

2176

NINA Rapport

Genetisk levedyktig villreinbestand på Hardangervidda

Øystein Flagstad
Thomas Kvalnes
Knut H Røed
Jørn Våge
Olav Strand
Bernt-Erik Sæther



NINAs publikasjoner

NINA Rapport

Dette er NINAs ordinære rapportering til oppdragsgiver etter gjennomført forsknings-, overvåkings- eller utredningsarbeid. I tillegg vil serien favne mye av instituttets øvrige rapportering, for eksempel fra seminarer og konferanser, resultater av eget forsknings- og utredningsarbeid og litteraturstudier. NINA Rapport kan også utgis på engelsk, som NINA Report.

NINA Temahefte

Heftene utarbeides etter behov og serien favner svært vidt; fra systematiske bestemmelsesnøkler til informasjon om viktige problemstillinger i samfunnet. Heftene har vanligvis en populærvitenskapelig form med vekt på illustrasjoner. NINA Temahefte kan også utgis på engelsk, som NINA Special Report.

NINA Fakta

Faktaarkene har som mål å gjøre NINAs forskningsresultater raskt og enkelt tilgjengelig for et større publikum. Faktaarkene gir en kort framstilling av noen av våre viktigste forskningstema.

Annen publisering

I tillegg til rapporteringen i NINAs egne serier publiserer instituttets ansatte en stor del av sine forskningsresultater i internasjonale vitenskapelige journaler og i populærfaglige bøker og tidsskrifter.

Genetisk levedyktig villreinbestand på Hardangervidda

Øystein Flagstad
Thomas Kvalnes
Knut H Røed
Jørn Våge
Olav Strand
Bernt-Erik Sæther

Flagstad, Ø., Kvalnes, T., Røed, K. H. Våge, J., Strand O., & Sæther B.-E. 2022. Genetisk levedyktig villreinbestand på Hardangervidda. NINA Rapport 2176. Norsk institutt for naturforskning.

Oslo, september 2022

ISSN: 1504-3312

ISBN: 978-82-426-4969-0

RETTIGHETSHAVER

© Norsk institutt for naturforskning

Publikasjonen kan siteres fritt med kildeangivelse

TILGJENGELIGHET

Åpen

PUBLISERINGSTYPE

Digitalt dokument (pdf)

KVALITETSSIKRET AV

Oddmund Kleven

ANSVARLIG SIGNATUR

Jonas Kindberg (sign.)

OPPDRAGSGIVER(E)/BIDRAGSYTER(E)

Miljødirektoratet/Mattilsynet

OPPDRAGSGIVERS REFERANSE

M-2356|2022

KONTAKTPERSON(ER) HOS OPPDRAGSGIVER/BIDRAGSYTER

Erik Lund, Miljødirektoratet & Anne Marie Jahr, Mattilsynet

FORSIDEBILDE

Villrein på Hardangervidda © Olav Strand

NØKKEWORD

- Hardangervidda
- Villrein
- Konsekvensutredning
- Skrantesjuka (CWD)
- Forvaltning
- Bestandsreduksjon
- Tap av genetisk variasjon
- Langsiktig levedyktighet

KEY WORDS

- Hardangervidda
- Wild reindeer
- Impact assessment
- Chronic Wasting Disease (CWD)
- Management
- Population reduction
- Loss of genetic variation
- Long-term viability

KONTAKTOPPLYSNINGER

NINA hovedkontor
Postboks 5685 Torgarden
7485 Trondheim
Tlf: 73 80 14 00

NINA Oslo
Sognsveien 68
0855 Oslo
Tlf: 73 80 14 00

NINA Tromsø
Postboks 6606 Langnes
9296 Tromsø
Tlf: 77 75 04 00

NINA Lillehammer
Vormstuguvegen 40
2624 Lillehammer
Tlf: 73 80 14 00

NINA Bergen
Thormøhlens gate 55
5006 Bergen
Tlf: 73 80 14 00

www.nina.no

Sammendrag

Flagstad, Ø., Kvalnes, T., Røed, K. H. Våge, J., Strand O., & Sæther B.-E. 2022. Genetisk levedyktig villreinbestand på Hardangervidda. NINA Rapport 2176. Norsk institutt for naturforskning.

Villreinbestanden på Hardangervidda, som er Norges største villreinområde, er svært utsatt for habitatfragmentering som følge av utbygging av infrastruktur og annen menneskelig aktivitet. Bestandsstørrelsen er sterkt påvirket av høsting og den årlige bestandsveksten avhenger også av værforholdene. Som et verktøy for CWD-bekjempelse og kartlegging, er høstingsregimet de siste årene endret, med en større andel bukk i uttaket. En endring i høstingsstrategi, enten i form av økte uttak eller en endret kjønns- og aldersstruktur blant de høstede dyra, har ikke bare demografiske effekter, men kan også ha betydelige genetiske konsekvenser.

Genetisk variasjon er helt essensielt for en bestands langsiktige overlevelse, og påvirkes av en rekke ulike økologiske og evolusjonære prosesser. Den mest grunnleggende mekanismen - naturlig utvalg eller seleksjon - medfører at de best tilpassede individene under rådende miljøforhold har best mulighet til å videreføre sine gener til etterfølgende generasjoner. Ved en bestandsreduksjon vil naturlig seleksjon bli mindre effektiv, og tilfeldige endringer i genetisk sammensetning, såkalt genetisk drift, får større spillerom. Dette kan føre til økt tap av genetisk variasjon og at dårlige genvarianter (skadelige mutasjoner) øker i frekvens i bestanden. Den helt grunnleggende parameteren som bestemmer omfanget av den genetiske driften, er den effektive bestandsstørrelsen (N_e). Effektiv bestandsstørrelse er bestemt av antall individer av begge kjønn som parer seg og får avkom. Siden ikke alle individer tar del i reproduksjon, er N_e som oftest betydelig lavere enn den faktiske bestandsstørrelsen (N).

I denne rapporten redegjør vi for arbeidet med å vurdere den genetiske levedyktigheten til villreinbestanden på Hardangervidda og evaluere de genetiske konsekvensene av bestandsendring som verktøy for CWD-bekjempelse. Våre analyser viser en viss grad av genetisk differensiering mellom stammen på Hardangervidda og nabobestandene, men kun begrenset genetisk særegenhet. De genetiske variantene som finnes på Hardangervidda finnes altså i stor grad også i nabobestandene i Nordfjella og Setesdal, selv om det er forskjeller i deres forekomster. Gitt gjennomsnittlige høstingsrater på Hardangervidda for perioden 2005-2018, estimerte vi N_e til å være i underkant av 2000 dyr. Dette, sammen med noe immigrasjon fra nabobestandene, tilsier svært lave nivåer av genetisk drift i bestanden for denne perioden. Sånn sett framstår bestanden som relativt robust og må kunne betraktes som genetisk levedyktig på lang sikt. Det bør dog understrekes at med inntoget av CWD og det endrede høstingsregimet som ble gjennomført i 2019-2021, er N_e allerede redusert til i underkant av 1000 dyr.

Våre simuleringer av til dels betydelige bestandsreduksjoner viser at selv med kort tid (0-5 år) på lavt bestandsnivå (færre enn 2000 dyr i totalbestand), kan man risikere at tapet av genetisk variasjon i form av heterozygositet har oversteget 5% etter 100 år dersom uttaket omfatter en stor andel bukk. I tillegg er det slik at sjeldne alleler ved en plutselig bestandsreduksjon tapes i langt større omfang enn heterozygositet. Slike alleler kan være av betydning for utviklingen av nye tilpasninger til et endret miljø. Konsekvensen av CWD-smitte i bestanden på Hardangervidda og virkningen av ulike tiltak må nøye veies opp mot påvirkningen på bestandens genetiske levedyktighet. Det vurderes som kritisk å ivareta den genetiske variasjonen i bestanden for å sikre dens levedyktighet og tilpasningsevne til nåværende og framtidige miljøbetingelser. Vi vet fremdeles lite om langtidseffektene av endringene som skjer i leveområdet til villreinen og et føre-var prinsipp i forvaltningen av arten anses som viktig.

Øystein Flagstad, NINA, Postboks 5685, Torgarden, 7485 Trondheim, oystein.flagstad@nina.no
Thomas Kvalnes, NTNU, 7491 Trondheim, thomas.kvalnes@ntnu.no
Knut H. Røed, NMBU, Postboks 8146 Dep, 0033 Oslo, knut.roed@nmbu.no
Jørn Våge, Veterinærinstituttet, Postboks 64, 1431 Ås, jorn.vage@vetinst.no
Olav Strand, NINA, Postboks 5685, Torgarden, 7485 Trondheim, olav.strand@nina.no
Bernt-Erik Sæther, NTNU, 7491 Trondheim, bernt-erik.sather@ntnu.no

Abstract

Flagstad, Ø., Kvalnes, T., Røed, K. H. Våge, J., Strand O., & Sæther B.-E. 2022. Genetically viable reindeer population on Hardangervidda. NINA Report 2176. Norwegian Institute for Nature Research.

Wild reindeer on Hardangervidda, which is Norway's largest reindeer area, are highly exposed to habitat fragmentation from infrastructure development and other human activity. Population size is strongly influenced by harvesting and annual population growth also depends on weather conditions. As a tool for CWD control and mapping, the harvest regime has been altered in recent years, with a larger proportion of males harvested. An altered harvesting strategy, either as increased harvest or altered sex and age structure among harvested animals, not only has demographic effects, but can also have substantial genetic consequences.

Genetic variation is pivotal for long-term population viability and is affected by a number of ecological and evolutionary processes. The most basic mechanism - natural selection - favors the best adapted individuals under prevailing environmental conditions, increasing their probability to pass on their genes to subsequent generations. Upon population reduction, natural selection will become less effective, and random changes in genetic composition, i.e., genetic drift, becomes increasingly important. This can lead to loss of genetic variation at the same time as deleterious mutations may increase in frequency. The basic parameter determining the strength of genetic drift is the effective population size (N_e). Effective population size is determined by the number of individuals of both sexes that mate and produce offspring. Since not all individuals take part in reproduction, N_e is usually considerably lower than the actual population size (N).

