeltalen för vargars hemområden enligt populationsberäkningen 2020. Syftet med simuleringen är att slumpmässigt placera ut så många vargrevir som möjligt i beräkningsområdet, så att man beaktar de tidigare beräknade livsmiljöfaktorerna och bytestillgången och att reviren täcker en så stor del av det tillgängliga beräkningsområdet som möjligt.

Beräkningsområdet var Fastlandsfinland utanför renskötselområdet, inklusive de största enskilda öarna invid fastlandet i sydvästra Finland. Den sammanlagda arealen var cirka 208 500 km².

I det första skedet av beräkningen delades området in i rutor på 1 x 1 km (celler). För varje cell framräknades förekomsten av tätorter och vattendrag i området samt den uppskattade kvarvarande populationen av älg, vitsvanshjort och rådjur sammanlagt (individer/1 000 ha) utifrån den yta som interpolerats fram från de sifferuppgifter som jaktföreningarna redovisat.

Därefter indelades beräkningarna i två simuleringsscenarier. Varje scenario har regler för hur stora reviren kan vara i simuleringen samt omgivningsrestriktioner som styr revirens placering i området. Syftet med omgivningsrestriktionerna är att utesluta situationer där ett revir bildas till exempel på bägge sidorna av en rörelsebegränsning, som ett stort vattenområde, så att det skulle vara svårt eller omöjligt för flocken eller vargparet att försvara reviret.

I simuleringen beror den minsta och största tillåtna arealen för ett revir på bytestillgången i området. I varje cell registrerades uppgift om bytespopulationens storlek och det tillåtna variationsintervallet för revirets areal. I scenarierna användes följande beräkningsparametrar och restriktioner:

Scenario 1:

Bytespopulation (individer/1 000 ha)	Tillåten revirareal
0–10	700–1 400
10,1–30	700–1 200
Över 30	500–1 000

Dessutom kan reviret inte utvidgas till en cell som går in på ett vattendrag med en areal på minst 10 km² eller en tätort med en areal på över 15 km² eller fler än 10 000 invånare, eller om den sammanlagda arealen av vattendragen och tätorterna i cellen är över 30 procent.

Scenario 2:

Bytespopulation (individer/1 000 ha)	Tillåten revirareal
0–10	600–1 400
10,1–30	500–1 200
Över 30	300–900

Dessutom kan reviret inte utvidgas till en cell som går in på ett vattendrag med en areal på minst 10 km² och vattenområdets andel i cellen är över 50 procent, eller en tätort med en areal på över 15 km² eller fler än 10 000 invånare och tätortens andel i cellen är över 50 procent.

Tiotala simuleringar gjordes av båda scenarierna. En simulering genererar en vektoriserad geodataprodukt där det enligt randomiseringsprincipen har bildats så många revir på beräkningsområdet som möjligt genom optimering av den tillgängliga arealen.

Generering av simulerade revir

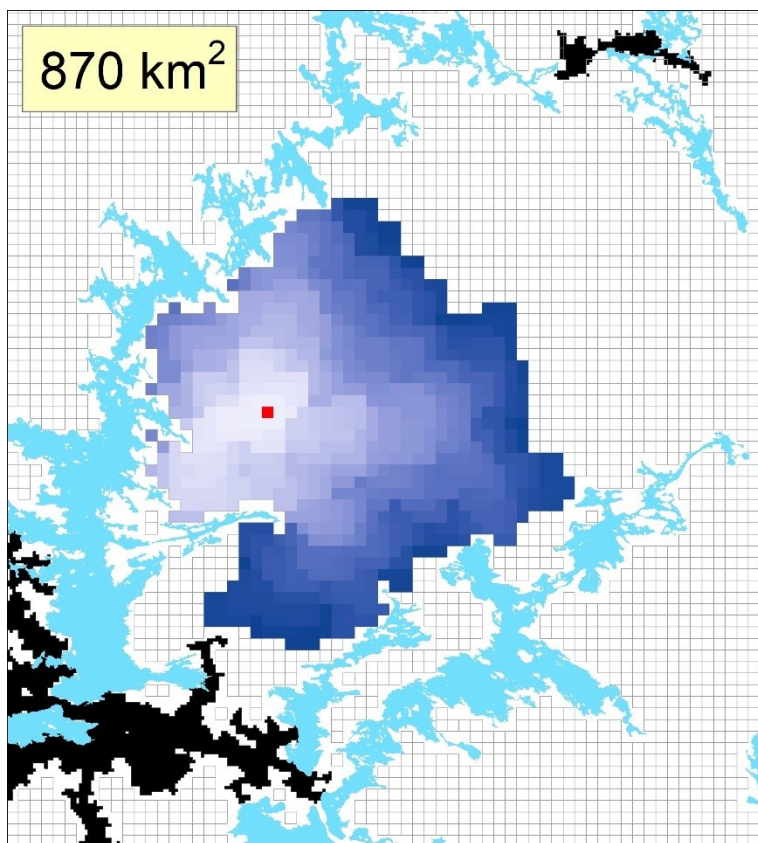
Simuleringsberäkningarna baserar sig på slumpmässighet. Slumpen styr både placeringen och formen av reviren. Före generering av det första reviret avlägsnas de celler som inte uppfyller scenariots kriterier på livsmiljön, det vill säga minimigränserna för vattendrag och/eller människobosättning överskrids. Reviren kan endast uppkomma och utvidgas i de återstående cellerna.

Det första revirets läge bestäms genom att slumpa fram en startpunkt i de återstående cellerna. Den i cellen lagrade uppgiften om bytespopulationens storlek anger variationsintervallet för revirets minsta respektive största areal. Variationsintervallerna framgår av scenariotabellerna ovan. Sedan slumpas revirets arealmål fram inom variationsintervallet.

När startpunkten har angetts börjar reviret utvidga sig till den aktiva cellens grannceller. Med grannceller avses celler som har en sida eller ett hörn gemensamt med den aktiva cellen. En cell kan alltså ha noll till åtta grannar. Om en aktiv cell inte har några grannar, kan reviret inte längre utvidgas från den aktuella punkten. Utvidgningen sker genom att någon av grannarna slumpmässigt väljs ut och läggs till reviret. Bytespopulationens storlek beaktas inte i de celler som läggs till. Medan reviret utvidgar sig en cell åt gången jämförs den uppnådda arealen mot arealmålet. Om reviret har nått arealmålet stoppas utvidgningen. Om arealmålet inte har uppnåtts, slumpas en ny cell fram bland grannarna och jämförelsen upprepas. När alla grannar till en aktiv cell har behandlats, slumpas någon av de redan tillagda kantcellerna fram till ny aktiv cell. Utvidgningen fortsätter sedan från den nya aktiva cellens grannar en cell i taget, på det sätt som beskrivs ovan, tills reviret inte kan utvidgas mer.

Utvidgningen av reviret avslutas antingen genom att reviret uppnår storleksmålet eller då det runt reviret inte finns någon granncell för vidare utvidgning. När utvidgningen har upphört jämförs arealen av det uppkomna reviret med det tillåtna variationsintervallet för revirets areal som definierats vid startpunkten. Om revirets areal är minst minimiarealen i variationsintervallet, godkänns reviret och läggs till i resultatdata och tilldelas en unik identifierare (=löpande nummer). Principen för utvidgningen beskrivs i figur 37. Exempelbilden visar den slumpmässigt valda startpunkten (röd cell) inom beräkningsområdet samt revirets areal som slumpats fram

inom variationsintervallet utifrån bytespopulationens storlek. I detta exempel är arealmålet 870 km². Därefter har reviret utvidgat sig till sin omgivning tills det uppnått arealmålet. Förloppet åskådliggörs med blå nyanser, så att en mörkare nyans anger att cellen lagts till nyligen. I exemplet har stora vattendrag och tätorter som använts som omgivningsrestriktioner haft en tydlig inverkan på utvidgningsriktningen.



Figur 37. Utvidgningsprincip för ett revir. Källa: Naturresursinstitutet.

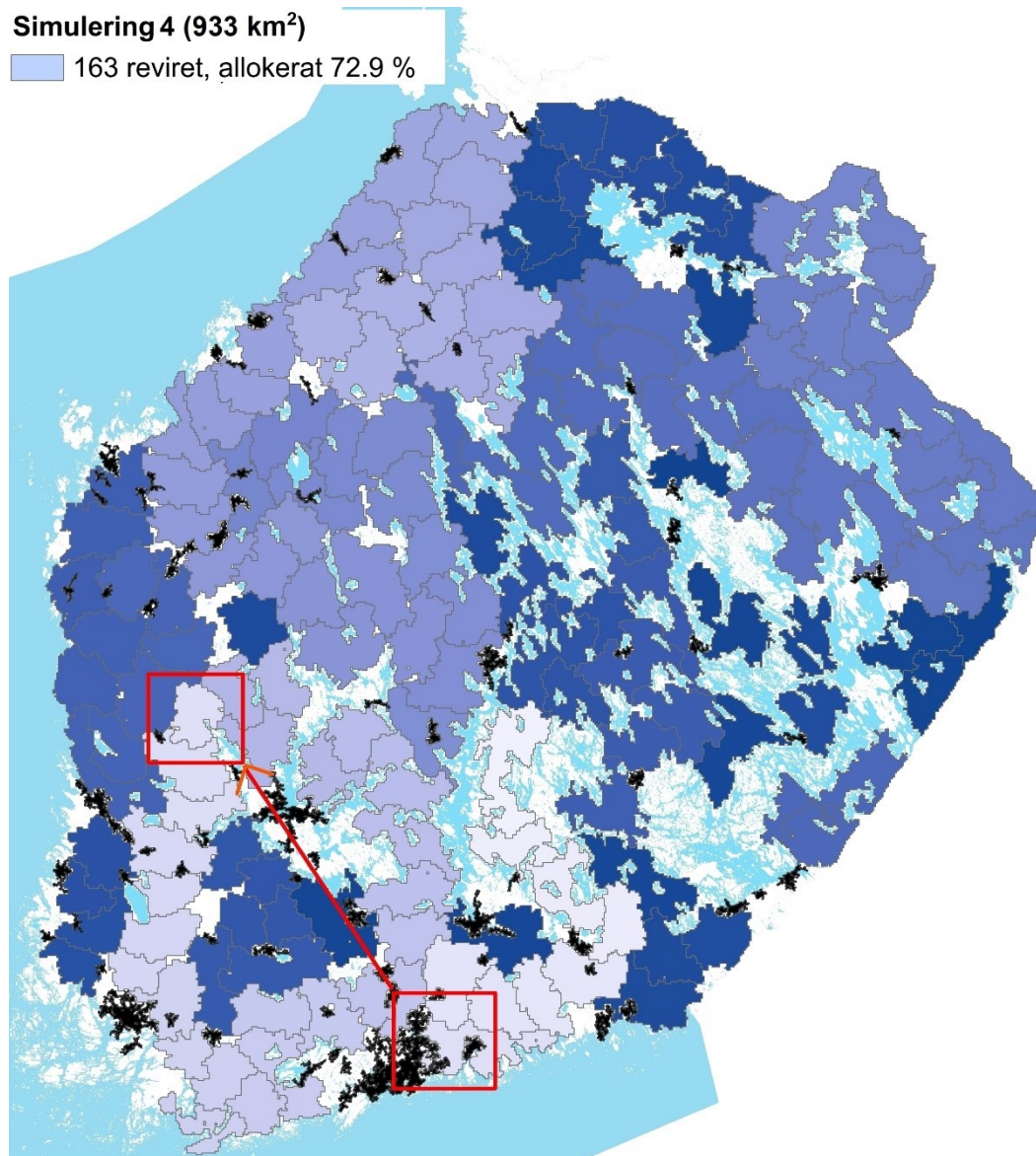
När utvidgningen upphört slumpas startpunkten för följande revir fram bland kantcellerna i det föregående reviret. Storleken på bytespopulationen för den nya valda startpunkten bestämmer arealmålet för det nya reviret, enligt den princip som beskrivs ovan. Eftersom det nya reviret börjar från kanten av det föregående reviret, erhålls optimal arealanvändning av hela området. Bildningen av nya revir fortsätter tills alla celler som uppfyller livsmiljökraven i beräkningsområdet har behandlats.

Eftersom terrängen i området är splittrad av vattendrag och bosättning kan utvidgningen nå ett läge där nya revir inte längre kan uppkomma bredvid det föregående reviret. Då slumpas en ny startpunkt fram bland de återstående cellerna enligt samma princip som för det första reviret. Därefter fortsätter bildningen och utvidgningen av reviren på samma sätt som ovan. Simuleringen avslutas när alla celler i området har behandlats och inga nya revir kan uppkomma.

Det är möjligt att granska hur simuleringen framskrider utifrån den unika koden för reviren. Eftersom koden är ett löpande nummer från 1 till antalet revir, kan reviren symboliseras med färgnyanser på samma sätt som vid utvidgningen av ett revir. Figur 38 illustrerar i vilken ordning reviren genererats i en simulering, så att ju mörkare blå ton, desto senare i simuleringen har reviret uppstått. I exemplet uppkom det första reviret mitt i området och utvidgningen fortsatte mot söder tills den nådde i bosättningarna i huvudstadsregionen. Sedan fortsatte

spridningen från en ny slumpmässigt vald punkt (pilen). Nya revir genererades enligt samma princip tills alla celler som uppfyllde livsmiljökriterierna i området hade gått igenom. Simuleringen resulterade i att det i området uppkom 163 revir med en medelareal på 933 km². Av områdets totala areal har 72,9 procent allokerats till revir. De vita områdena har inte varit tillräckligt enhetliga och/eller stora för att tillåta revirbildning.

Simuleringarna upprepas så många gånger som fastställts i respektive scenario. Antalet revir, storlek, form och läge kan variera betydligt mellan simuleringarna beroende på de parametrar som använts.



Figur 38. Ordningsföljden för genererade revir i en simulering. Källa: Naturresursinstitutet.

6.3. Genetik

6.3.1. Dataunderlag

Det genetiska dataunderlaget i denna rapport består främst av 17 mikrosatellitmarkörer. Data från 1995–2009 har publicerats i internationella vetenskapliga publikationsserier som en del av vetenskapliga publikationer om de finska vargarnas populationsgenetik (Aspi m.fl. 2006; Jansson m.fl. 2012; Jansson m.fl. 2014; Niskanen m.fl. 2014). De genetiska data om 2010–2021 har inte publicerats tidigare. Genetiska resultatdata används inte som ingångsdata i modelleringen i denna halvtidsrapport, men de kommer att integreras i modellen inför slutrapporten som ska publiceras hösten 2022. Dessutom har tidigare publicerade genomdata (Smeds m.fl. 2019 och 2020) använts i denna halvtidsrapport för beräkning av vargens effektiva populationsstorlek (närmare beskrivning nedan).

Data från vävnadsprover 1995–2018

Tidskategoriserade vävnadsprover har tillvaratagits från döda individer, som åldersbestämts utifrån årsringarna i tändernas rotcement. Med hjälp av åldersinformationen var det möjligt att räkna ut individernas exakta födelseår, varefter de grupperades i tre-årsperioder enligt födelseåret (tabell 11), på samma sätt som i Jansson m.fl. (2012). Tre år motsvarar i stort sett de finländska vargarnas beräknade generationslängd på 3,4 år (Aspi m.fl. 2006). På så sätt kunde man utöka antalet prover för analyser i varje kategori. Åldersbestämningarna av prover tagna efter 2018 är inte ännu klara, och därför avgränsas materialet till 2018. Prover som tillvaratagits före 2014 har genotypats på Uleåborgs universitet och de nyare proven på centret för tillämpning av evolutionsbiologi vid Åbo universitet.

Tabell 11. Antal prover från döda individer som delats in i tre års generationer utifrån födelseåret. Källa: Naturresursinstitutet och Uleåborgs universitet.

Generation	Antal prover
1995–1997	22
1998–2000	40
2001–2003	57
2004–2006	84
2007–2009	87
2010–2012	66
2013–2015	100
2016–2018	71

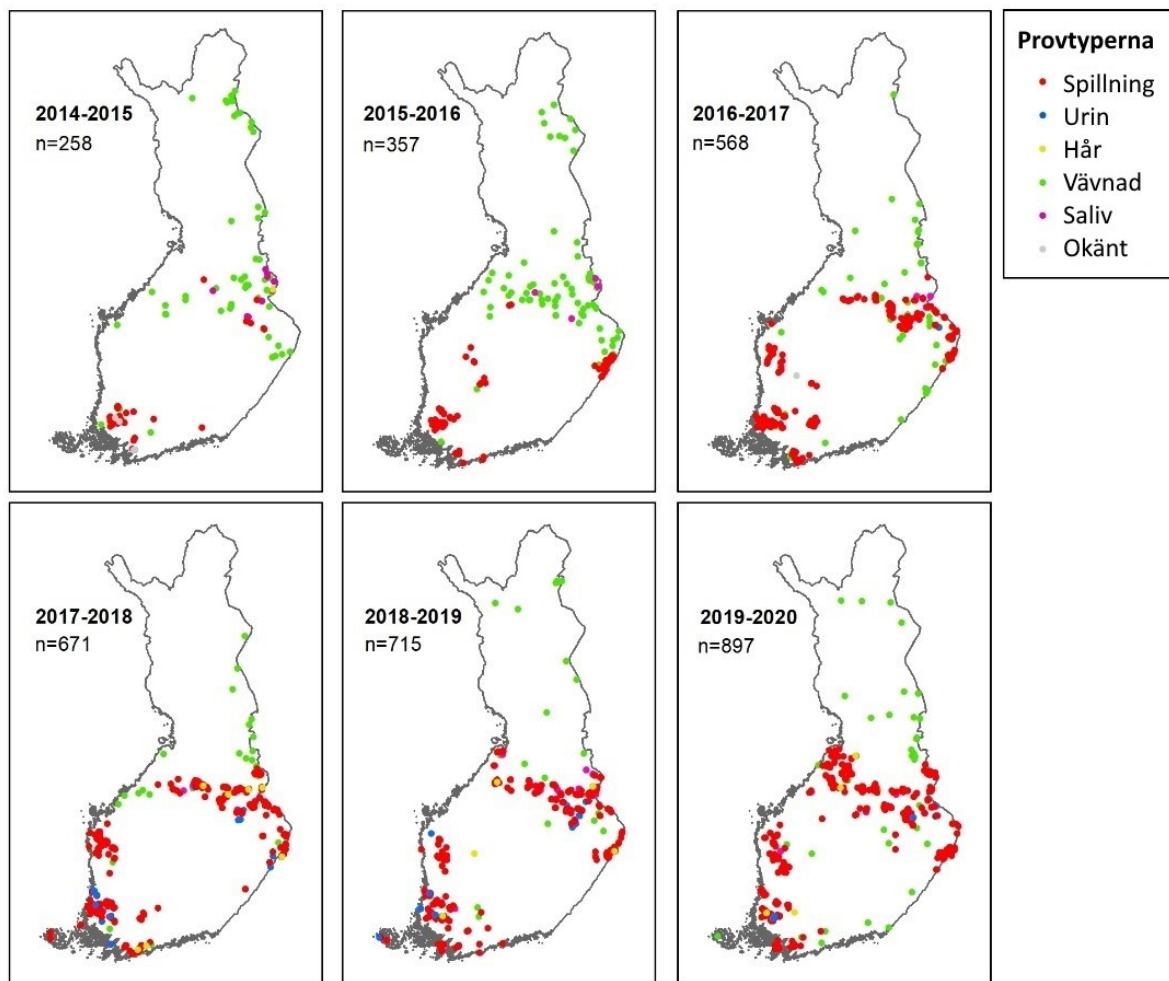
Stamberäkningsdata från 2014–2020

Naturresursinstitutet har från och med 2014 använt dna-analyser för uppföljning och inventering av vargstammen. Dna har från och med 2016 använts för att beräkna populationens storlek (Heikkinen m.fl. 2016), från och med 2017 för fastställandet av revirgränser (Heikkinen m.fl. 2017) och från och med i år även för att fastställa släktskap inom vargflocken (Heikkinen m.fl. 2021).

Största delen av proverna har tillvaratagits med icke-invasiva metoder, det vill säga de har påträffats i naturen och provtagningen har inte stört den art som undersöks. Eftersom insamlingen av prover sker huvudsakligen på vintern, anges provinsamlingsperioderna i denna rapport med två årtal. De vanligaste proverna i materialet är spillningsprover, som frivilliga samlare och Naturresursinstitutets anställda har tillvaratagit från snö under vintersäsongen (tabell 12). De senaste åren har man också tillvaratagit urin från snön. Man har även tagit salivprover i samband med sändarmärkning eller besök till en lya med valpar. Dessutom har det tillvaratagits små mängder av andra slags prover, såsom hår eller blod. Vävnadsproverna från dessa år (2014–2020) har också inkluderats i materialet, eftersom de är den näst vanligaste provtypen och bidrar till ett heltäckande urval från populationen. Särskilt rikligt med vävnadsprover tillvaratogs 2014–2015 och 2015–2016, då hela 30 procent av proverna var vävnadsprover till följd av stamvårdande jakt. Mängden dna-prover och insamlingsområdenas omfattning har ökat med åren (figur 39). Under insamlingsperioden 2014–2015 tillvaratogs prover från 38 kommuners område och under perioden 2019–2020 från 82 kommuner (tabell 13). Av figuren och tabellen framgår hur antalet spillningsprover har ökat år för år, och därför har deras andel av alla prover ökat betydligt.

Tabell 12. Antal prover under varje insamlingsperiod. Prover från innan 2014 ingår i dataunderlaget för insamlingsperiod 2014–2015. Provantal anges enligt den tidsperiod då proverna rapporterades till Naturresursinstitutet från Centret för tillämpning av evolutionsbiologi i Åbo. För Vävnad (korrigerad insamlingsperiod) justeras tidsperioden enligt dödsdatum eller insamlingsdatum av provet, och i enlighet med jaktsäsongen. Kategorin Övrigt omfattar sällsynta prover, som hår och blod. Källa: Naturresursinstitutet.

Insamlingsperiod	Spillning	Vävnad	Vävnad (korrigerad insamlingsperiod)	Urin	Saliv	Övrigt
Innan 2014	19	0	0	0	0	0
2014–2015	101	52	50	0	13	1
2015–2016	188	79	78	5	7	0
2016–2017	332	56	60	7	12	0
2017–2018	417	28	26	36	7	12
2018–2019	424	21	27	28	92	5
2019–2020	633	39	34	21	12	8



Figur 39. Insamlingsställena de år då prover insamlats för stamberäkningarna (2014–2020). Källa: Naturresursinstitutet.