In this report, we address genetic viability in the population of wild reindeer on Hardangervidda and evaluate the genetic consequences of population reduction as a tool for CWD control. Our analyzes show some genetic differences between the population on Hardangervidda and the neighboring populations, but only limited genetic uniqueness, meaning that virtually all alleles found on Hardangervidda are also found in the neighboring populations in Nordfjella and Setesdal, although their frequencies differ. Given average harvesting rates on Hardangervidda for the period 2005-2018, we estimated N_e to be just below 2,000 animals. This, together with some immigration from neighboring populations, suggests very low levels of genetic drift in the population for this period. From this point of view, the population appears relatively robust and must be considered genetically viable in the long term. However, it should be noted that with the introduction of CWD and the altered harvesting regime implemented in 2019, N_e has already been reduced to less than 1,000 animals.

Our simulations of population reduction show that even with a short time (0-5 years) at low population size (fewer than 2000 animals in the total population), there is a risk that the loss of genetic variation (heterozygosity) will exceed 5% after 100 years if the harvest includes a large proportion of males. Moreover, after a sudden population decline, rare alleles are lost to a far greater extent than heterozygosity. Such alleles can be important for the development of new adaptations to environmental change. Indeed, the consequence of CWD infection and the impact of various management actions must be carefully weighed against the impact on the genetic viability of the population. We stress the importance to maintain genetic variation to ensure population viability and adaptability to current and future environmental conditions. We still know little about the long-term effects of the changes that occur in wild reindeer habitats and a precautionary management approach is considered important.

Øystein Flagstad, NINA, Postboks 5685, Torgarden, 7485 Trondheim, oystein.flagstad@nina.no
Thomas Kvalnes, NTNU, 7491 Trondheim, thomas.kvalnes@ntnu.no
Knut H. Røed, NMBU, Postboks 8146 Dep, 0033 Oslo, knut.roed@nmbu.no
Jørn Våge, Veterinærinstituttet, Postboks 64, 1431 Ås, jorn.vage@vetinst.no
Olav Strand, NINA, Postboks 5685, Torgarden, 7485 Trondheim, olav.strand@nina.no
Bernt-Erik Sæther, NTNU, 7491 Trondheim, bernt-erik.sather@ntnu.no

Innhold

Sammendrag	3
Abstract	4
Innhold	5
Forord	6
1 Innledning	7
2 Metode	9
Genetiske markører.....	9
Helgenomanalyser.....	9
Populasjonsmodellering	9
3 Resultater	12
Genetisk status i villreinbestanden på Hardangervidda.....	12
Helgenomanalyser.....	13
Populasjonsmodellering	13
4 Diskusjon	16
Effektiv bestandsstørrelse	16
Tap av genetisk variasjon under ulike uttaksregimer.....	17
Konklusjoner og forvaltningsimplikasjoner	19
5 Referanser	21

Forord

I september 2021 opprettet Miljødirektoratet og Mattilsynet en arbeidsgruppe hvis oppdrag var å vurdere den genetiske levedyktigheten til villreinbestanden på Hardangervidda, samt å evaluere de genetiske konsekvensene av bestandsendring som verktøy for CWD-bekjempelse. Ett år senere er første del av arbeidet vel gjennomført, som redegjøres for i denne rapporten. Jeg benytter sjansen til å takke resten av arbeidsgruppa for solid innsats med innhenting av data, gjennomføring av analyser og diskusjoner med god takhøyde. Takk også til våre oppdragsgivere for innspill og gode diskusjoner underveis i arbeidet. Vi håper at rapporten kan fungere etter intensjonen som en viktig del av kunnskapsgrunnlaget for forvaltningen av villreinbestanden på Hardangervidda. Nærmere bestemt hvordan man kan kombinere sykdomsbekjempelse i form av bestandsreduksjon med bevaring av mest mulig av bestandens genetiske variasjon.

22. september 2022, Øystein Flagstad

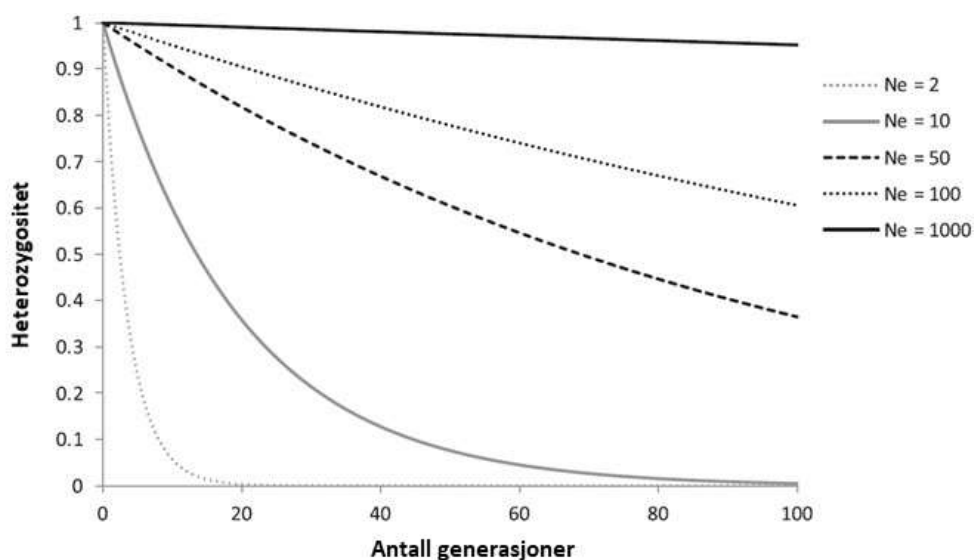
1 Innledning

Den totale bestanden av villrein i verden har gjennomgått en reduksjon på rundt 40% de siste to-tre tiårene (Gunn 2016). Bestandstoppene for flere av delbestandene var sist i perioden rundt 1990 og starten av 2000, men ikke alle delbestander viser samme negative trend (Gunn 2016, Uboni et al. 2016). Reinen har nylig blitt kategorisert som sårbar på IUCNs rødliste på grunn av den vedvarende reduksjonen i den totale bestanden (Gunn 2016). Nedgangen i antall rein er antatt å være påvirket av endring og fragmentering av leveområder, som forstyrrer deres naturlige trekkruter og reduserer tilgangen til egnede områder til ulike årstider (Gunn 2016). Klimaendringer forventes i de kommende årene å forsterke og interagere med eksisterende trusler, og medfører en bekymring for økte negative konsekvenser av sykdom og parasitter (Gunn 2016).

Med inntoget av skrantesjuka (CWD) i villreinbestanden på Hardangervidda har man diskutert ulike strategier knyttet til overvåking og bekjempelse av sjukdommen. I den forbindelse har både Regjeringen, Mattilsynet og Miljødirektoratet løftet fram behovet for økt kunnskap om innholdet i begrepet genetisk levedyktig bestand og hvordan kunnskap på dette feltet kan brukes i forvaltningen av villrein på Hardangervidda. I den sammenheng ble det opprettet en arbeidsgruppe, hvis mandat var å konkretisere innholdet i begrepet genetisk levedyktighet, samt bidra til å belyse de genetiske konsekvensene av ulike uttaksregimer for villreinen på Hardangervidda. I denne rapporten redegjør vi for analyser og resultater fra dette arbeidet.

Genetisk variasjon er helt essensielt for en bestands langsiktige overlevelse (Lacy, 1997, Kardos et al., 2021), og påvirkes av en rekke økologiske og evolusjonære prosesser (Lenormand et al., 2009, Ellegren & Galtier, 2016, Hedrick, 2019). Den mest grunnleggende mekanismen - naturlig utvalg eller seleksjon - medfører at de best tilpassede individene under rådende miljøforhold har best mulighet til å videreføre sine gener til etterfølgende generasjoner (Darwin 1859, Price 1972, Lande 1979). Miljøforandringer, som for eksempel klimaendringer, kan favorisere andre genvarianter enn tidligere, hvis forekomst (allelfrekvens) vil kunne øke som en adaptiv respons til miljøendringen (McGaughan et al., 2021). Ved en bestandsreduksjon vil naturlig seleksjon bli mindre effektiv (Wright, 1931), og tilfeldige endringer i genetisk sammensetning, såkalt genetisk drift, får større spillerom (Lande 1985, Lanfear et al., 2014). Dette kan føre til tap av genetisk variasjon og at dårlige genvarianter (skadelige mutasjoner) kan øke i frekvens i bestanden (Kalinowski & Waples 2002, Charlesworth 2009). Et mulig utfall er redusert overlevelse og reproduksjon i bestanden, som i sin tur kan føre til ytterligere bestandsreduksjon (Mills & Smouse, 1994). På lengre sikt kan tap av genetisk variasjon føre til reduksjon i bestandens evolusjonære potensiale, som medfører redusert tilpasningsevne til framtidige miljøendringer (Allendorf & Ryman 2002, Frankham et al. 2010, Jamieson & Allendorf, 2012).

Den helt grunnleggende parameteren som bestemmer omfanget av genetisk drift i en bestand er effektiv bestandsstørrelse (N_e , Wright 1931, **Figur 1**). N_e er bestemt av antall individer av begge kjønn som parer seg og får avkom og er som oftest betydelig lavere enn den faktiske bestandsstørrelsen (N) (Nunney 1993, 1995, Nunney & Elam 1994, Frankham 1995). I naturlige pattedyrbestander varierer naturlig nok forholdstallet mellom N_e og N (N_e/N), men ligger ofte i intervallet mellom 0.1 og 0.5 (Frankham 1995, Vucetich et al. 1997, Palstra & Ruzzante 2008, Palstra & Fraser 2012). Som en polygam art, kan man anta at villreinen ligger i det nedre sjiktet av dette intervallet fordi ikke alle bukker får anledning til å pare seg (Nunney 1993). N_e påvirkes også av en rekke økologiske faktorer som svingninger i bestandsstørrelse, alders- og kjønns-sammensetning og individuell variasjon i reproduktiv suksess, og kan beregnes fra både demografiske og genetisk data (Engen et al., 2005, Do et al., 2014, Waples 2016, Waples et al., 2016, Wang et al. 2016).