Naturresursinstitutet anlitar centret för tillämpning av evolutionsbiologi i Åbo för genotypning av proverna och individuell identifiering av vargarna. Vid analysen används samma 17 mikrosatellitloci som vid de tidigare genetiska undersökningarna av vargar (se ovan). Endast individer med en fastställd genotyp från minst 15 loci har tagits med i individdatabasen. Detta är gängse praxis vid dna-analys av prover av dålig kvalitet, som spillning och urin. Ju bättre kvalitet på proven, desto mindre är sannolikheten för fel vid genotypning, och därför godkänns endast prover i vilken man har lyckats bestämma genotypen. Utöver genotypning har proverna analyserats med programmet NewHybrids (Anderson & Thompson 2002), som är ett vanligt verktyg för identifiering av hybrider. Med programmet kunde man räkna fram sannolikheten för att individen är varg, hund eller en korsning mellan dem (första generationens hybrid (F1) eller tillbakakorsning (F1 × varg)). Som referensdata i analyserna användes finska (N=292) och ryska (N=44) vargar ur dataunderlaget till artiklarna Aspi m.fl. (2009) och Jansson m.fl. (2012). Referensdata för hundar bestod av prover på hundar (N=43) som erhållits av veterinärer och som genotypades med samma mikrosatellitloci på centret för tillämpning av evolutionsbiologi i Åbo samt av prover från schäferhundar och lajkor (n=35), som erhöles av Hannes Lohi vid Helsingfors universitet och som genotypades på Uleåborgs universitet och överlämnades sedan till centret för tillämpning av evolutionsbiologi i Åbo.

Tabell 13. Antal analyserade prover, individer och insamlingskommuner i stamberäkningsdata från 2014–2020. I tabellen anges också för varje år hur många nya individer som observerats för första gången. Uppgift om provtagningskommun saknades i 89 prov. Källa: Naturresursinstitutet.

Insamlingsperiod	Analyserade prover	Antal individer	Antal godkända genotyper från vargar	Resamlingsfrekvens	Nya individer	Antal insamlingskommuner
2014–2015	264	98	186	1.90	98	39
2015–2016	367	123	279	2.27	110	48
2016–2017	578	147	407	2.77	116	55
2017–2018	686	138	500	3.62	82	63
2018–2019	732	230	570	2.48	157	66
2019–2020	907	234	713	2.93	134	82

Inom insamlingsperioderna påträffades 50 procent av vargarna en gång i det genetiska datamaterialet och resterande 50 procent förekom 2–19 gånger. Totalt påträffades 509 vargar (73 %) under endast en insamlingsperiod och övriga 188 vargar (27 %) påträffades under 2–6 insamlingsperioder.

Beroende på analys och dess syfte har som ingångsdata använts alla individer från alla insamlingsperioder (N=979), urval av prover med jämn geografisk spridning (n=840) eller endast de nya individer som observerats för första gången under respektive år (N=697). I ett antal analyser behövdes dessutom utvalda data utan nära släktingar (N=77) eller med endast reproducerande vargar (alfa) fr ett insamlingsår (2018–2019, N=27). En beskrivning av ingångsdata finns i anslutning till varje analys.

Data om vargpopulationerna i grannländerna och kända immigrantvargar

De genetiska data från Uleåborgs universitet innehåller också genotypade individer i vargpopulationerna i Skandinavien och i Ryssland samt genetiskt identifierade immigrantvargar (tabell 14). I den finska vargstammen har de tre följande individerna identifierats som immigranter: en sändarvarg i det skandinaviska vargforskningsprojektet som utvandrade från Norge till Finland 2003–2005 (Wabakken m.fl. 2007) och två individer som via genomanalys har identifierats som skandinaviska vargar (Smeds m.fl. 2020). Mikael Åkesson från SLU har överlåtit till Uleåborgs universitet prover som tillvaratagits från vargar i Skandinavien, från Sverige (N=5, 1989–2000) och Norge (N=5, 1999–2001). Proverna från vargar i Skandinavien är relativt gamla och inte längre representativa för populationens nuvarande status. För följande rapport försöker vi skaffa fram färskare prover från Skandinavien. Från skandinaviska vargar har man också tillvaratagit prover som identifierats härröra från den finska eller den ryska vargpopulationen (N=7). De ryska vargproverna har samlats in främst från ryska Karelen, men en del av proverna härstammar ända från Archangelsk. De äldre proverna från Karelen är från 1999–2010, och därför använde vi i en del av analyserna endast färskare prover från 2015–2018.

Tabell 14. Data om vargpopulationer i grannländerna och genetiskt identifierade immigranter. Källa: Naturresursinstitutet och Uleåborgs universitet.

Insamlingsområde	Detaljerad information	Antal prover	Insamlingsår
Finland	Immigranter från Skandinavien	3	2005, 2014
Skandinavien	Sverige och Norge	10	1989–2001
	Immigranter från Finland/Ryssland	7	1977–2011
Ryssland	Karelen	27	1999–2010
	Karelen	30	2015–2018
	Archangelsk	6	1995–2000

Genomdata från 2000–2016

Som ingångsdata användes tidigare publicerade (Smeds m.fl. 2019 och 2020) helgenomsekvenser av 95 finländska vargar, vars vävnadsprover samlats in från olika delar av Finland 2000–2016 (tabell B2.1 i bilaga 1). Födelseåret kunde räknas ut för 81 av dessa individer vars ålder man kände till. Vargarna var födda under 1994–2016. Sekvensdatan var mycket högklassiga (sekvenseringsdjup 30X) och de härledda genotyperna valdes ut noggrant för att undvika fel i genotypningen.

6.3.2. Metoder

Temporala och geografiska förändringar i den genetiska mångfalden

Standardiserad individuell heterozygositet (sMLHs) definieras som antalet heterozygota loci hos en individ dividerat med summan av de genomsnittliga locusbaserade heterozygotigraderna i en population. Hög heterozygotigrad är ett tecken på att individen har relativt hög genetisk variation, medan ett lågt värde tyder på inavel som leder till förlust av genetisk variation hos individerna. Den individuella heterozygositeten räknades ut från både vävnadsprov från döda vargar (åren 1995–2018) och inventeringsdata som består av huvudsakligen icke-invasivt tillvaratagna prover (åren 2014–2020). Som analysmiljö användes R (version 4.0.5) och analyspaketet var inbreedR (Stoffel m.fl. 2016). Individerna i vävnadsprovdata delades in i generationer enligt födelseår, och för individerna i varje generation skapades fioldiagram med ggplot2 i R (Wickham 2016), så att generationerna finns på x-axeln i kronologisk ordning medan variationen i den individuella heterozygositeten inom generationen samt medelvärdet för den (punkt) anges på y-axeln. Beroendet mellan temporalt ordnade generationer och den genomsnittliga heterozygositeten testades med regressionsanalys. Över heterozygositeten som beräknats utifrån inventeringsdata upprättades samma sätt ett diagram där insamlingsperioderna finns på x-axeln och variationen i den individuella heterozygositeten under perioden samt medelvärdet för insamlingsåret (punkt) anges på y-axeln.

Som ingångsdata vid beräkning av andra estimat för genetisk variation användes alla individer under alla insamlingsperioder (N=979) samt prover med jämn geografisk spridning (N=840). För bägge datauppsättningarna uträknades förväntad heterozygositet (Hs); heterozygositet som beräknats utifrån den observerade allelfrekvensen, med antagandet att Hardy-Weinberg

jämvikt råder i populationen) och allelmångfald (A_R ; genomsnittligt allelantal i förhållande till provets storlek) med analyspaketet adegenet i R (Jombart 2008) samt PopGenReport (Gruber & Adamack 2015). Inavelskoefficienterna (F_{IS}) räknades ut med programmet Genepop v. 4.7 (Raymond & Rousset 1995). Om värdet ligger nära noll råder det jämvikt mellan antalet heterozygoter (två olika alleler i ett locus) och homozygoter (två identiska alleler i ett locus). Om värdet är positivt finns det fler homozygota individer i populationen än väntat. Statistisk signifikans testades med linjär regression i R, med insamlingsåret som tidsvariabel.

För utredning av eventuella geografiska skillnader i den genetiska variationen valdes tillgångsdata inventeringsperioden 2019–2020 ($N=193$), som är den senaste insamlingsperioden i rapporten. Individerna från perioden delades in i tre ungefär lika stora områden utifrån provtagningsplatsen enligt följande: östra Finland ($n=75$), österbottniska landskapen ($n=60$) och sydvästra Finland ($n=58$). Endast det senaste datatogs med i analysen, eftersom vargen har spridit sig sydvästra Finland relativt nyligen. Eftersom antalet individer till en början var litet i området, har vargarna eventuellt varit tvungna att välja partner i en relativt begränsad pool. I dylika situationer kan inavel förekomma, trots att vargar i regel ogärna parar sig med nära släktingar (vonHoldt m.fl. 2008; Geffen m.fl. 2011). I östra Finland antas inavelsgraden vara lägst tack vare inflyttningen av individer från den ryska populationen. För att upptäcka eventuella geografiska skillnader i inavelsnivåerna testades signifikansen av skillnaderna mellan medelheterozygositeten hos individer i de tre områdena med envägs-ANOVA. Eftersom skillnaden var statistiskt signifikant användes också post-hoc-testet Tukey B för att utreda mellan vilka områden skillnaden var signifikant. Lägre individuell heterozygositet uttrycker förlust av individuell genetisk variation och beror ofta på ökande inavel.

Den genetiska strukturen och flyttrörelsen hos vargpopulationerna i Fennoskandinavien

Eventuell uppdelning av den finska vargpopulationen i delpopulationer utreddes med det populationsgenetiska analyspaketet LEA i R (Frichot och Francois 2014) samt med programmet STRUCTURE (Pritchard m.fl. 2000).

Analyspaketet LEA användes för en principalkomponentanalys med vilken man kan identifiera kluster av genetiskt närstående individer och beskriva genetiska skillnader. Den genetiska variationen delas in i variation inom och utanför gruppen, och variationen utanför grupperna maximeras. Resultatet kan redovisas som ett diagram där X-axeln beskriver den genetiska variationen med maximerad variation mellan grupperna. På Y-axeln ritas in den genetiska variation där variationen mellan grupperna är näst störst.

Programmet STRUCTURE bygger på en bayesiansk modell med vilken man kan ta reda på antalet genetiska kluster (K) i materialet. Programmet är känsligt för om det finns många individer som är besläktade med varandra bland proverna. Om det i materialet finns många sådana grupper, kan programmet definiera dem som separata genetiska kluster så att resultatet blir ett stort antal olika populationer. För att undvika detta tog man endast med de individer vars nära släktingar hade raderats ur materialet ($N=77$) eller de reproducerande djuren i flockarna, det vill säga alfadjuren, från en insamlingsperiod ($N=27$). De besläktade djuren identifierades först med programmet ML-RELATE (Kalinowski m.fl. 2006) och sedan ströks det andra djuret i par där djuren är besläktade med varandra. Enbart att inkludera alfavargar gör det inte omöjligt att materialet även kan innehålla individer som är besläktade med varandra, men det gallrar bort släktingar eftersom valparna i flockarna inte tas med. Trots att provet är litet ger det en god representation av populationen genom att de inkluderade individerna är de som förökar sig och vars avkomma utgör följande generation. Valet föll på 2018 eftersom det från

detta år fanns data om flest alfadjur (27 individer). Man tog också med i proverna från svenska och ryska vargar i analysen (tabell 14) för att utröna om det går att genetiskt skilja mellan vargindivider i olika länder. Analysen omfattande även de immigrantvargar som identifierats i tidigare undersökningar. STRUCTURE-analysen användes för att testa flera alternativa uppskattningar av antalet populationer (K 1–10) med tre iterationer av varje antagande. Körningarna utfördes med 50 000 burnin-iterationer och därefter med 500 000 MCMC (Markov Chain Monte Carlo) iterationer. Utifrån resultaten beräknades det mest sannolika antalet populationer med programmet STRUCTURE HARVESTER (Earl & vonHoldt 2012) som implementerar Evanno-metoden (Evanno m.fl. 2005).