Figur 1 Forventet tap av genetisk variasjon over tid i en isolert bestand, gitt ulike effektive bestandsstørrelser (N_e) (modifisert fra Willi et al. (2022)).

Det er altså en direkte kobling mellom effektiv bestandsstørrelse og genetisk drift, med sine potensielt negative effekter som tap av genetisk variasjon og akkumulering av skadelige mutasjoner. Følgelig er N_e en nøkkelparameter for vurdering av langsiktig genetisk levedyktighet til naturlige bestander (Franklin 1980, Soule 1980, Frankham 1995, Lande 1995, Kalinowski & Waples 2002, Waples 2002, Frankham et al. 2010, Wang et al. 2016). Selve definisjonen av begrepet genetisk levedyktighet er relativt ukontroversiell, der de fleste forskningsmiljøer vil være enige om at en bestand er genetisk levedyktig dersom den er stor nok til å gi en lav risiko for negative effekter av genetisk drift. På lengre sikt innebærer dette at den effektive bestandsstørrelsen (N_e) må være stor nok til at bestanden skal kunne opprettholde et tilstrekkelig høyt nivå av genetisk variasjon som sikrer tilpasning til framtidige miljøendringer (Allendorf & Ryman 2002, Frankham et al. 2010, Traill et al. 2010).

Imidlertid er minimumsstørrelsen på N_e som nettopp sikrer varig ivaretagelse av genetisk variasjon og det evolusjonære potensialet til naturlige bestander over lang tid omdiskutert. Her varierer estimatene fra $N_e = 500$ opp til $N_e = 5000$ (Franklin, 1980, Frankham, 1995, Lande, 1995, Lynch & Lande, 1998, Allendorf & Ryman, 2002, Frankham et al., 2014). Denne faglige kontroversen er basert på ulike modeller for hvilke mekanismer som anses som viktigst for å sikre evnen til utvikling av nye tilpasninger og gir et så vidt intervall av foreslåtte minimumsverdier for N_e at det er vanskelig, om ikke umulig, å gi en tommelfingerregel for hvor stor en genetisk levedyktig bestand skal være. De nyeste vurderingene peker imidlertid mot at $N_e < 1000$ er for lavt til å sikre langsiktig genetisk levedyktighet (Lynch & Lande 1998, Allendorf & Ryman 2002, Frankham et al. 2014).

Vår tilnærming til problematikken har vært å modellere de genetiske konsekvensene av ulike høstingsstrategier i villreinbestanden på Hardangervidda og se spesifikt og direkte på hvordan uttakets størrelse i kombinasjon med endringer i kjønns- og aldersstruktur vil påvirke tapet av genetisk variasjon i bestanden. I analysene og evalueringen bruker vi en kombinasjon av molekylærgenetiske analyser og populasjonsmodellering. Analyse av ulike uttaksregimer gir mulighet for å evaluere konsekvensen for den effektive bestandsstørrelsen i villreinbestanden på Hardangervidda i forhold til etablerte kriterier for bevaring av genetisk variasjon. Dette vil bidra til å konkretisere innholdet i begrepet genetisk levedyktighet.

2 Metode

Vi vil her redegjøre kort for vår metodiske tilnærming for å se på den genetiske statusen til villreinbestanden på Hardangervidda. Først har vi gjennomført et bredt utvalg av genetiske analyser der vi har benyttet ulike genetiske markører og helgenomanalyser for å få et best mulig bilde av den genetiske statusen. Vi har så tatt utgangspunkt i en populasjonsmodell for å estimere N_e og hvordan effektiv bestandsstørrelse og genetisk variasjon vil påvirkes ved ulike uttak og strategier på kjønns- og aldersklasser blant felte dyr. Vi viser til **Vedlegg 1** og **2** for en mer detaljert beskrivelse av de anvendte metodene.

Genetiske markører

To genetiske markørsystemer - mikrosatellitter og mtDNA (morslinjer) - ble anvendt for å karakterisere nivåer av genetisk variasjon og bestandsstruktur for villreinstammene i Sør-Norge (se **Vedlegg 1**). Vi fokuserte på følgende tre aspekter som har betydning for den genetiske statusen til villreinen på Hardangervidda:

- I hvilken grad har villrein på Hardangervidda særegen genetisk variasjon?
- Hvor stor er den genetiske utvekslingen mellom Hardangervidda og andre villreinområder?
- Hvor stor er den effektive bestandsstørrelsen (N_e) av villrein på Hardangervidda sør for RV7?

N_e er her beregnet på to måter: (1) Et N_e -estimat basert på koblingsulikevekt ved et gitt tidspunkt i bestanden under en modell med tilfeldig parring og hvor det korrigeres for tilfeldig variasjon (Do et al. 2014). (2) Et N_e -estimat basert på algoritmen til Nei & Tajima (1981), som måler omfanget av genetisk drift i bestanden over tid. Bestandsstørrelsen for disse beregningene er totalt antall dyr i vinterbestanden i 2019.

Helgenomanalyser

I tillegg til å analysere genetiske markører har vi valgt å sekvensere hele genomet til et utvalg av villrein felt på Hardangervidda i løpet av den siste 5-årsperioden. I analysene av helgenomdataene vil vi også fokusere på tre hovedaspekter:

- Estimere effektiv bestandsstørrelse i villreinbestanden på Hardangervidda med bruk av de samme to beregningsmetodene som for de genetiske markørene. Fra helgenomdata kan man også analysere hvordan N_e har utviklet seg over tid (Nadachowska-Brzyska et al. 2022).
- Analysere forekomst av sjeldne alleler i bestanden og hvor stor andel av disse som vil kunne gå tapt ved en bestandsreduksjon.
- Analyse av såkalt «mutational load», dvs tilstedeværelse av dårlige genetiske varianter i bestanden.

Populasjonsmodellering

I denne delen av prosjektet fokuserer vi på de genetiske konsekvensene av ulike høstingsstrategier (se **Vedlegg 2**). Fra en bestandsmodell basert på empiriske livshistoriedata på reproduksjon og overlevelse i villreinbestanden på Hardangervidda, har vi beregnet den effektive bestandsstørrelsen til bestanden like før høsting gitt den gjennomsnittlige høstingsstrategien som har vært gjennomført i perioden 2005-2018 og høstingsstrategien for 2021, hvor en stor andel voksen bukk ble felt (**Tabell 1**). Modelleringen tar utgangspunkt i Hardangervidda som en isolert bestand uten innvandring fra andre bestander.

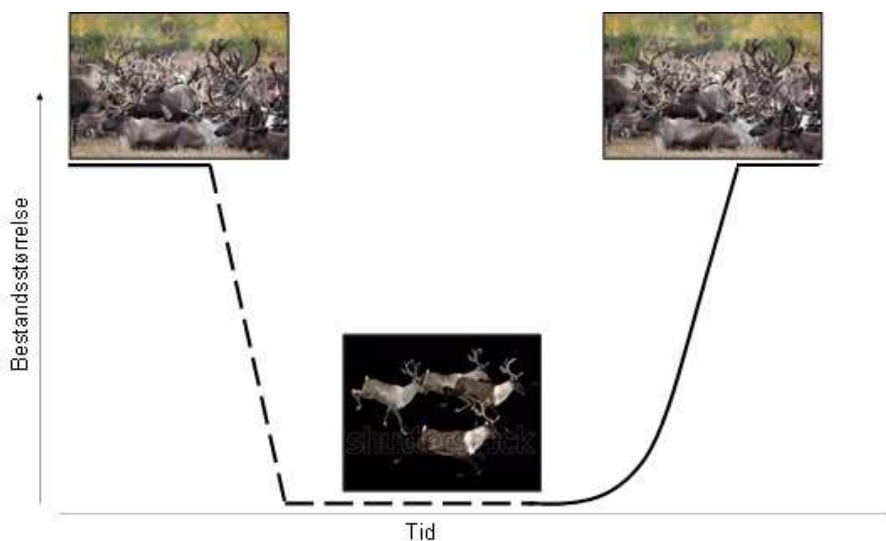
Tabell 1 Gjennomsnittlig (+/- standardfeil) høstingsrate i perioden 2005-2018 (ekskl. 2015) og i året 2021 for villreinbestanden på Hardangervidda. Året 2015 ble ekskludert på grunn av usikkerhet i estimatene. Høstingsraten er gitt som andelen av hvert kjønn og aldersklasse som høstes.

	Høstingsrater	
	Gjennomsnitt ± standardfeil i 2005-2018	2021
Simler		
Kalver	0.105±0.018	0.240
Ungdyr	0.078±0.013	0.152
Voksne	0.129±0.017	0.228
Bukker		
Kalver	0.136±0.018	0.252
Ungdyr	0.181±0.027	0.186
Voksne	0.156±0.018	0.448

Vi har deretter beregnet effekten av ulike alternative høstingsstrategier på den effektive bestandsstørrelsen og tilhørende genetiske konsekvenser i form av tapt heterozygositet (andel individer med to forskjellige utgaver av et gen). Et mål for den effektive bestandsstørrelsen per generasjon i en aldersstrukturert bestand ble gitt av Engen et al. (2005):

$$N_e = \frac{N}{\sigma_{dg}^2 T}, \quad (1)$$

der σ_{dg}^2 er den demografiske variansen som skyldes tilfeldig variasjon mellom individer i deres evne til å reproducere og overleve (Lande et al. 2003), med en subskript g for å indikere at den inneholder en genetisk komponent som følge av Mendelsk nedarving. T er gjennomsnittlig generasjonstid og N er bestandsstørrelsen. N for villreinbestanden på Hardangervidda er totalt antall rein i alle alders- og kjønnklasser like før høsting. Beregningene inkluderer modeller med 1) økning i andelen av voksne hanner (2,5 år eller eldre) som høstes, 2) økning i like høstingsrater for voksen simle og bukk, 3) økning i andelen kalv som høstes og 4) en generell proporsjonal økning eller reduksjon i de gjennomsnittlige høstingsratene for perioden 2005-2018.



Figur 2 Hypotetisk høstingsregime der man raskt tar ned bestanden til en redusert størrelse; 5000, 2000, 1000, 500 eller 200 dyr. Bestandsstørrelsen holdes så nede fra 0 til 10 år før man tillater bestandsvekst igjen.

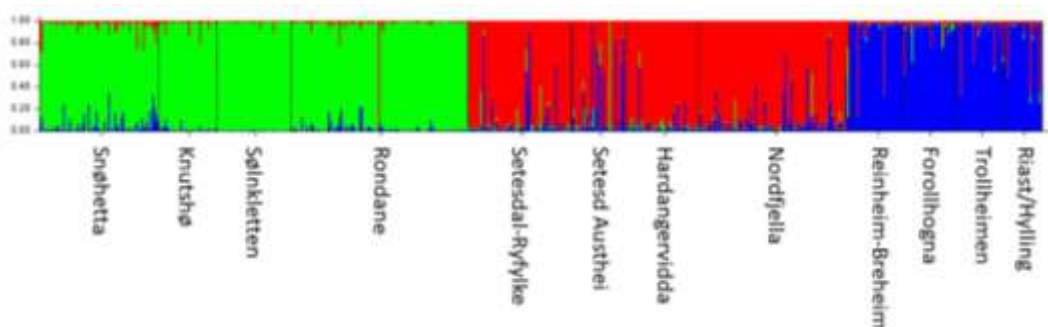
Vi har simulert en rask bestandsreduksjon, med lik andel av dyr tatt ut for hver aldersklasse og kjønn, fra nåværende bestandsstørrelse like før høsting til 5000 dyr, 2000 dyr, 1000 dyr, 500 dyr og 200 dyr etter høsting. De simulerte bestandene er så holdt på disse nivåene i 0, 5 eller 10 år under hver av de fire ovenfor nevnte høstingsstrategiene før de har fått vokse igjen (**Figur 2**). Genetiske konsekvenser i form av tap av genetisk variasjon over en periode på 100 år er analysert. I vekstperioden fikk bestandene vokse fritt for høsting fram til de eventuelt var ved opprinnelig bestandsstørrelse før bestandsreduksjon, der ble de stabilisert med høstingsrater proporsjonale til gjennomsnittene i perioden 2005-2018 (**Tabell 1**). For å gi en stabil bestand ble alle høstingsstrategiene utformet for å gi en vekstrate lik 1 når en tar hensyn til stokastisitet (tilfeldige hendelser).

3 Resultater

For enklest mulig tilgjengelighet har vi valgt å oppsummere resultatene i form av kulepunkter og illustrasjoner med forklarende figurtekster. Se **Vedlegg 1** og **2** for en mer detaljert presentasjon av resultatene.

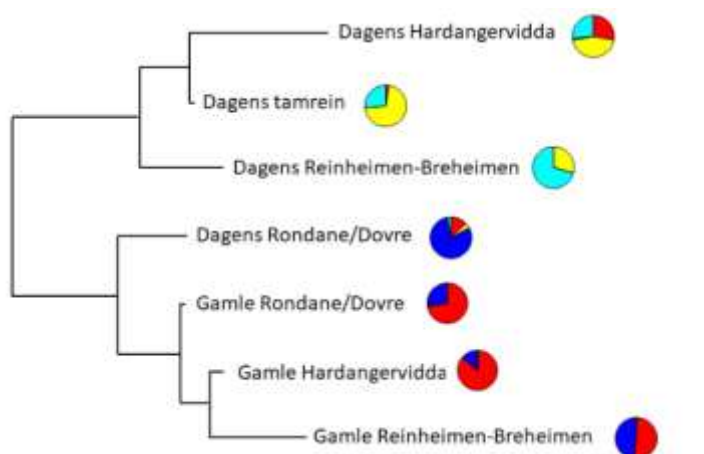
Genetisk status i villreinbestanden på Hardangervidda

- Relativt til andre villreinbestander i Sør-Norge er grad av genetisk variasjon i villreinstammen på Hardangervidda i det øvre sjiktet, både for mikrosatellitter og mtDNA.
- Forekomsten av særegne genetiske varianter på Hardangervidda synes å være relativt begrenset. Av 133 mikrosatellittalleler funnet på Hardangervidda var kun ett allel bestandsspesifikt, dvs. at det ikke fantes blant prøvene fra de andre villreinstammer i Langfjella-regionen. Også blant mtDNA-variantene var det lite særegent å spore på Hardangervidda. Av sju varianter funnet på Hardangervidda, var én variant bestandsspesifikk, funnet kun i ett enkelt individ.
- Til tross for få særegne genetiske varianter på Hardangervidda var det genetiske forskjeller i forhold til nabobestandene, da først og fremst i form av allelfrekvenser.
- Den genetiske strukturen hos nasjonale villreinstammer i Norge tilsier en inndeling i tre genetiske grupper, hvorav én er representert av villrein i Rondane/Dovre regionen, én av villrein i Langfjella-regionen inkludert Hardangervidda, og én av villrein med tamreinopprinnelse, dvs. Forollhogna og Reinheimen-Breheimen (**Figur 3**).



Figur 3 Genetisk struktur for 10 nasjonale villreinområder og fra tamreinbestandene i Trollheimen og Riast-Hylling. Fargene representerer genetiske grupper eller såkalte genetiske signaturer. Illustrasjonen viser at villrein i Rondane-Dovre regionen, villrein i Langfjella-regionen og tamrein har hver sine genetiske signaturer. Den bakenforliggende analysen er gjort på individnivå og viser den genetiske sammensetningen i hvert enkelt individ.

- Historisk var det mindre genetisk forskjell mellom Rondane/Dovre regionen og Langfjella-regionen (**Figur 4**), selv om det allerede i Middelalderen er dokumentert tydelige forskjeller (Røed et al. 2014).
- I nyere tid har forskjellen dem imellom blitt langt større (**Figur 4**), som nok delvis kan skyldes genetisk drift i perioder med lave bestandsstørrelser, men først og fremst fordi Hardangervidda-bestanden og de andre stammene i Langfjella-regionen har en betydelig innblanding av tamrein.
- Det høye nivået av genetisk variasjon på Hardangervidda kan spores til innblandingen av tamrein, som representerer en annen genetisk signatur enn den opprinnelige genetiske sammensetningen i Langfjella-regionen (Røed et al. 2014).



Figur 4 Dendrogram basert på genetisk avstand i mtDNA mellom villreinstammer i dag og for ca. 1000 år siden. Kakediagrammene angir andel av mtDNA-varianter tilhørende ulike haplogrupper (genetiske signaturer). Rødt og mørkeblått representerer genetiske signaturer preget av villrein-opprinnelse, mens preg av tamreinopprinnelse er representert med gult og lyseblått.

- Våre analyser indikerer en viss grad av genetisk utveksling mellom villreinstammene i Langfjella-regionen. Fra 46 analyserte dyr på Hardangervidda identifiserte vi én immigrant.
- Anslått N_e i villreinstammene i Langfjella-regionen basert på mikrosatellittdataene er beheftet med en del usikkerhet og store konfidensintervaller. Vurdert fra hele datasettet, virker det dog sannsynlig med et N_e/N -forhold i intervallet 0.10-0.17, som gir en effektiv vinterbestandsstørrelse på Hardangervidda i størrelsesorden 680-1150 dyr, gitt en estimert vinterbestand på 6800 dyr på Hardangervidda i 2019.

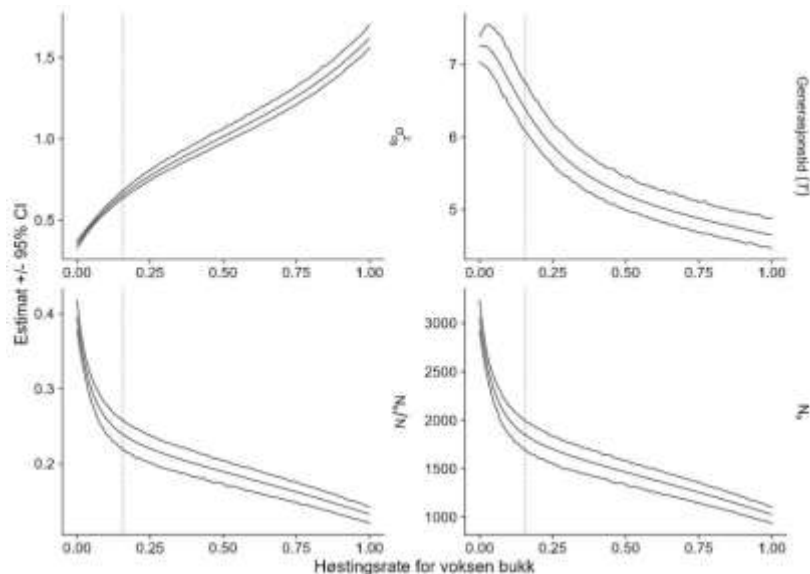
Helgenomanalyser

- Resultatene fra helgenomanalysene er blitt kraftig forsinket på grunn av korona på lab, samt uforutsette tekniske problemer hos leverandøren av disse dataene. Disse dataene og tilhørende analyser og resultater vil derfor rapporteres i en utvidet rapport når de blir klare.