Programmet RUBIAS (Moran & Anderson 2018) användes för genetisk identifiering av typindivider för olika länders vargpopulationer. Som referensdata används individer som är genetiskt representativa för populationen i respektive land (Finland, Skandinavien, Ryssland). För detta användes resultat från en STRUCTURE-körning av finländska alfadjur med värdet $K = 3$, genom vilken man för varje region identifierade typindivider med över 70 procents sannolikhet att höra till den aktuella populationen ($N=73$). Här bör man observera att de flesta av de alfadjur som med över 70 procents sannolikhet definierades som finska levde i sydvästra Finland, med andra ord representerade de en liten, men genetiskt väldefinierad grupp från ett geografiskt område. Med hjälp av dessa referensdata kunde man med hjälp av programmet RUBIAS fastställa den sannolika populationstillhörigheten för samtliga individer som ingick i stamberäkningsdata. Resultaten för stamberäkningsdata 2019–2020 illustrerades som en kartrepresentation över de individer som enligt sin genotyp var typiska finska eller ryska vargar (99 % sannolikhet). Individer vars sannolikhet att tillhöra någondera populationen antecknades som blandad genotyp (eng. admixed). Under den aktuella insamlingsperioden påträffades inga individer som kunde identifieras som skandinaviska vargar. Kartan skapades med verktyget ggplot2 i R (Wickham 2016), och färgerna anger den sannolikhet med vilken varje individ från ett provtagningsställe hör till finska eller ryska vargar. Som provtagningspunkt antecknades den plats där individen för första gången förekommer i genetiska data. De individer vars koordinater saknades ($N=13$), har inte märkts ut på kartan.

Individernas rörelser mellan Finland, Sverige och Ryssland beräknades med programmen Genepop och BayesAss (Wilson m.fl. 2003). Programmens antaganden om ingångsdata skiljer sig avsevärt från varandra. Den metod med vilken Genepop beräknar migrationstakten utgår bland annat ifrån att dataunderlaget inte innehåller besläktade individer. Därför användes data från stamberäkningarna som rensats på släktingarna ($N=77$). Som referensdata för ryska vargar användes endast de nyaste proverna från ryska Karelen (2015–2018) och de rensades också på nära släktingar ($n=20$). De nyaste proverna användes för att estimaten så bra som möjligt skulle beskriva nuläget och endast Karelen togs med eftersom det är den mest sannolika källpopulationen för migranterna till Finland. Programmet BayesAss har däremot inga antaganden gällande indata och är därför bättre lämpat för analyser av stamberäkningsdata, som till stor del består av prover som samlats in från familjeflockar och därför innehåller många nära släktingar. Analysen gjordes på de unika individerna i stamberäkningsdata ($n=697$), som klassificerats per insamlingsperiod enligt det år då individen för första gången förekommer i dataunderlaget.

Den finska vargstammens effektiva populationsstorlek

Den effektiva populationsstorleken (N_e) för den nuvarande vargstammen i Finland beräknades utifrån stamberäkningsdata (2014–2020) och helgenomdata (2000–2016) med en metod som bygger på kopplingsojämvikt i programmet NeEstimator v.2.1 (Do m.fl. 2014). Kopplingsojämvikt kan användas för estimering av den effektiva populationsstorleken, eftersom dess styrka beror på populationsstorleken, så att ju mindre population, desto större kopplingsojämvikt

råder. Med hjälp av helgenomdata kunde man också räkna fram en historisk trend för den effektiva populationsstorleken (300 generationer bakåt) utgående från den observerade variationen i nutida genomdata och genom att använda programmet SNeP v.1.1 (Barbato m.fl. 2015). Med hjälp av helgenomdata kan man få en historisk tillbakablick, då man känner till de genetiska processerna och deras hastighet.

Av stamberäkningsdata användes samtliga individer från alla insamlingsår (tabell 13). Som helgenomdata användes de tidigare publicerade helgenomdata om 95 finska vargar (Smeds m.fl. 2020) och analyserna utfördes på följande två datauppsättningar: (1) samtliga 95 individer från 1994–2016 (samtliga data) och (2) 20 reproducerande individer födda 1994–2012. Hela materialet delades vidare in i generationer som omfattade tre på varandra följande år (1994–1997, 1998–2000, 2001–2003, 2004–2006, 2000–2009, 2010–2012 och 2013–2016) på samma sätt som i den tidigare publikationen av Jansson m.fl. (2012). Generationsintervallet hos vargarna i Finland har uppskattats till 3,4 år (Aspi m.fl. 2006), vilket här har avrundats till tre år. Den första och sista generationen omfattar undantagsvis fyra år, eftersom det åren 1994 och 2016 fanns data om endast en individ. I stället för att stryka dessa individer från analyserna fogades de till följande/föregående generation (1995–1997 och 2013–2015).

Alleler som är sällsynta i populationerna (dvs. lågfrekventa alleler) kan leda till missvisande estimat av den effektiva populationsstorleken, och därför utfördes analyserna enligt tre olika kriterier med vilka dessa alleler rensades ut från materialet. Programmet SNeP kördes med minsta allelfrekvenserna (MAF, *minor allele frequency*) 0,02 och 0,05, så att allelerna med lägre frekvens rensades ut. I programmet NeEstimator använde vi dessutom ett kriterium som raderar endast de ensamma allelerna hos en individ. De gränsvärden som användes rekommenderas allmänt för Ne-analyser (Waples & Do 2010). Vid beräkningen av kvoten för den effektiva och den verkliga populationsstorleken (N_e/N_c) användes som N_c -ingångsdata Naturresursinstitutets populationsestimat som kompletterades med den kända dödligheten. Vid beräkningarna användes för helgenomdata ett harmoniskt medelvärde för populationsstorleken (144,6) i den föregående generationen (2010–2012, se nedan), eftersom Ne-estimatet avser den effektiva populationsstorleken för generationens föräldrar.

7. Ordbok

50/500-regel: År 1980 lade Ian R. Franklin fram en så kallad 50/500-regel, som används mycket i naturvårdsbiologin gällande små populationer. Enligt regeln bör den effektiva populationsstorleken vara minst 50, för att populationen ska vara skyddad mot negativa inavelseffekter och kunna bibehålla sin genetiska mångfald på kort sikt. För en tillräcklig genetisk variation för att populationen ska kunna anpassa sig till förändringar på lång sikt, bör den effektiva populationsstorleken vara minst 500. Enligt kritiker är värdet alltför lågt och det har hävdats att de effektiva populationsstorlekarna på kort och lång sikt snarare ska vara 100 och 1 000 (t.ex. Frankham m.fl. 2014).

Allel: Alleler är varianter av en viss gen.

Demografisk: Faktorer som hänför sig till populationens egenskaper (t.ex. födelsetal, dödlighet, ålders- och könsstruktur, migration).

Demografisk stokasticitet: Slumpmässig variation i individers födelse, död och förflyttningar, som påverkar populationsdynamiken.

Effektiv populationsstorlek (N_e): Effektiv populationsstorlek är ett mått på populationens genetiska livskraft. Den effektiva populationsstorleken avser storleken av en idealiserad population där den genetiska variationen avtar lika snabbt som i den population som undersöks. Ju större den effektiva populationsstorleken är, desto långsammare förlorar populationen genetisk variation till följd av slumpen. I verkligheten motsvarar ingen population den teoretiska idealiserade populationen (i naturliga populationer förekommer variation i bland annat individers reproduktionsframgång, storleken på kullarna och könsfördelningen), och därför är den effektiva populationsstorleken ofta betydligt mindre än det verkliga antalet individer i populationen.

Genetisk variation: Skillnaderna mellan individerna i populationen på dna-nivå.

Genom: En organisms arvs massa, till exempel en vargs samtliga gener.

Heterozygotigrad: Heterozygotigrad (heterozygotisitet) beskriver den genetiska variationen i en population. En heterozygot individ har två olika alleler i samma markör-gen. En homozygot har däremot två samma alleler i samma markör-gen. Minskande homozygotigrad över tid är ett tecken på inavel i populationen.

Idealisk population: Med idealisk population avses en teoretisk population som uppfyller följande kriterier: 1) populationen har en jämn könskvot, 2) alla individer har lika stor sannolikhet att få avkomma, 3) slumpmässig parning och 4) konstant populationsstorlek från en generation till en annan.

Kopplingsojämvikt: Icke slumpmässig association mellan alleler, som kan bero på att generna befinner sig nära varandra samt på ett flertal populationsgenetiska processer.

Locus: Genens plats i organismens arvs massa.

Mikrosatellit: Olika långa, repetitiva sekvenser i arvs massan, där det sker många mutationer, det vill säga det uppkommer stor variation mellan individer. Genom att analysera flera sådana sekvenser hos samma individ kan man fastställa individens unika genetiska fingeravtryck med vilken individen kan identifieras.

Ne/Nc-kvot: Effektiv populationsstorlek är ett teoretiskt begrepp, som beskriver den idealiska populationens utifrån en verklig populations egenskaper. Populationens verkliga individantal (N_c) är i allmänhet betydligt större än den effektiva populationsstorleken (N_e). Kvoten mellan den effektiva populationsstorleken och det verkliga individantalet (N_e/N_c) är enligt beräkningar i genomsnitt 0,1–0,15 (t.ex. Palstra & Ruzzante 2008), men den varierar betydligt mellan arter och till och med mellan populationer av samma art.

Icke-invasiva prov: Med icke-invasiva (non-invasiva) prover avses att proverna har tillvaratagits utan att fånga djuret och ofta utan att ens se det. Typiska icke-invasiva prover är spillning och urin som tillvaratas från snön.

Förväntad heterozygositet: Heterozygositet som beräknats utifrån allelfrekvensen och som utgör ett mått på genetisk variation i populationen, då Hardy-Weinberg jämvikt råder. I denna jämvikt förändras inte den genetiska variationen i populationen över tid, utan inverkan av evolutionsprocesserna (bl.a. mutationer, naturligt urval, icke-slumpmässig parning).

Population: De individer av samma art som finns inom samma område. Ofta sker det utbyte med andra populationer av samma art, med andra ord flyttar individer mellan populationerna.