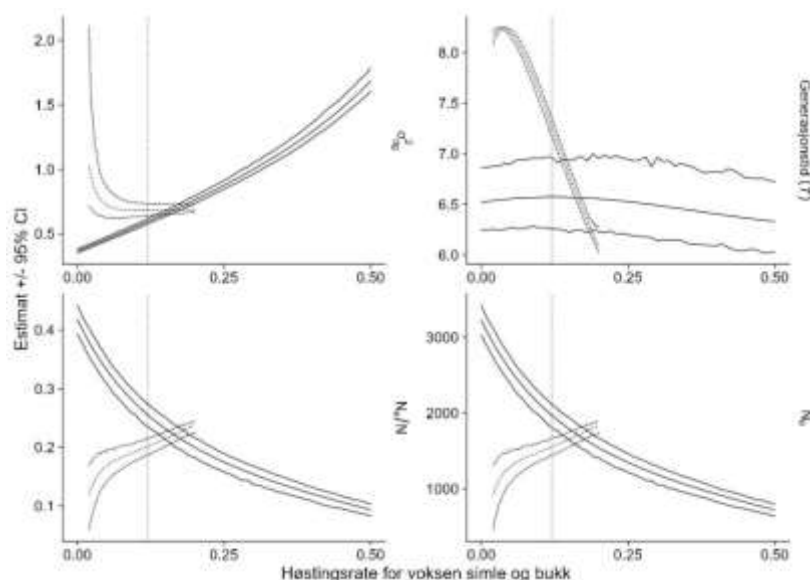
Populasjonsmodellering

- Basert på gjennomsnittlige høstingsrater av bukk, simle, ungdyr og kalv i perioden 2005-2018 estimerte vi et forholdstall mellom effektiv og faktisk bestandsstørrelse på Hardangervidda $N_e/N = 0.239$, som tilsvarer en effektiv bestandsstørrelse $N_e = 1849$ (95% CI = 1691-1988), gitt den anslåtte bestandsstørrelsen (N) på 7725 individer rett før jakt på Hardangervidda i 2021.
- I perioden 2019-2021 har det imidlertid vært et annet høstingsregime med større uttak av bukk. Om vi legger høstingsraten lik den i 2021 til grunn, får vi forholdstallet $N_e/N = 0.124$, som tilsvarer en effektiv bestandsstørrelse $N_e = 960$ (95% CI = 875-1033).
- For alle simulerte høstingsstrategier (buk, lik andel bukk og simle, kalv, høstingsregimet i 2005-2018), førte økende uttak til redusert effektiv bestandsstørrelse (**Figur 5 og 6, Vedlegg 2**). Innen høstingsstrategier som ikke gir negativ vekstrate er påvirkningen av den effektive bestandsstørrelsen i negativ retning svært sterk fra høstingsstrategier som innebærer uttak av en stor andel bukk (**Figur 5**).
- Ved høstingsrater som gir stabil bestand viser det seg at en kan redusere nedgangen i N_e ved å høste færre voksne simler og ungdyr når en høster kalv (**Vedlegg 2**), eller øke N_e ved å høste færre kalv og ungdyr når en høster voksne simler og bukk (**Figur 6**). Simuleringene av genetisk drift viser at tapet av genetisk variasjon - målt som reduksjon

i graden av heterozygositet (andelen individer med to forskjellige utgaver av et gen) - øker med bestandsreduksjonens styrke og tiden som bestanden holdes lav (**Figur 7**).

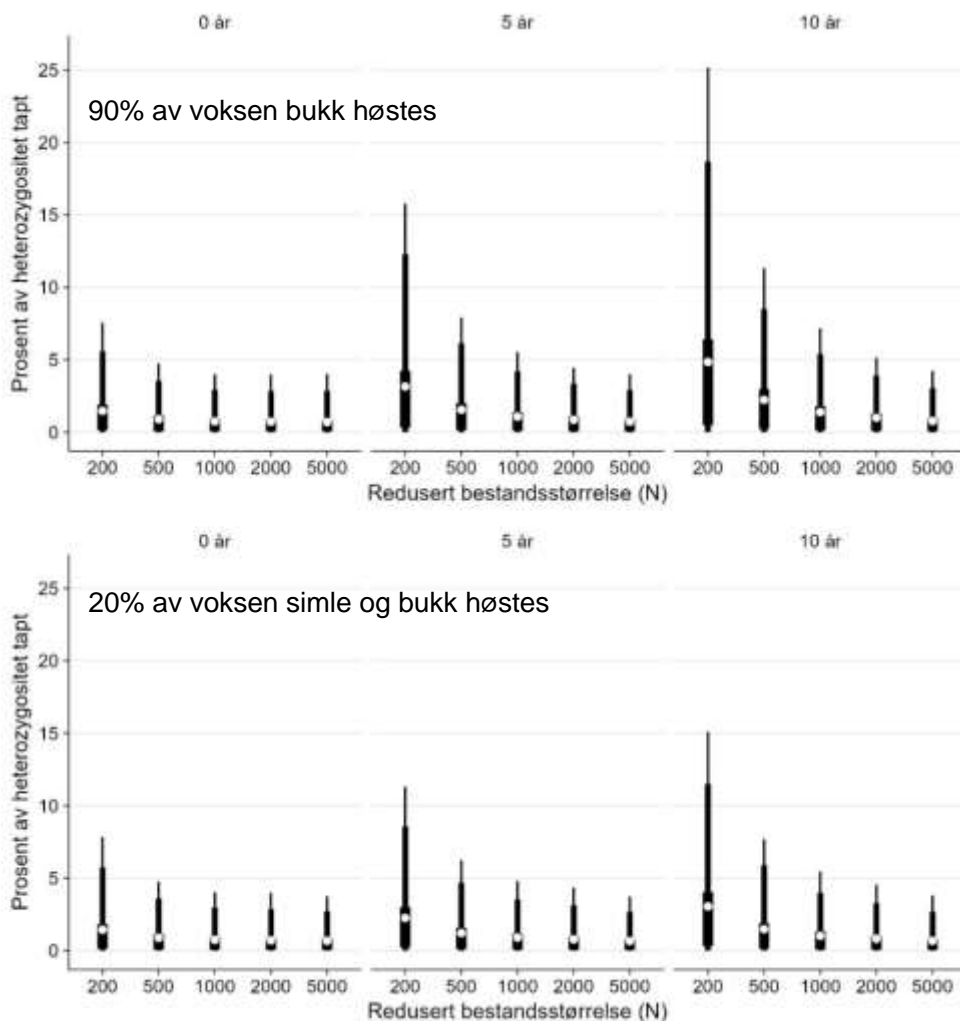


Figur 5 Demografisk varians σ_{dg}^2 , generasjonstid (T), forholdet mellom effektiv og faktisk bestandsstørrelse (N_e/N) og N_e for ulike høstingsrater for voksen bukk (2.5 år eller eldre). Høstingsratene for kalv, ungdyr og voksen simle holdes ved deres gjennomsnitt for perioden 2005-2018. Den prikkete vertikale linjen angir parameterverdiene ved den gjennomsnittlige høstingsraten på voksen bukk i perioden 2005-2018. Demografisk varians er et samlet mål på tilfeldige forskjeller mellom individer i deres evne til overlevelse og reproduksjon, generasjonstiden er lik gjennomsnittlig alder til foreldre i bestanden og N_e tar utgangspunkt i den totale bestandsstørrelsen (N) på 7725 individer i 2021.



Figur 6 Samme parametere som i Figur 5 for ulike høstingsrater for voksen simle og bukk (2.5 år eller eldre). Høstingsratene for kalv og ungdyr holdes ved deres gjennomsnitt for perioden 2005-2018. Den prikkete vertikale linjen angir parameterverdiene ved gjennomsnittlig høstingsrate på voksne i perioden 2005-2018. Den stiplede linjen viser resultatene når høstingsraten til kalver og ungdyr skaleres slik at bestanden er stabil (vekstrate lik 1). Ved høsting av mer enn 21% av voksne vil en ikke kunne oppnå en stabil bestand.

- Størst effekt på tapet av genetisk variasjon ser en dersom en høster en stor andel av voksen bukk.
- Et slikt høstingsregime innebærer at en med 95% sikkerhet ikke vil tape mer enn 5% etter 100 år dersom en beholder 2000 dyr (N) eller mer etter høsting gjennom flaskehal-sen (perioden med lav bestandsstørrelse) og lar bestanden vokse igjen til opprinnelig størrelse uten høsting etter maksimalt 5 år (**Figur 7**).
- De tre øvrige scenarioene for høsting (høsting av 20% av voksen simle og bukk (**Figur 7**), høsting av 50% av kalver eller høsting av alle aldersklasser proporsjonalt til gjennomsnittene (**Vedlegg 2**), gir sammenliknbare resultater og svakere negativ effekt på den genetiske variasjonen.



Figur 7 Tap av genetisk variasjon over 100 år, hvor en starter med en bestandsreduksjon som holdes i 0, 5 eller 10 år. 90% av voksen bukk eller 20% av voksen simle og bukk høstes i perioden med redusert bestand, mens bestanden holdes stabil ved å skalere høstingsratene til kalv og ungdyr. Etter perioden med bestandsreduksjon opphører all høsting slik at bestanden vokser inntil den når bestandsstørrelsen før uttaket startet og holdes stabil der med høstingsrater proporsjonale til gjennomsnittene for perioden 2005-2018. Det hvite punktet viser gjennomsnittet av simuleringene, mens 50, 90 og 95% konfidensintervaller er vist med usikkerhetsstolper av ulik bredde.

4 Diskusjon

Våre analyser viser at villreinen på Hardangervidda i noen grad er genetisk differensiert fra nabobestandene, men har begrenset genetisk særegenhet relatert til andre villreinstammer i Langfjella-regionen. En stor del av de genetiske variantene som finnes på Hardangervidda finnes også i nabobestandene i Nordfjella og Setesdal, selv om det er forskjeller i deres forekomster. Videre ser vi at utveksling av dyr mellom stammene forekommer. Med utgangspunkt i høstingsregimet fra 2021, er forholdstallet mellom effektiv og faktisk bestandsstørrelse på 0.124, som tilsvarer en effektiv bestandsstørrelse på i underkant av 1000 dyr. Simuleringene av genetisk drift viser at det er et høstingsregime med en stor andel voksen bukk som gir størst tap av genetisk variasjon. Vi vil i det følgende sette våre resultater i kontekst med den bevaringsbiologiske forskningslitteraturen, og fra dette evaluere de forvaltningsmessige implikasjonene av våre analyser.

Effektiv bestandsstørrelse

Minimumsstørrelsen på N_e for å sikre varig ivaretagelse av genetisk variasjon og det evolusjonære potensialet til naturlige bestander over lang tid er en omdiskutert størrelse. Langsiktig genetisk levedyktighet vurderes ofte ut fra et tidsaspekt på 40 generasjoner. Kriteriene for minimum N_e er basert på en vurdering av den samlede virkningen av genetisk drift og mutasjonsraten (Franklin & Frankham 1998, Wang et al. 2016), og bør også inkludere effekten av hvor raskt en bestand kan tilpasse seg endrede miljøbetingelser (naturlig seleksjon, Lynch & Lande 1998). Franklins (1980) godt kjente forslag på $N_e \geq 500$ har blitt kritisert for å være for lavt fordi det ikke tar hensyn til påvirkningen av naturlig seleksjon på den genetiske variasjonen (Lande 1995, Lynch & Lande 1998), overestimerer andelen av nye mutasjoner som er nøytrale (Lande 1995) og ignorerer tilfeldige effekter fra demografiske, genetiske og miljømessige kilder (Lynch & Lande 1998). Nyere vurderinger har funnet at en doubling av kriteriet til $N_e \geq 1000$ er et minimum for å sikre langsiktig genetisk levedyktighet (Frankham et al. 2014). Lande (1995) legger imidlertid til grunn en lavere rate av mutasjoner som er nær nøytrale og økt risiko for fiksering av mildt skadelige mutasjoner, samt tar miljø- og demografisk stokastisitet med i beregningen. Under disse antagelsene fant han at $N_e \geq 5000$ kreves for å sikre langsiktig genetisk levedyktighet og evolusjonært potensial for tilpasninger til endrede miljøbetingelser.

Den nyeste kunnskapen på området tilsvarer dermed at for langsiktig genetisk levedyktighet i naturlige bestander bør kriteriet for minimums N_e ligge innen 1000-5000 (Lande 1995, Lynch & Lande 1998, Allendorf & Ryman 2002, Frankham et al. 2014). En sikrer da genetisk variasjon som er en forutsetning for endringer i egenskapene en art utviser i dag, samt potensialet til å utvikle disse egenskapene og nye egenskaper som respons på endrede og hittil ukjente utfordringer i miljøet til arten (Lacy, 1997, Kardos et al., 2021). I litteraturen er det også gitt kriterier for minimum N_e for kortsiktig genetisk levedyktighet (definert som 5 generasjoner). Det mest oppdaterte estimatet for et slikt kriterium anslår at N_e må være større enn 100 (Frankham et al. 2014), mens andre kilder har vurdert $N_e \geq 50$ til å være tilstrekkelig (Franklin 1980). Formålet med et slikt kriterium er å sikre lav grad av innavl og forhindre innavlsdepresjon over en kort periode. Høy genetisk drift må forventes om kriteriet brukes over lengre tid, med negative konsekvenser for det genetiske mangfoldet og bestandens evne til å tilpasse seg endrede miljøbetingelser.

Med grunnlag i de siste årenes høstingsregime, der bukkeuttaket gjennomgående har vært høyt, er den effektive bestandsstørrelsen av villrein på Hardangervidda estimert til ca. 1000 individer. Et mindre skjært høstingsregime, med lavere andel høsting av voksen bukk, vil kunne øke N_e ganske markant opp mot nærmere 2000 individer. Bestanden vil i så fall ligge godt innenfor intervallet 1000-5000, og under disse forutsetningene kunne betraktes som genetisk levedyktig på lang sikt, dvs. 40 generasjoner som fra den estimerte generasjonstiden for villreinen på Hardangervidda skulle tilsvare ca 250 år. For perioden 2005-2021 er villreinbestanden på Hardangervidda beregnet å ha hatt sin høyeste bestandsstørrelse på rundt 12000 dyr i 2013, med en gjennomsnittlig bestandsstørrelse på 9011 ± 397 dyr (se **Vedlegg 2**). Dersom en skal oppnå N_e

opp mot 5000 må bestandsstørrelsen for en isolert bestand være langt høyere og det er usikkert hvorvidt en slik bestandsstørrelse vil være over bæreevnen for villreinbestanden på Hardangervidda isolert sett gitt nåværende utstrekning av tilgjengelig habitat. Under normale omstendigheter anbefaler vi imidlertid at villreinbestanden på Hardangervidda bør ha N_e som er en god del høyere enn 1000 for å sikre seg mot perioder med lav bestandsstørrelse på grunn av demografisk og miljømessig variasjon i vitale rater når en vurderer langsiktig ivaretagelse av genetisk variasjon. De molekylærgenetiske analysene basert på genetisk drift gir gjennomgående lavere N_e enn det demografisk baserte estimatet for høstingsstrategien i perioden 2005-2018, mens N_e estimert fra koblingsulikevekt gir et høyere punktestimert for Hardangervidda. Usikkerheten er imidlertid stor ved bruk av begge disse metodene, med 95% konfidensintervaller som går mot uendelig for bestanden på Hardangervidda. Konfidensintervallet til de molekylærgenetisk baserte estimatene inkluderer dog alltid estimatene basert på demografiske data, som gjør det rimelig å anta at de demografisk baserte estimatene reflekterer N_e på Hardangervidda på en god måte.

Bestandsstørrelsen av villrein på Hardangervidda er basert på den samlede overvåkingen av bestanden som gjøres gjennom året og er estimert med en viss usikkerhet (Mysterud et al. 2020, Nilsen & Strand 2018). Usikkerheten i de årlige bestandsestimatene vil måtte tas hensyn til ved valg av høstingsstrategi (Engen et al. 1997, Tufto et al. 1999, Sæther et al. 2010) og vurdering av den effektive bestandsstørrelsen for langsiktig genetisk levedyktighet. En høstingsstrategi basert på overestimert av den faktiske bestandsstørrelsen vil medføre utilsiktet økt risiko for tap av genetisk variasjon og bestandsnedgang (Wiedenmann & Jensen 2018, Lee & Sæther 2022). Usikkerhet i bestandsestimater er dermed et viktig moment som bør inngå i framtidig utvikling og optimalisering av høstingsstrategier for villreinen.

Tap av genetisk variasjon under ulike uttaksregimer

Et generelt mønster fra resultatene våre er at økte høstingsrater gir en reduksjon i N_e og større genetisk drift. Dette er et kjent resultat av høsting (Allendorf et al. 2008) og noe som også er påvist hos elg (Sæther et al. 2009). Intuitivt kan en forstå reduksjonen i N_e ved økt høsting som et resultat av at færre individer bidrar genetisk til neste generasjon. Styrken av denne effekten er avhengig av den faktiske bestandsstørrelsen og alders- og kjønns sammensetning rett før jakt. Ved direkte beregninger av tapet av genetisk variasjon i en bestand, ofte beregnet som heterozygositet, benyttes gjerne et mål om å bevare minst 90% (Frankham et al. 2010) eller 95% (Allendorf & Ryman 2002) over 100 år. 100 år er her et tidsintervall mellom de kortsiktige (5 generasjoner) og langsiktige (40 generasjoner) tidsaspektene som ofte benyttes ved vurdering av effektiv bestandsstørrelse. Det er valgt på bakgrunn av en forventning om at miljøet ikke endrer seg vesentlig i denne perioden, slik at de estimerte parameterne som benyttes i simuleringene er gyldige. Våre simuleringer, som angir tap av heterozygositet over 100 år ved ulike reduksjoner av bestandsstørrelse i en isolert bestand, viser at vi i mange scenarier kan risikere høyere tap enn både 5 og 10% kriteriene.

Spesielt viser det seg at høy høstingsrate på voksen bukk vil medføre en risiko for å tape mer enn 5% av heterozygositeten, selv ved $N = 2000$ etter høsting dersom bestanden holdes lav i 10 år. Dette innebærer med andre ord at 95% konfidensintervallet inkluderer tap av mer enn 5% av heterozygositeten under dette scenarioet. Ved vurdering av forventet tap av genetisk variasjon etter en bestandsreduksjon må derfor både valg av høstingsstrategi og tiden bestanden skal holdes lav tas med i beregningene. I bekjempelsen av CWD er det vurdert som mest hensiktsmessig å ta ut voksen bukk, altså den strategien som gir høyest tap av genetisk variasjon. Med en slik høstingsstrategi, bør tiden bestanden holdes lav være så kort som mulig. Om man helt konkret regner med en periode på 0-5 år med lav bestandsstørrelse og aksepterer inntil 10% tap av heterozygositet, kan man med 95% sikkerhet innfri dette kriteriet om bestanden tas ned til $N = 500$ dyr etter høsting (**Figur 7**). Simuleringene viser at også ved $N = 200$ etter høsting vil man ha 95% sikkerhet for å innfri målsetningen om mindre enn 10% tap av heterozygositet, men da kun dersom bestanden vokser rett etter bestandsreduksjonen. Det er imidlertid store usikkerheter knyttet til bestandens evne til vekst ved lav N etter bestandsreduksjon (se neste avsnitt). Om man aksepterer maksimalt 5% tap, og fortsatt velger høyt uttak av bukk, bør bestanden ikke tas

lavere enn $N = 2000$ individer etter høsting for å være 95% sikker på å innfri denne målsetningen, igjen gitt at bestanden holdes lav i maksimalt 5 år. Ved simulering av en mer balansert høstingsstrategi (uttak av 20% voksen simle og bukk) vil $N = 1000$ gi 95% sikkerhet for å innfri en målsetning om mindre enn 5% tap. Disse eksemplene understreker betydningen tiden fra reduksjon til vekstperiode og ulike høstingsstrategier av alders- og kjønns kategorier har på handlingsrommet for bestandsreduksjon.