Referenser

- Allendorf, F.W. 1986. Genetic drift and the loss of alleles versus heterozygosity. *Zoo Biology* 5: 181–190.
- Allendorf, F. W. & G. Luikart. 2007. *Conservation and the genetics of populations*. Wiley-Blackwell, Malden, Massachusetts.
- Anderson, E. C. & Thompson, E. A. 2002. A model-based method for identifying species hybrids using multilocus genetic data. *Genetics* 160: 1217–1229.
- Archer, F. I., Adams, P. E. & Schneiders, B. B. 2017. Stratag: An r package for manipulating, summarizing and analysing population genetic data. *Molecular Ecology* 17: 5–11.
- Aikio, S. & Pusenius, J. 2021. Valkohäntäpeurakanta talvella 2020–2021. Luonnonvarakeskus, Helsinki. http://wordpress1.luke.fi/riistahavainnot-hirvielaimet/wp-content/uploads/sites/5/2021/03/Valkoh%C3%A4nt%C3%A4peurakanta_talvella_2020_2021.pdf
- Aspi, J., Roininen, E., Ruokonen, M., Kojola, I. & Vilà, C. 2006. Genetic diversity, population structure, effective population size and demographic history of the Finnish wolf population. *Molecular Ecology* 15: 1561–1576.
- Aspi, J., Roininen, E., Kiiskilä J., Ruokonen, M., Kojola, I., Bljudnik, L., Danilov, P., Heikkinen, S. & Pulliainen, E. 2009. Genetic structure of the northwestern Russian wolf populations and gene flow between Russia and Finland. *Conservation Genetics* 10: 815–26.
- Barbato, M., Orozco-terWengel, P., Tapio, M. & Bruford, MW. 2015. SNeP: a tool to estimate trends in recent effective population size trajectories using genome-wide SNP data. *Frontiers in Genetics* 6: 109.
- Barber-Meyer, S.M., Wheeldon, T.J. & Mech, L.D. 2021. The importance of wilderness to wolf (*Canis lupus*) survival and cause-specific mortality over 50 years. *Biological Conservation* 258: 109145.
- Bijlsma, R. J., Agrillo, E., Attorre, F., Boitani, L., Brunner, A., Evans, P., Foppen, R., Gubbay, S., Janssen, J.A.M., van Kleunen, A., Langhout, W., Pacifici, M., Ramirez, I., Rondinini, C., van Roomen, M., Siepel, H., van Swaaij, C.A.M. & Winter, H. V. 2019. Defining and applying the concept of favourable reference values for species habitats under the EU birds and habitats directives: Examples of setting favourable reference values (No. 2929). Wageningen Environmental Research.
- Bragina, E. V., Ives, A. R., Pidgeon, A. M., Kuemmerle, T., Baskin, L. M., Gubar, Y. P., Piquer-Rodriguez, M., Keuler, N. S., Petrosyan, V. G. & Radeloff, V. C. 2015. Rapid declines of large mammal populations after the collapse of Soviet Union. *Conservation Biology* 29: 844–853.
- Brook, B. W., Traill, L. W. & Bradshaw, C. J. A. 2006. Minimum viable population sizes and global extinction risk are unrelated. *Ecology Letters* 9: 375–382.
- Carmichael, L.E., Krizan, J., Nagy, J.A., Fuglei, E., Dumond, M., Johnson, D., Veitch, A., Berteaux, D. & Strobeck, C. 2007. Historical and ecological determinants of genetic structure in arctic canids. *Molecular Ecology*, 16: 3466–3483.

- Chapron, G., Wikenros, C., Liberg, O., Wabakken, P., Flagstad, Ø., Milleret, C., Månsson, J., Svensson, L., Zimmermann, B., Åkesson, M. & Sand, H. 2016. Estimating wolf (*Canis lupus*) population size from number of packs and an individual based model. *Ecological Modelling* 339: 33–44.
- Chaudhary, V. & Oli, M. K. 2020. A critical appraisal of population viability analysis. *Conservation Biology* 34: 26–40.
- DG Environment. 2017. Reporting under Article 17 of the Habitats Directive: Explanatory notes and guidelines for the period 2013–2018. Brussels. 188 p.
- Do, C., Waples, R. S., Peel, D., Macbeth, G. M., Tillett, B. J. & Ovenden, J. R. (2014). NeEstimator V2: re-implementation of software for the estimation of contemporary effective population size (N_e) from genetic data. *Molecular Ecology Resources* 14: 209–214.
- Dufresnes, C., Miquel C., Remollino, N., Biollaz, F., Salamin, N., Taberlet P. & Fumagalli, L. 2018. Howling from the past: historical phylogeography and diversity losses in European grey wolves. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 285: 20181148.
- Earl, D. A. & vonHoldt, B. M. 2012. STRUCTURE HARVESTER: A website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method. *Conservation Genetics Resources* 4: 359–361.
- Edwards, S. V. & Hedrick, P. W. 1998. Evolution and ecology of MHC molecules: from genomics to sexual selection. *Trends in Ecology & Evolution* 13: 305–311.
- Evanno, G., Regnaut, S. & Goudet, J. 2005. Detecting the number of clusters of individuals using the software structure: A simulation study. *Molecular Ecology* 14: 2611–2620.
- Fabbri, E., Caniglia, R., Kusak, J., Galov, A., Gomerčić, T., Arbanasić, H., Huber, D. & Randi, E. 2014. Genetic structure of expanding wolf (*Canis lupus*) populations in Italy and Croatia, and the early steps of the recolonization of the Eastern Alps. *Mammalian Biology* 79: 138–148.
- Frankham, R., Bradshaw, C. J. A. & Brook, B. W. 2014. Genetics in conservation management: Revised recommendations for the 50/500 rules, Red List criteria and population viability analyses. *Biological Conservation* 170: 56–63.
- Franklin, I. R. 1980. Evolutionary change in small populations. Från: M. E. Soulé & B. A. Wilcox (Ed.). *Conservation biology: an evolutionary-ecological perspective*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, USA. s. 135–150.
- Frichot, E. & François, O. 2015. LEA: An R package for landscape and ecological association studies. *Methods in Ecology and Evolution* 6: 925–929.
- Fuller, T.K., Mech, L.D. & Cochrane, J.F. 2003. Wolf Population Dynamics. Från: Mech, L.D. & Boitani, L. (Ed.). *Wolves: Behavior, Ecology, and Conservation*. University of Chicago Press. Chicago, USA. s. 161–191.
- Gade-Jorgensen, I., & Stagegaard, R. 2000. Diet composition of wolves *Canis lupus* in east-central Finland. *Acta Theriologica*, 45: 537–547.
- Geffen, E., Kam, M., Hefner, R., Hersteinsson, P., Angerbjörn, A., Dalen, L., Fuglei, E., Noren, K., Adams, J. R., Vucetich, J., Meier, T. J., Mech, L. D., vonHoldt, B. M., Stahler, D. R. & Wayne,

- R. K. 2011. Kin encounter rate and inbreeding avoidance in canids. *Molecular Ecology* 20: 5348–5358.
- Granroth-Wilding, H., Primmer, C., Lindqvist, M. Poutanen, J., Thalmann, O., Aspi, J., Harmoinen, J., Kojola, I. & Laaksonen, 2017. Non-invasive genetic monitoring involving citizen science enables reconstruction of current pack dynamics in a re-establishing wolf population. *BMC Ecology* 17: 1–15.
- Gruber, B. & Adamack, A. T. 2015. Landgenreport: a new R function to simplify landscape genetic analysis using resistance surface layers. *Molecular Ecology Resources*, 15(5): 384–387.
- Gurarie, E., Suutarinen, J., Kojola, I. & Ovaskainen O. 2011. Summer movements, predation and habitat use of wolves in human modified boreal forests. *Oecologia* 165: 891–903.
- Heikkinen, S., Kojola, I., Mäntyniemi, S. & Holmala, K. 2018. Susikanta Suomessa maaliskuussa 2018. Luonnonvara- ja biotalouden tutkimus 27/2018. Luonnonvarakeskus, Helsinki. 65 p.
- Heikkinen, S., Kojola, I., Mäntyniemi, S., Holmala, K. & Härkälä, A. 2019. Vargstammen i Finland i mars 2019. Forskning om naturresurs- och bioekonomi 38/2019. Naturresursinstitutet, Helsinki. 90 p.
- Heikkinen, S., Kojola, I., Mäntyniemi, S., Holmala, K. & Härkälä, A. 2020. Vargstammen i Finland i mars 2019. Forskning om naturresurs- och bioekonomi 42/2020. Naturresursinstitutet, Helsinki. 95 p.
- Heikkinen, S., Valtonen, M., Härkälä, A., Helle, I. Mäntyniemi, S. & Kojola, I. 2021. Vargstammen i Finland i mars 2021. Naturresurser och bioekonomi forskning 50/2021. Naturresursinstitutet. Helsinki. 113 p.
- IUCN 2001. IUCN Red List Categories and Criteria: Version 3.1. IUCN Species Survival Commission. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK. ii+30 p.
- 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.
- Jansson, E., Harmoinen, J., Ruokonen, M. & Aspi, J. 2014. Living on the edge: reconstructing the genetic history of the Finnish wolf population. *BMC Evolutionary biology* 14: 1–21.
- Jombart, T. 2008. Adegenet: a R package for the multivariate analysis of genetic markers. *Bioinformatics* 24: 1403–1405.
- Kaartinen, S., Kojola, I. & Colpaert, A. 2005. Finnish wolves avoid roads and settlements. *Annales Zoologici Fennici* 42: 523–532.
- Kaartinen, S., Antikainen, H. & Kojola, I. 2015. Habitat model for a recolonizing wolf (*Canis lupus*) population in Finland. *Annales Zoologici Fennici* 52: 77–89.
- Kalinowski, S. T., Wagner A. P. & Taper, M. L. 2006. ML-Relate: a computer program for maximum likelihood estimation of relatedness and relationship. *Molecular Ecology Notes* 6: 576–579.

- Kloch, A, Biedrzycka, A, Szewczyk, M, Nowak, S., Niedźwiedzka, N., Kłodawska, M., Hájková, A., Hulva, P., Jędrzejewska, B. & W. Mysłajek, R. W. 2021. High genetic diversity of immunity genes in an expanding population of a highly mobile carnivore, the grey wolf *Canis lupus*, in Central Europe. *Diversity and Distribution* 27: 1680–1695.
- Kojola, I., Huitu, O., Toppinen, K., Heikura, K., Heikkinen, S. & Ronkainen, S. 2004. Predation on European wild forest reindeer (*Rangifer tarandus*) by wolves (*Canis lupus*) in Finland. *Journal of Zoology (London)* 263: 229–235.
- Kojola, I., Aspi, J., Hakala, A., Heikkinen, S., Ilmoni, C. & Ronkainen, S. 2006. Dispersal in expanding wolf population in Finland. *Journal of Mammalogy* 87: 81–86.
- Kojola, I., Helle, P., Heikkinen, S., Linden, H., Paasivaara, A. & Wikman, M. 2014. Tracks in snow and population size estimation: wolf in Finland. *Wildlife Biology* 20: 279–284.
- Kojola, I., Hallikainen, V., Mikkola, K., Gurarie, E., Heikkinen, S., Kaartinen, S., Nikula, A. & Nivala, V. 2016. Wolf visitations close human residences in Finland: The role of age, residence density, and time of day. *Biological Conservation* 198: 9–14.
- Kojola, I., Heikkinen, S. & Holmala, K. 2018. Balancing costs and confidence: volunteer-provided point observations, GPS telemetry and the genetic monitoring of Finland's wolves. *Mammal Research* 63: 415–423.
- Kojola, I., Heikkinen, S., Valtonen, M., Helle, I., Härkälä, A. & Mäntyniemi, S. 2021. Susikanta vahvistui edelleen. *Metsästäjä* 4: 40–42.
- Lacy, R. C. & Pollak, J. P. 2021. *Vortex: A stochastic simulation of the extinction process*. Version 10.5.5. Chicago Zoological Society, Brookfield, Illinois, USA.
- Liberg, O., Andrén, H., Pedersen, H.-C., Sand, H., Sejberg, D., Wabakken, P., Åkesson, M. & Bensch, S. 2005. Severe inbreeding depression in a wild wolf (*Canis lupus*) population. *Biology Letters* 1: 17–20.
- Liberg, O., Chapron, G., Wikenros, C., Flagstad, Ø., Wabakken, P., & Sand, H. 2015. An updated synthesis on appropriate science-based criteria for "favourable reference population" of the Scandinavian wolf (*Canis lupus*) population. Assignment from the Swedish Environmental Protection Agency (SEPA) Case number NV-03602–15. 79 p. + bilaga.
- Linnell J., Salvatori, V. & Boitani, L. 2008. Guidelines for population level management plans for large carnivores in Europe. A Large Carnivore Initiative for Europe report prepared for the European Commission (contract 070501/2005/424162/MAR/B2).
- Luke 2016. Lausunto Suomen susikannan koosta talvella 2015–2016. Luke 677/00 04 05/2016. Luonnonvarakeskus, Helsinki.
- Luke 2017. Arvio Suomen susikannan koosta maaliskuussa 2017. Luke 1876/00 04 05/2017. Luonnonvarakeskus, Helsinki.
- Mattison, J., Sand, H., Wabakken, P., Gervasi, V., Liberg, O., Linnell, J. D. C., Rauset, G. R. & Pedersen, H. C. 2013. Home-range size variation in a recovering wolf population: evaluating the effect of environmental, demographic, and social factors. *Oecologia* 173: 813–825.