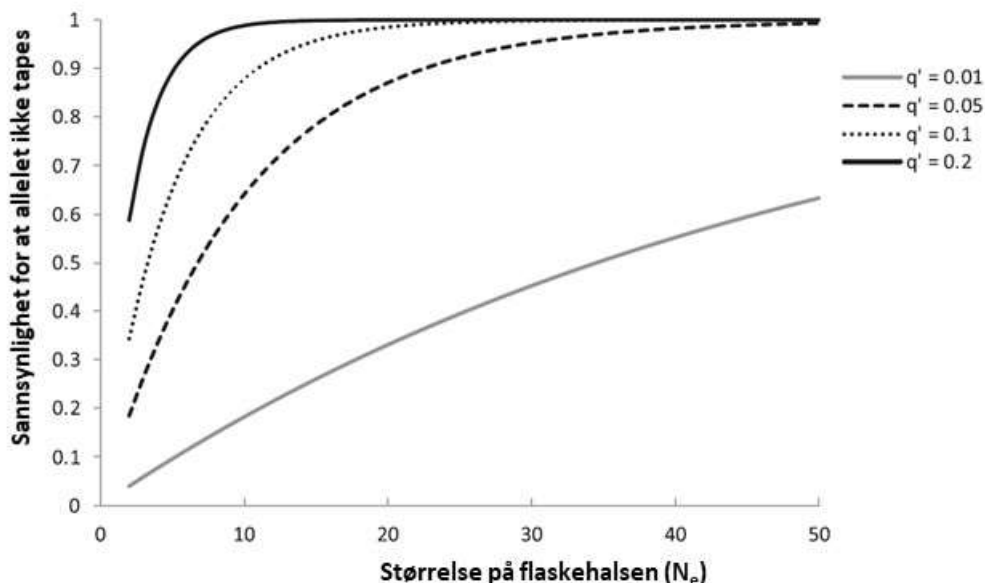
De simulerte scenariene er vurdert å være relevante eksempler og det er ikke beregnet hvilke høstingsstrategier som vil optimalisere bestandens genetiske levedyktighet. Bestanden har i tillegg allerede gjennomgått tre år med høyt uttak av bukk og redusert N_e i forhold til årene forut. Bestandsstørrelsen har imidlertid vært høyere i denne treårsperioden enn ved de simulerte bestandsreduksjonene som innebærer at den genetiske driften har vært lavere.

En vesentlig antagelse i beregningene her er at de demografiske egenskapene til villreinbestanden på Hardangervidda ikke er avhengig av bestandsstørrelsen og dermed at bestanden vil vokse raskt igjen etter en bestandsreduksjon. En eventuell tilstedeværelse av Allee-effekter innebærer at bestandsveksten avtar ved små tettheter gjennom f.eks. at simlene får problemer med å finne make eller gjennom økt betydning av stokastiske effekter (Lande 1998). Slike effekter kan oppstå som en utilsiktet konsekvens av intens høsting (Myers et al. 1995) og kan resultere i at bestandsveksten blir liten selv etter at nesten all høsting opphører. Svært lave bestandsstørrelser ($N_e < 50-100$ dyr) vil medføre økt genetisk drift og økt risiko for negative konsekvenser av innavl. Hos rein har man funnet rask bestandsvekst selv etter at bestanden har bestått av kun et fåtall individer etter introduksjoner til nye områder eller ved reetableringer (Klein 1968, Thórisson 1984, Leader-Williams et al. 1989, Aanes et al. 2000). Imidlertid har en også funnet små bestander av rein som har gått til utryddelse etter harde vintre (tre av fire introduserte bestander på Island, Thórisson 1984) og reduksjoner i vekstraten til rein med lave bestandsstørrelser (Wittmer et al. 2005). En vet lite om utbredelsen av Allee-effekter hos rein etter bestandsreduksjoner og generelt skal en være varsom med å vurdere fravær av Allee-effekter i suksessfulle bestander som et generelt fenomen (Allendorf & Ryman 2002).

Et annet viktig moment er at kraftige bestandsreduksjoner (flaskehals) kan medføre en risiko for tap av sjeldne alleler. Flaskehals vil ha større effekt på diversiteten av alleler enn på heterozygositet (Nei et al. 1975, Allendorf 1986). Sjeldne alleler bidrar relativt lite til heterozygositet; dermed medfører ikke tap av sjeldne alleler store effekter på tapet av heterozygositet. Tap av sjeldne alleler kan likevel være av stor betydning for den genetiske levedyktigheten til en bestand og dens langsiktige evolusjonære potensial (Allendorf et al. 2008). Heterozygositet er et godt mål på en bestands evne til å evolvere umiddelbart etter en flaskehals, men over lengre tid vil en bestands evne til å respondere på seleksjon være avhengig av diversiteten av alleler i bestanden (Robertson 1960, James 1971). Det er spesielt de svært sjeldne allelene som går tapt selv ved moderate flaskehals som varer kun i én enkelt generasjon. En populasjon som går gjennom en flaskehals på f.eks. $N_e=50$, som vil tilsvare en faktisk bestandsstørrelse på ca. 500 dyr etter høsting på Hardangervidda, vil kunne miste bortimot 50% av lavfrekvente alleler ($q < 0.01$) (**Figur 8**). Hvis dette er alleler som har betydning for fremtidig tilpasning vil reduksjonen i det evolusjonære potensialet kunne være større enn det som her er vist ved tapet av heterozygositet i de ulike scenarioene som er modellert. Tapet av sjeldne alleler vil være spesielt stort ved scenarioene med $N = 200$ og 500 etter høsting og avtar raskt med økende bestandsstørrelse i flaskehalsen.

For villreinbestanden på Hardangervidda vil genetisk variasjon som går tapt gjennom en bestandsreduksjon potensielt kunne erstattes av innvandrende dyr fra nabobestandene. Våre genetiske analyser av rein fra Langfjella prøvetatt i 2019 viser en viss grad av innvandring til Hardangervidda fra nabobestandene. Usikkerheter i denne sammenheng er om slike dyr deltar i reproduksjonen og om utveksling også vil foregå ved eventuelle reduserte bestandsstørrelser både på Hardangervidda og i nabobestandene. Data og analyser fra GPS-merka villrein antyder en ganske begrenset utveksling av dyr i Langfjella-regionen, der spesielt infrastruktur (som f.eks. jernbane og vei) synes å begrense vandrings mellom bestandene (Strand et al., 2010, Beyer

et al., 2016, Panzacchi et al., 2013). En ytterligere begrensning av konnektiviteten mellom bestandene følger av tiltak for å begrense spredning av CWD.



Figur 8 Forventet tap av alleler med ulik frekvens (q) etter en flaskehals som varer i én generasjon før bestanden får vokse igjen (modifisert fra Willi et al. (2022)).

Konklusjoner og forvaltningsimplikasjoner

Villreinbestanden på Hardangervidda, som er Norges største villreinområde, er sterkt utsatt for habitatfragmentering som følge av utbygging av infrastruktur og annen menneskelig aktivitet (Panzacchi et al. 2013, 2015, Nilsen & Strand 2017). Bestandsstørrelsen er svært påvirket av høsting og den årlige bestandsveksten avhenger også av værforholdene (Bargmann et al. 2019). Det vurderes derfor som kritisk å ivareta den genetiske variasjonen i bestanden for å sikre dens levedyktighet og tilpasningsevne til nåværende og framtidige miljøbetingelser.

For langsiktig ivaretagelse av den genetiske variasjonen under normale omstendigheter viser resultatene våre at en nøye må vurdere ulike høstingsstrategiers effekt på den effektive bestandsstørrelsen og sikre at bestanden har en $N_e > 1000$. Enn så lenge framstår villreinbestanden på Hardangervidda som en relativt robust bestand med god langsiktig genetisk levedyktighet. Med en effektiv bestandsstørrelse (N_e) på bortimot 2000 dyr, gitt gjennomsnittlige høstingsrater for perioden 2005-2018, og med en viss grad av immigrasjon fra nabobestandene er det pr i dag svært lave nivåer av genetisk drift i bestanden. Det må dog understrekes at med inntoget av CWD og tilhørende endringer i høstingsstrategien, er allerede den effektive bestandsstørrelsen (N_e) redusert til i underkant av 1000 dyr, gitt rådende høstingsregimer i 2019-2021.

Som analysene våre tydelig viser, medfører bestandsreduksjoner tap av genetisk variasjon (**Figur 7**). Valg av høstingsstrategi, varighet av bestandsreduksjon og hvorvidt man aksepterer inntil 5 eller 10% tap av genetisk variasjon er avgjørende for handlingsrommet. Høsting som ikke er ensidig rettet mot spesifikke alders- og kjønnsklasser gir lavere tap av genetisk variasjon. Kortvarig bestandsreduksjon gir også lavere tap enn langvarig bestandsreduksjon. Dersom 5% tap av heterozygositet vurderes som akseptabelt og en ser på 5 år med lav bestandsstørrelse vil $N = 2000$ gi 95% sikkerhet for å lykkes når en høy andel bukk høstes og $N = 1000$ gi 95% sikkerhet for å lykkes ved mer balansert høsting. Om 10% tap av heterozygositet vurderes som akseptabelt vil en kunne gå ned til $N = 1000$ også når en høy andel bukk høstes, men likevel ha mer enn

95% sikkerhet for å lykkes. Som eksemplifisert i diskusjonen kan man også ta bestanden ned til $N = 500$ og endog $N = 200$ og likevel oppfylle kriteriet for henholdsvis 5 eller 10% tap. Så lave bestandsstørrelser medfører imidlertid en svært stor risiko for tap av sjeldne alleler, som kan gi reduksjon i genetisk levedyktighet utover det som vises av modellering av heterozygositet. Redusert bestandsvekst på grunn av Allee-effekter eller tilfeldig variasjon i overlevelse og reproduksjon kan også bli en svært framtrædende faktor ved så store bestandsreduksjoner. Dette kan samlet føre til et større tap av genetisk variasjon enn beregningene viser. Generelt må en legge inn en sikkerhetsmargin ved valg av tiltak dersom en skal sikre at en ikke taper mer genetisk variasjon enn det som bestemmes på forhånd.