- Mech, L. D. 1975. Disproportionate sex ratios of wolf pups. *Journal of Wildlife Management* 39: 737–740.
- Mech, L. D. & Boitani, L. (toim.). 2003. *Wolves: behavior, ecology, and conservation*. The University of Chicago Press, Chicago, USA. 472p.
- Mech, L. D., Barber-Meyer, S. M. & Erb, J. 2016. Wolf (*Canis lupus*) Generation Time and Proportion of Current Breeding Females by Age. *PLoS ONE* 11: e0156682.
- Moran, B. M. & Anderson, E. C. 2018. Bayesian inference from the conditional genetic stock identification model. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 1611–10.
- Mykrä, S., Pohja-Mykrä, M. & Vuorisalo, T. 2017. Hunters' attitudes matter: bear and wolf population trajectories in Finland in the late nineteenth century and today. *European Journal of Wildlife Research* 63: 1–13.
- Mäntyniemi, S.H.P., Whitlock, R.E., Perälä, T.A., Blomstedt, P.A., Vanhatalo, J.P., Rincón, M.M., Kuparinen, A.K., Pulkkinen, H.P. & Kuikka, O.S. 2015. General state-space population dynamics model for Bayesian stock assessment. *ICES Journal of Marine Science* 72: 2209–2222.
- Niskanen, A., Kennedy, L., Ruokonen, M., Kojola, I., Isomursu, M., Lohi, H., Jansson, E., Pyhäjärvi, T. & Aspi, J. 2014. Balancing selection and heterozygote advantage in major histocompatibility complex loci of the bottlenecked Finnish wolf population. *Molecular Ecology* 23: 875–889.
- Palstra, F. P. & Ruzzante, D. E. 2008. Genetic estimates of contemporary effective population size: what can they tell us about the importance of genetic stochasticity for wild population persistence? *Molecular Ecology* 17: 3428–47.
- Parker, G. R. & Luttich, S. 1986. Characteristics of the wolf (*Canis lupus labradorius* Goldman) in northern Quebec and Labrador. *Arctic*: 145–149.
- Pritchard, JK, Stephens M & Donnelly. 2000. Inference of Population Structure Using Multi-locus Genotype Data. *Genetics* 155: 945–959.
- Raymond, M. & Rousset, F. 1995. GENEPOP (version 1.2): population genetics software for exact tests and ecumenicism. *Journal of Heredity* 86: 248–249.
- Reed, D. H., O'Grady, J. J., Brook, B. W., Ballou, J. D. & Frankham, R. 2003. Estimates of minimum viable population sizes for vertebrates and factors influencing those estimates. *Biological Conservation* 113: 23–34.
- 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.
- Räikkönen, J., Vucetich, J. A., Peterson, R. O. & Nelson, M. P. 2009. Congenital bone deformities and the inbred wolves (*Canis lupus*) of Isle Royale. *Biological Conservation* 142: 1025–1031.
- Sastre, N., Vilà, C., Salinas, M., Bologov, V. V., Urios, V., Sánchez, A., Francino, O. & Ramírez, O. 2011. Signatures of demographic bottlenecks in European wolf populations. *Conservation Genetics* 12: 701–712.

- Shaffer, M. L. 1981. Minimum population sizes for species conservation. *BioScience* 31: 131–134.
- Sidorovich, V. E., Stolyarov, V. P., Vorobei, N. N., Ivanova, N. V. & Jędrzejewska, B. 2007. Litter size, sex ratio, and age structure of gray wolves, *Canis lupus*, in relation to population fluctuations in northern Belarus. *Canadian Journal of Zoology* 85: 295–300.
- Smeds, L., Kojola, I. & Ellegren, H. 2019. The evolutionary history of grey wolf Y chromosomes. *Molecular Ecology* 28: 2173–2191.
- Smeds, L., Aspi, J., Berglund, J., Kojola, I., Tirronen, K. & Ellegren, H. 2020. Whole-genome analyses provide no evidence for dog introgression in Fennoscandian wolf populations. *Evolutionary Applications* 14: 721–734.
- Stenglein, J.L., Wydeven, A.P. & Van Deelen, T.R. 2018. Compensatory mortality in a recovering top carnivore: wolves in Wisconsin, USA (1979–2013). *Oecologia* 187: 99–111.
- Stoffel, M. A., Esser, M., Kardos, M., Humble, E., Nichols, H. David, P. & Hoffman, J. I. 2016. InbreedR: an R package for the analysis of inbreeding based on genetic markers. *Methods in Ecology and Evolution*, 7: 1331–1339.
- VonHoldt, B. M., Stahler, D.R., Smith, D.W., Earl, D.A., Pollinger, J.P. & Wayne, R.K. 2008. The genealogy and genetic viability of reintroduced Yellowstone grey wolves. *Molecular Ecology* 17: 252–74.
- Wabakken P., Sand, H., Kojola, I., Zimmermann, B., Arnemo, J., Pedersen, H. & Liberg, O. 2007. Multi-stage, long-range dispersal by a GPS-collared Scandinavian wolf. *Journal of Wildlife Management* 71: 1631–1634.
- Waples, R. S & Do, C. 2010. Linkage disequilibrium estimates of contemporary Ne using highly variable genetic markers: a largely untapped resource for applied conservation and evolution. *Evolutionary Applications* 3: 244–262.
- Weir, B. S. & Cockerham, C. C. 1984. Estimating F-Statistics for the Analysis of Population Structure *Evolution* 38: 1358–1370.
- Wickham, H. 2016. *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag New York. ISBN 978-3-319-24277-4, <https://ggplot2.tidyverse.org>.
- Wilson, G. A. & Rannala, B. 2003. Bayesian inference of recent migration rates using multilocus genotypes. *Genetics* 163: 1177–1191.
- Åkesson, M., Liberg, O., Sand, H., Wabakken, P., Bensch, S. & Flagstad, Ø. 2016. Genetic rescue in a severely inbred wolf population. *Molecular Ecology* 25: 4745–4756.

Bilagor

Bilaga 1. Fler exempel på de demografiska referensvärdena

I denna bilaga presenteras fler exempel på de demografiska referensvärdena för vargstammen, vilka har räknats fram med de i rapporten beskrivna metoderna. Syftet med exemplen är att åskådliggöra hur olika beslut om till exempel risknivåer, granskningsperioder och parametrar leder till olika referensvärden. Det finns tiotusentals olika permutationer av beslut för vilka referensvärdet kan beräknas. I denna bilaga presenteras med andra ord bara en bråkdel av dem. De kombinationer som valts för exemplen är inte avsedda som ställningstaganden till vilka kombinationer som bör användas som underlag för referensvärdet. Det bör också noteras att metoden bygger på tidskrävande datorsimulering och att simuleringen inte hade nått ett slutresultat när halvtidsrapporten utarbetades. **De resultat som redovisas nedan är således preliminära och justeringar är möjliga.**

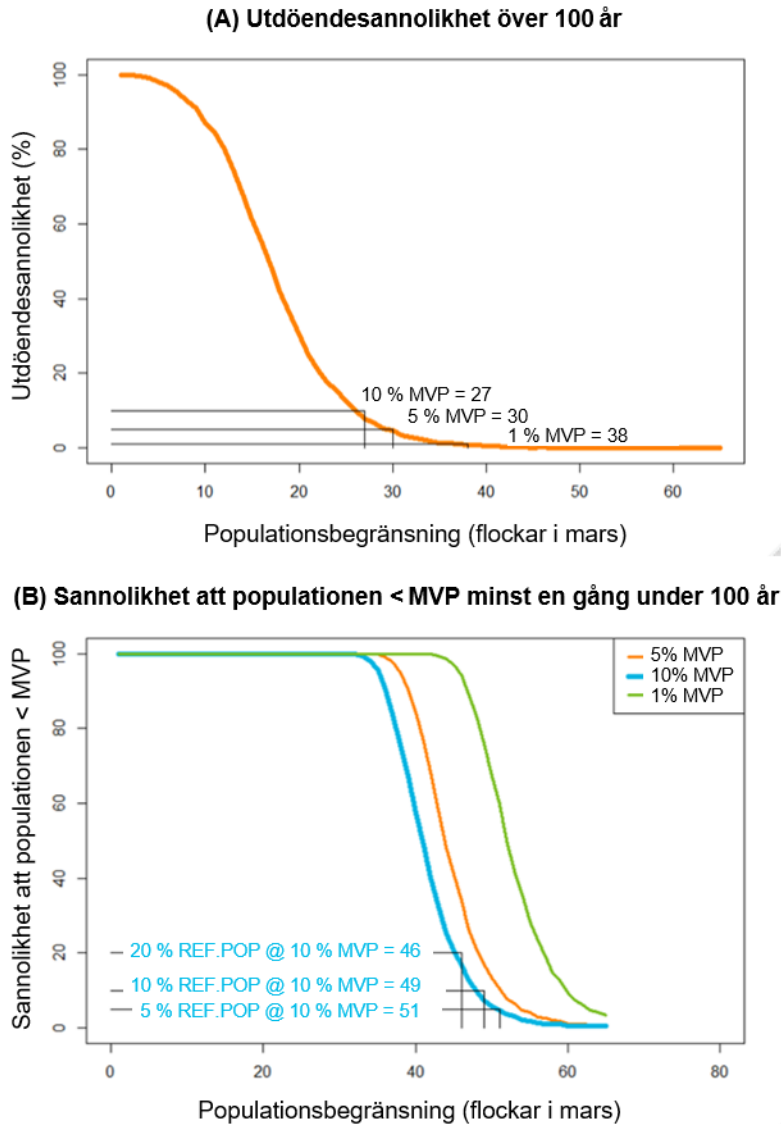
1. Minsta livskraftiga population (MVP) och referensvärde som grundar sig på beslutsfattarens riskattityd

Utgångspunkten för de scenarier som presenteras är att de olika dödlighetsfaktorerna i Finland (naturlig dödlighet, avlivande på polisorder och skadebaserad dispens, trafikdödlighet samt illegalt dödande) förblir oförändrade och det inte förekommer jakt i stamvårdande syfte.

I figurerna B1.1–B1.3 har angivits MVP vid de accepterade utdöendesannolikheterna 1 %, 5 % och 10 %. Dessutom anges referensvärdena för en situation där den accepterade utdöendesannolikheten är 10 procent och den godkända risken för att MVP underskrids är 5 procent, 10 procent och 20 procent. Motsvarande referensvärden för de två andra MVP (risknivå för underskridande av MVP 5 %, 10 % och 20 %) framgår av tabell B1.1. Observera dock att det av diagrammen går att utläsa MVP för alla utdöendesannolikheter inom intervallet 0–100 % samt referensvärdena för alla accepterade sannolikheter för underskridning av MVP på 0–100 %.

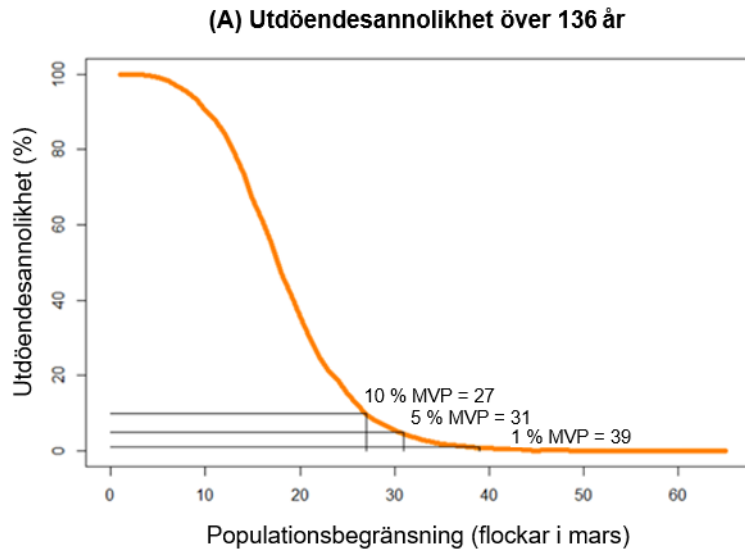
I exemplen i figurerna B1.1–B1.3 anges populationsstorleken som familjegrupper eftersom beräkningarna för revir (par och familjeflockar) ännu inte är slutförd.

Scenario 1. I scenario 1 är tidsspännet 100 år, och den ryska vargpopulationen i Karelen – och därmed även den förväntade invandringen från Ryssland till Finland – antas ligga på samma nivå som de senaste 10 åren.

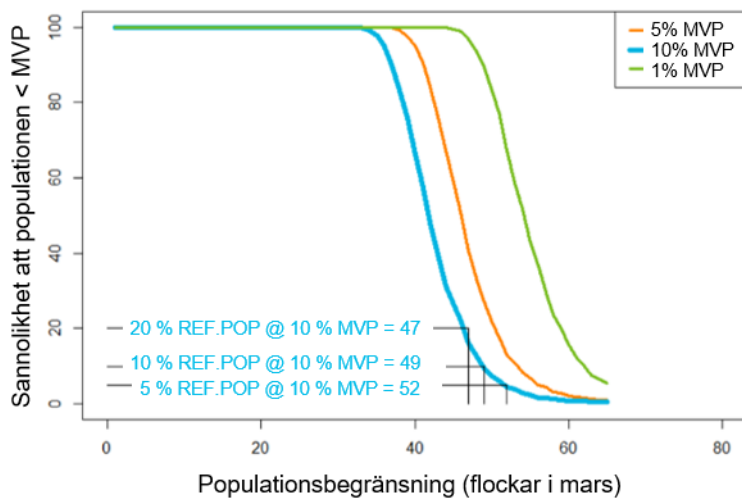


Figur B1.1. MVP (A) och referensvärden (B) i scenario 1 då populationsstorleken anges som familjeflockar i mars. I figur A har ritats in MVP med tre olika utdöendesannolikheter (1 %, 5 % och 10 %). Bild B visar kurvorna för referensvärden för motsvarande MVP. För tydlighetens skull har referensvärdena i figur B angetts endast för MVP som fastställts med utdöendesannolikheten 10 %. Om en godtagbar risknivå anses vara att MVP underskrids med exempelvis 5 %, är motsvarande referensvärde då 51. Motsvarande referensvärden för de två andra MVP (risknivå för underskridande av MVP 5 %, 10 % och 20 %) presenteras i tabell B1.1. MVP = minsta livskraftiga population. **Obs! Resultaten är preliminära och kan ännu ändras.** Källa: Naturresursinstitutet.

Scenario 2. I scenario 2 är tidspannet 40 generationer (antagen generationslängd om 3,4 år, Aspi m.fl. 2006), det vill säga 136 år, och den ryska vargpopulationen i Karelen – och därmed även den förväntade invandringen från Ryssland till Finland – antas ligga på samma nivå som de senaste 10 åren.

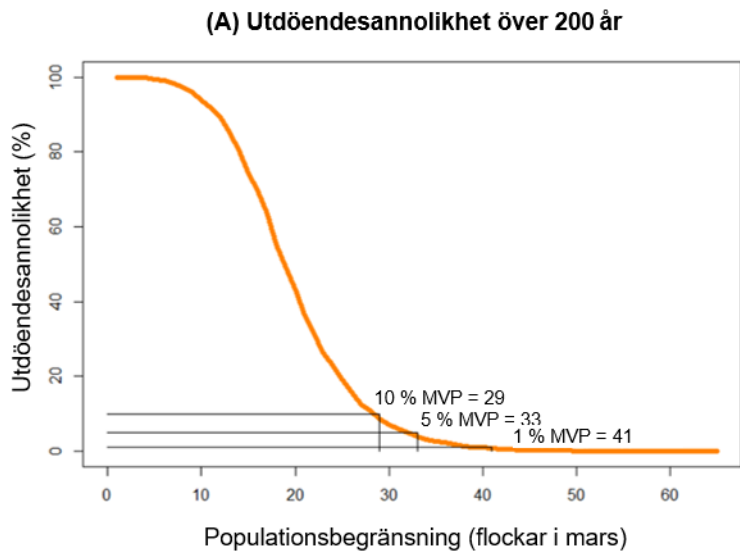


(B) Sannolikhet att populationen < MVP minst en gång under 136 år

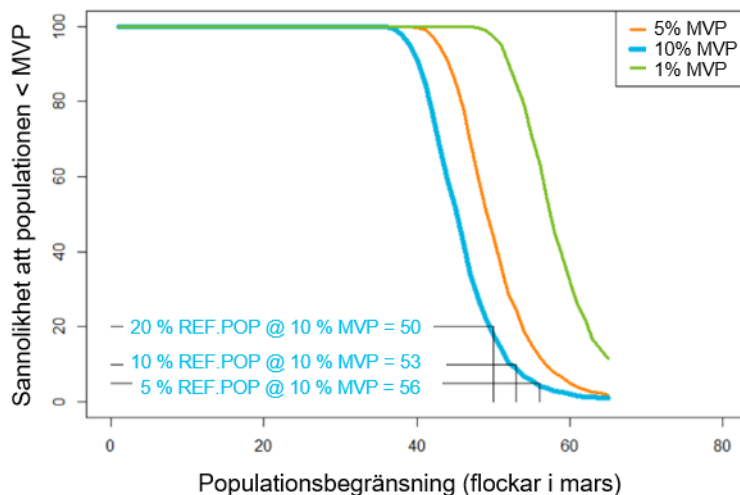


Figur B1.2. MVP (A) och referensvärden (B) i scenario 1 då populationsstorleken anges som familjflockar i mars. I figur A har ritats in MVP med tre olika utdöendesannolikheter (1 %, 5 % och 10 %). Bild B visar kurvorna för referensvärden för motsvarande MVP. För tydlighetens skull har referensvärdena i figur B angetts endast för MVP som fastställts med utdöendesannolikheten 10 %. Om en godtagbar risknivå anses vara att MVP underskrids med exempelvis 5 %, är motsvarande referensvärde då 52. Motsvarande referensvärden för de två andra MVP (risknivå för underskridande av MVP 5 %, 10 % och 20 %) presenteras i tabell B1.1. MVP = minsta livskraftiga population. **Obs! Resultaten är preliminära och kan ännu ändras.** Källa: Naturrekursinstitutet.

Scenario 3. I scenario 1 är tidsspännet 200 år, och den ryska vargpopulationen i Karelen – och därmed även den förväntade invandringen från Ryssland till Finland – antas ligga på samma nivå som de senaste 10 åren.



(B) Sannolikhet att populationen < MVP minst en gång under 200 år



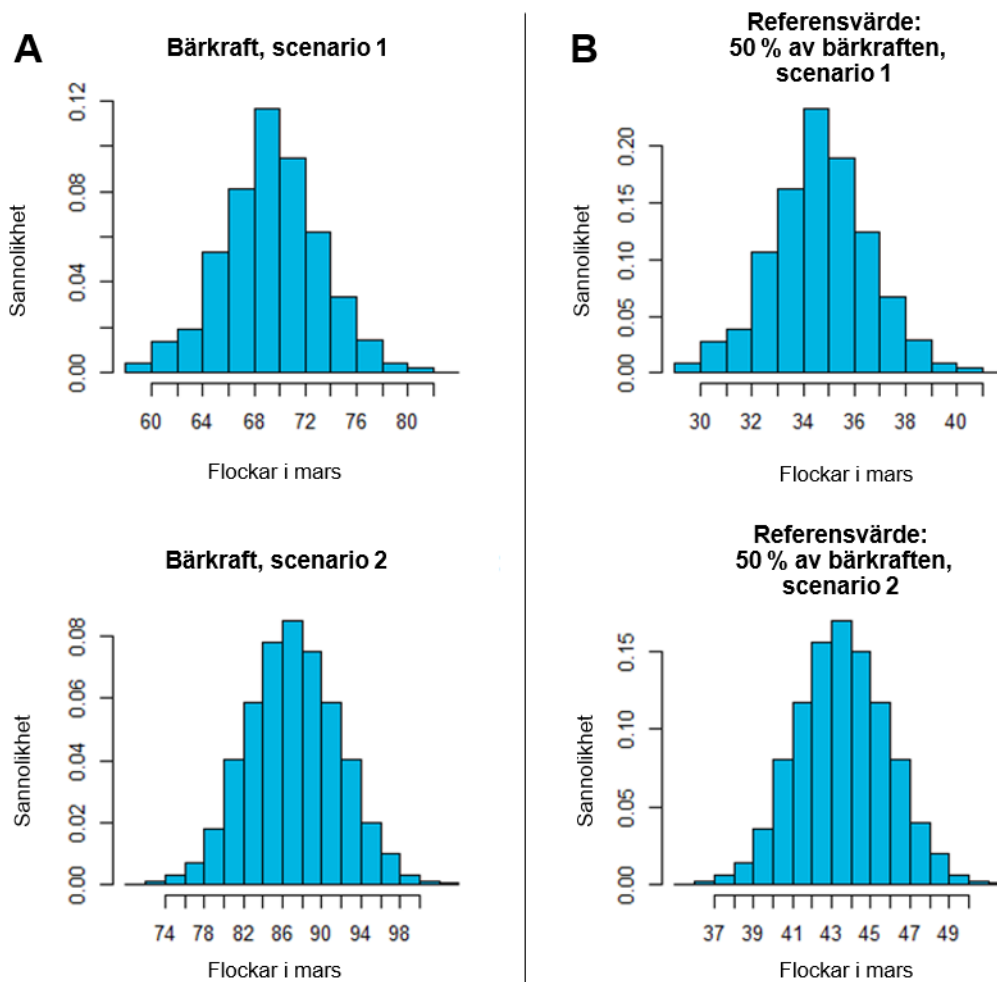
Figur B1.3. MVP (A) och referensvärden (B) i scenario 1 då populationsstorleken anges som familjflockar i mars. I figur A har ritats in MVP med tre olika utdöendesannolikheter (1 %, 5 % och 10 %). Bild B visar kurvorna för referensvärden för motsvarande MVP. För tydlighetens skull har referensvärdena i figur B angetts endast för MVP som fastställts med utdöendesannolikheten 10 %. Om en godtagbar risknivå anses vara att MVP underskrids med exempelvis 5 %, är motsvarande referensvärde då 56. Motsvarande referensvärden för de två andra MVP (risknivå för underskridande av MVP 5 %, 10 % och 20 %) presenteras i tabell B1.1. MVP = minsta livskraftiga population. **Obs! Resultaten är preliminära och kan ännu ändras.** Källa: Naturrestersinstitutet.

2. Dubbel MVP

Tabell B1.1 visar MVP och referensvärdet "dubbel MVP" för samma scenarier som presenteras i kapitel 1 i bilaga 1. Tabellen visar MVP och motsvarande referensvärden för utdöenderiskerna 1 procent, 5 procent eller 10 procent. Observera att det också är möjligt att välja något annat värde för utdöenderisken än de tre alternativ som anges i tabellen. I tabellen visas också sannolikheten för att vargstammens storlek överskred referensvärdet våren 2021.

3. Halv bärkraft

Figur B1.4 visar sannolikhetsfördelningarna för bärkraft och halv bärkraft i två livsmiljöscenarier som presenteras i rapporten (se kapitel 6) när populationsstorleken anges som familjeflockar.



Figur B1.4. Sannolikhetsfördelningarna för miljöns bärkraft (A) och halva bärkraft (B) för varg i två scenarier som använts i livsmiljömodelleringen (se kapitel 6), när populationsstorleken anges som familjeflockar. **Obs! Resultaten är preliminära och kan ännu ändras.** Källa: Naturresursinstitutet.

Tabell B1.1. MVP, referensvärdet "dubbel MVP" och tre exempel på riskbaserade referensvärden beräknade med scenarierna 1–3. Utdöenderisk = sannolikhet att populationen dör ut under den granskade perioden. MVP = minsta livskraftiga population. S.f.ö. = Sannolikhet för att den finska vargstammens storlek överskred referensvärdet våren 2021. SL = sannolikhet. BP = beräkningarna har inte påbörjats. **Obs! Resultaten är preliminära och justeringar är möjliga.**

Scenarier	Utdöenderisk	MVP	Referensvärde: 2 x MVP	S.f.ö.	Referensvärde: SL att populationen < MVP 20 %	S.f.ö.	Referensvärde: SL att populationen < MVP 10 %	S.f.ö.	Referensvärde: SL att populationen < MVP 5%	S.f.ö.
Tidsspann: 100 år Invandring från ryska Karelen: Oförändrad på samma nivå som de senaste 10 åren Populationsstorlek: Par och flockar i mars	10 %	BP	BP	BP	BP	BP	BP	BP	BP	BP
	5 %	BP	BP	BP	BP	BP	BP	BP	BP	BP
	1 %	BP	BP	BP	BP	BP	BP	BP	BP	BP
Tidsspann: 100 år Invandring från ryska Karelen: Oförändrad på samma nivå som de senaste 10 åren Populationsstorlek: Flockar i mars	10 %	27	54	0 %	46	0 %	49	0 %	51	0 %
	5 %	30	60	0 %	49	0 %	52	0 %	54	0 %
	1 %	38	76	0 %	57	0 %	60	0 %	63	0 %
Tidsspann: 136 år Invandring från ryska Karelen: Oförändrad på samma nivå som de senaste 10 åren Populationsstorlek: Par och flockar i mars	10 %	BP	BP	BP	BP	BP	BP	BP	BP	BP
	5 %	BP	BP	BP	BP	BP	BP	BP	BP	BP
	1 %	BP	BP	BP	BP	BP	BP	BP	BP	BP
Tidsspann: 136 år Invandring från ryska Karelen: Oförändrad på samma nivå som de senaste 10 åren Populationsstorlek: Flockar i mars	10 %	27	54	0 %	47	0 %	49	0 %	52	0 %
	5 %	31	62	0 %	51	0 %	54	0 %	57	0 %
	1 %	39	78	0 %	60	0 %	62	0 %	BP	BP
Tidsspann: 200 år Invandring från ryska Karelen: Oförändrad på samma nivå som de senaste 10 åren Populationsstorlek: Par och flockar i mars	10 %	BP	BP	BP	BP	BP	BP	BP	BP	BP
	5 %	BP	BP	BP	BP	BP	BP	BP	BP	BP
	1 %	BP	BP	BP	BP	BP	BP	BP	BP	BP
Tidsspann: 200 år Invandring från ryska Karelen: Oförändrad på samma nivå som de senaste 10 åren Populationsstorlek: Flockar i mars	10 %	29	58	0 %	50	0 %	53	0 %	56	0 %
	5 %	33	66	0 %	54	0 %	57	0 %	60	0 %
	1 %	41	82	0 %	63	0 %	BP	BP	BP	BP

Bilaga 2. Individspecifika data i helgenomanalyserna

Tabell B2.1. Helgenomdata om 95 finländska vargar. Proverna användes vid beräkning av den effektiva populationsstorleken. Reproduktionsstatus: 1 = reproducerande individ, 0 = ej reproducerande individ, NA = uppgift saknas.

ID	Kön	Reproduktionsstatus	Kommun	Longitudud	Latitud	Dödsår	Födelseår
W43r	Hona	1	Kuhmo	3611250	7096000	2002	1994
W57r	Hane	1	Kuhmo	3633050	7170000	2001	1995
W83r	Hane	0	Kuhmo	3661444	7112782	2015	1995
W54r	Hona	1	Hyrnsalmi	3597350	7156850	2001	1997
W61r	Hona	1	Sotkamo	3568667	7087928	2004	1997
W18	Hona	1	Kuhmo	3588235	7131812	2013	1997
W45	Hona	1	Kuhmo	3658500	7128500	2001	1998
W53r	Hane	1	Hyrnsalmi	3597350	7156850	2001	1998
W14	Hane	0	Liekša	3638665	7065320	2015	1998
W62r	Hona	0	Puolanka	3549000	7235500	2000	1999
W58	Hane	NA	Kuhmo	3668550	7130850	2001	1999
W42r	Hona	1	Sotkamo	3565131	7080615	2005	1999
W34r	Hane	1	Suomussalmi	3634820	7174923	2008	1999
W46r	Hane	0	Kuhmo	3658500	7128500	2001	2000
W44r	Hane	0	Kuusamo	3608350	7276000	2002	2000
W40r	Hona	1	Sonkajärvi	3533350	7074450	2004	2000
W60	Hane	0	Kuhmo	3606550	7148200	2001	2001
W55r	Hona	0	Suomussalmi	3624100	7223000	2003	2001
W56r	Hona	0	Hyrnsalmi	3586300	7178100	2003	2001
W52r	Hane	0	Taivalkoski	3574300	7264200	2003	2002
W59	Hane	0	Villmanstrand	3554000	6765000	2004	2002
W33	Hona	1	Sotkamo	3570781	7139813	2008	2002
W35r	Hane	1	Liekša	3636772	7054246	2008	2002
W41r	Hane	0	Nurmes	3614971	7061075	2005	2003
W38r	Hane	0	Oulainen	3391500	7134950	2007	2003
W51r	Hane	1	Kaavi	3591201	6999078	2007	2003
W32	Hona	1	Pöytyä	3260782	6753404	2012	2003
W47r	Hona	0	Sotkamo	3586199	7107997	2005	2004
W48	Hona	NA	Kajana	3527040	7108240	2005	2004
W49	Hona	1	Tohmajärvi	3683200	6893000	2005	2004
W50	Hane	0	Nurmes	3609375	7074525	2006	2004

Naturresurser och bioekonomi forskning 78/2021

W37r	Hona	1	Kuhmois	3390200	6845600	2007	2004
W31r	Hane	NA	Kuusamo	3633400	7296400	2009	2005
W17	Hane	0	Liekka	3652666	7052419	2013	2005
W36r	Hane	0	Sodankylä	3553860	7594699	2007	2006
W6	Hane	0	Savukoski	3569388	7559342	2013	2007
W20	Hane	1	Kuhmo	3598337	7109138	2015	2007
W10	Hane	0	Salla	3611471	7496196	2012	2010
W29r	Hona	0	Juga	3598480	7034234	2012	2010
W16r	Hona	0	Rautavaara	3573979	7066534	2013	2010
W101r	Hane	0	Sodankylä	3538570	7591629	2013	2011
W19	Hane	0	Simo	3441623	7330432	2013	2011
W97r	Hane	0	Suomussalmi	3627569	7176841	2013	2011
W84r	Hane	0	Sotkamo	3591012	7109222	2014	2011
W11	Hane	0	Savukoski	3572495	7563790	2012	2012
W5	Hane	0	Pyhäntä	3466633	7088003	2012	2012
W23	Hona	1	Mäntyharju	3495055	6793657	2013	2012
W8	Hane	0	Salla	3611578	7510373	2013	2012
W100r	Hane	0	Sotkamo	3560149	7128621	2014	2012
W90r	Hane	0	Kuusamo	3623454	7284653	2014	2012
W91	Hane	0	Kuusamo	3623023	7314396	2014	2012
W12	Hane	0	Kuhmo	3646351	7142865	2015	2012
W77r	Hane	0	Savukoski	3563785	7509489	2015	2012
W3	Hona	0	Kiuruvesi	3483613	7079925	2016	2012
W64r	Hane	0	Sotkamo	3596091	7108787	2016	2012
W7	Hane	1	Kuhmo	3642978	7131141	2016	2012
W96r	Hane	0	Suomussalmi	3617554	7177382	2013	2013
W88r	Hane	0	Savukoski	3604918	7521361	2014	2013
W93r	Hane	0	Enare	3451411	7599334	2014	2013
W95r	Hane	0	Taivalkoski	3552600	7276585	2014	2013
W98r	Hane	0	Savukoski	3561786	7552292	2014	2013
W13r	Hane	0	Joensuu	3660962	6920626	2015	2013
W75r	Hane	0	Sodankylä	3524043	7543282	2015	2013
W79r	Hane	0	Savukoski	3591914	7554192	2015	2013
W80r	Hane	0	Savukoski	3605464	7525266	2015	2013
W81r	Hane	0	Savukoski	3540536	7507482	2015	2013
W82r	Hane	0	Salla	3600578	7471366	2015	2013
W70r	Hane	0	Kärsämäki	3430441	7092430	2016	2013
W73	Hane	0	Kuhmo	3640501	7139068	2016	2013

Naturresurser och bioekonomi forskning 78/2021

W87r	Hane	0	Kuhmo	3646443	7095864	2014	2014
W15r	Hane	0	Utajärvi	3471278	7177877	2015	2014
W27r	Hane	0	Kuhmo	3653494	7128339	2015	2014
W4	Hona	0	Kuhmo	3641419	7123573	2015	2014
W86r	Hane	0	Enare	3563392	7618392	2015	2014
W92r	Hane	0	Sotkamo	3590054	7101741	2015	2014
W63r	Hane	0	Sotkamo	3582357	7122674	2016	2014
W72r	Hane	0	Suomussalmi	3609805	7231325	2015	2015
W85r	Hane	0	Kajana	3513263	7100906	2015	2015
W69r	Hane	0	Siikalatva	3430912	7144064	2016	2015
W71r	Hane	0	Taivalkoski	3550083	7260333	2016	2015
W65r	Hane	0	Kuhmo	3653422	7127583	2016	2016
W30	Hona	1	Nurmes	3605610	7080082	2009	NA
W22	Hane	0	Puolanka	3517316	7216618	2011	NA
W24	Hane	0	Kuhmo	3611841	7153970	2011	NA
W25	Hane	0	Ilomants	3680538	6993789	2011	NA
W26	Hane	0	Hyrnsalmi	3561049	7197981	2011	NA
W28r	Hona	0	Kuhmo	3636500	7126350	2011	NA
W94	Hane	0	Sodankylä	3555759	7590573	2014	NA
W67r	Hane	0	Sotkamo	3553251	7076831	2015	NA
W74r	Hane	0	Ristijärvi	3574095	7141473	2015	NA
W76	Hane	0	Sodankylä	3517928	7572595	2015	NA
W78r	Hane	0	Savukoski	3577755	7504082	2015	NA
W21r	Hane	0	Nurmes	3598048	7042286	2016	NA
W66r	Hane	0	Uleåborg	3460465	7261571	2016	NA
W68r	Hane	0	Merijärvi	3378454	7131056	2016	NA



luke.fi

Naturresursinstitutet Finland
Ladugårdsbågen 9
FI-00790 Helsingfors, Finland
tfn. +358 29 532 6000