Innvandrende rein fra nabobestandene vil kunne kompensere for tapt genetisk variasjon, men om reproduserende immigranter vil kunne erstatte en stor andel av tapte alleler er usikkert og vil avhenge av omfanget av immigrasjon og i hvilken grad den er avhengig av bestandsstørrelsen. Ved bestandsreduksjon kan derfor tilrettelegging for forventet og ønsket migrasjon til/fra Hardangervidda bli enda viktigere. I motsatt fall kan resultatet bli en reduksjon i bestandens langsiktige genetiske levedyktighet, som medfører redusert evolusjonært potensiale og evne til å tilpasse seg fremtidige miljøendringer.

Forvaltningen av villreinen i Norge står nå ovenfor en situasjon der langsiktig genetisk levedyktighet trues av det påviste utbruddet av CWD (Benestad et al. 2016). CWD er fatalt for individer som smittes og et utstrakt utbrudd kan ha negativ påvirkning på den framtidige vekstraten til bestanden og forårsake nedgang i bestandsstørrelse (Haley & Hoover 2015, Edmunds et al. 2016, DeVivo et al. 2017). Konsekvensen av CWD-smitte i bestanden på Hardangervidda og virkningen av ulike tiltak må derfor nøye veies opp mot påvirkningen på bestandens genetiske levedyktighet. Kraftige bestandsreduksjoner eller fjerning av bestander kan være siste utvei for forvaltningen til å stanse et utbrudd (Mysterud & Rolandsen 2018, Mysterud et al. 2020). Kraftige reduksjoner vil kunne ha svært negative følger for den langsiktige genetiske levedyktigheten til villreinen, dersom man er nødt til å holde bestanden på et lavt nivå over tid. En slik situasjon kan oppstå hvis CWD blir en etablert sykdom i norske hjortedyrbestander, som vil kreve økt kunnskap i krysningpunktet mellom høsting, smittesporing og tiltak mot videre CWD-smitte. Det er således et behov for å utvikle mer detaljerte modeller hvor effekten på N_e av ulike høstingsstrategier kan vurderes opp mot risikoen for videre spredning av CWD-smitte. Slik kan en utvikle bedre avskytningsmodeller, som maksimerer den effektive bestandsstørrelsen, samtidig som en ivaretar forvaltningens behov for smittesporing og minimerer de negative konsekvensene som videre utbrudd av CWD vil kunne ha for villreinen.

5 Referanser

- Allendorf, F.W., England, P.R., Luikart, G., Ritchie, P.A., & Ryman, N. (2008). Genetic effects of harvest on wild animal populations. *Trends in Ecology & Evolution*, 23(6), 327-337. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.02.008>
- Allendorf, F.W., & Ryman, N. (2002). The role of genetics in population viability. In S. R. Beissinger & D. R. McCullough (Eds.), *Population Viability Analysis* (pp. 50–85). The University of Chicago Press.
- Bargmann, T., Wheatcroft, E., Imperio, S., & Vetaas, O.R. (2020). Effects of weather and hunting on wild reindeer population dynamics in Hardangervidda National Park. *Population Ecology*, 62(1), 91-104. <https://doi.org/10.1002/1438-390x.12030>
- Benestad, S.L., Mitchell, G., Simmons, M., Ytrehus, B., & Vikoren, T. (2016). First case of chronic wasting disease in Europe in a Norwegian free-ranging reindeer. *Veterinary Research*, 47, Article 88. <https://doi.org/10.1186/s13567-016-0375-4>
- Beyer, H.L., Gurarie, E., Borger, L., Panzacchi, M., Basille, M., Herfindal, I., Van Moorter, B., Lele, S.R., & Matthiopoulos, J. (2016). 'You shall not pass!': quantifying barrier permeability and proximity avoidance by animals. *Journal of Animal Ecology*, 85(1), 43-53. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12275>
- Charlesworth, B. (2009). Effective population size and patterns of molecular evolution and variation. *Nature Reviews Genetics*, 10(3), 195-205. <https://doi.org/10.1038/nrg2526>
- Darwin, C. (1859) *On the Origin of Species by Means of Natural Selection*. Murray, London.
- DeVivo, M.T., Edmunds, D.R., Kauffman, M.J., Schumaker, B.A., Binfet, J., Kreeger, T.J., Richards, B.J., Schatzl, H.M., & Cornish, T.E. (2017). Endemic chronic wasting disease causes mule deer population decline in Wyoming. *Plos One*, 12(10), <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0186512>
- 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(1), 209-214. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12157>
- Edmunds, D.R., Kauffman, M.J., Schumaker, B.A., Lindzey, F.G., Cook, W.E., Kreeger, T.J., Grogan, R.G., & Cornish, T.E. (2016). Chronic Wasting Disease Drives Population Decline of White-Tailed Deer. *Plos One*, 11(8). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0161127>
- Ellegren, H., & Galtier, N. (2016). Determinants of genetic diversity. *Nature Reviews Genetics*, 17(7), 422-433. <https://doi.org/10.1038/nrg.2016.58>
- Engen, S., Lande, R., & Saether, B.E. (1997). Harvesting strategies for fluctuating populations based on uncertain population estimates. *Journal of Theoretical Biology*, 186(2), 201-212. <https://doi.org/10.1006/jtbi.1996.0356>
- Engen, S., Lande, R., & Saether, B.E. (2005). Effective size of a fluctuating age-structured population. *Genetics*, 170(2), 941-954. <https://doi.org/10.1534/genetics.104.028233>
- Frankham, R. (1995). Effective population size/adult population size ratios in wildlife: a review. *Genetics Research*, 66(2), 95-107. <https://doi.org/10.1017/s0016672300034455>
- Frankham, R., Ballou, J.D., & Briscoe, D.A. (2010). *Introduction to Conservation Genetics*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- 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. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2013.12.036>

- Franklin, I.R. (1980). Evolutionary changes in small populations. In M. E. a. W. Soulé, B.A. (Ed.), *Conservation Biology: An Evolutionary-ecological Perspective* (pp. 135-149). Sinauer Associates.
- Gunn, A. (2016). Rangifer tarandus. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: [e.T29742-A22167140](https://doi.org/10.2305/2016111.R1140).
- Haley, N.J., & Hoover, E.A. (2015). Chronic Wasting Disease of Cervids: Current Knowledge and Future Perspectives. In H. A. Lewin & R. M. Roberts (Eds.), *Annual Review of Animal Biosciences, Vol 3* (Vol. 3, pp. 305-325). <https://doi.org/10.1146/annurev-animal-022114-111001>
- Hedrick, P.W. (2019). Galapagos Islands Endemic Vertebrates: A Population Genetics Perspective. *Journal of Heredity*, 110(2), 137-157. <https://doi.org/10.1093/jhered/esy066>
- James, J.W. 1971. The founder effect and response to artificial selection. *Genetical Research*, 12: 249-266.
- Jamieson, I.G., & Allendorf, F.W. (2012). How does the 50/500 rule apply to MVPs? *Trends in Ecology & Evolution*, 27(10), 578-584. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.07.001>
- Kalinowski, S.T., & Waples, R.S. (2002). Relationship of effective to census size in fluctuating populations. *Conservation Biology*, 16(1), 129-136. <https://doi.org/10.1046/j.15231739.-2002.00134.x>
- Kardos, M., Armstrong, E.E., Fitzpatrick, S.W., Hauser, S., Hedrick, P.W., Miller, J.M., Tallmon, D.A., & Funk, W.C. (2021). The crucial role of genome-wide genetic variation in conservation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 118(48), Article e2104642118. <https://doi.org/10.1073/pnas.2104642118>
- Klein, D.R. (1968). The Introduction, Increase, and Crash of Reindeer on St. Matthew Island. *Journal of Wildlife Management*, 32: 350-367.
- Lacy, R.C. (1997). Importance of genetic variation to the viability of mammalian populations. *Journal of Mammalogy*, 78(2), 320-335. <https://doi.org/10.2307/1382885>
- Lande, R. (1979). Quantitative genetic analysis of multivariate evolution, applied to brain:body size allometry. *Evolution* 33:402–416.
- Lande, R. (1985). Expected time for random genetic drift of a population between stable phenotypic states. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 82: 7641-7654.
- Lande, R. (1995). Mutation and conservation. *Conservation Biology*, 9(4), 782-791. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1995.09040782.x>
- Lande, R. (1998). Demographic stochasticity and Allee effect on a scale with isotropic noise. *Oikos*, 83(2), 353-358. <https://doi.org/10.2307/3546849>
- Lande, R., Engen, S., & Sæther, B.-E. (2003). *Stochastic population dynamics in ecology and conservation*. Oxford University Press, New York.
- Lanfear, R., Kokko, H., & Eyre-Walker, A. (2014). Population size and the rate of evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, 29(1), 33-41. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2013.09.009>
- Leader-Williams, N., Walton, D.W.H., & Prince, P.A. (1989). Introduced reindeer on South-Georgia - a management dilemma. *Biological Conservation*, 47(1), 1-11. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(89\)90016-5](https://doi.org/10.1016/0006-3207(89)90016-5)
- Lee, A.M., & Saether, B.E. (2022). Optimal harvesting in a changing climate. *Climate Research*, 86, 21-27. <https://doi.org/10.3354/cr01658>
- Lenormand, T., Roze, D., & Rousset, F. (2009). Stochasticity in evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, 24(3), 157-165. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.09.014>
- Lynch, M., & Lande, R. (1998). The critical effective size for a genetically secure population. *Animal Conservation*, 1(1), 70-72. <https://doi.org/10.1111/j.1469-1795.1998.tb00229.x>

- McGaughan, A., Laver, R., & Fraser, C. (2021). Evolutionary Responses to Warming. *Trends in Ecology & Evolution*, 36(7), 591-600. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2021.02.014>
- Mills, L., & Smouse, P. (1994). Demographic consequences of inbreeding in remnant populations. *American Naturalist*, 144, 412-431.
- Mysterud, A., Hopp, P., Alvseike, K.R., Benestad, S.L., Nilsen, E.B., Rolandsen, C.M., Strand, O., Vage, J., & Viljugrein, H. (2020). Hunting strategies to increase detection of chronic wasting disease in cervids. *Nature Communications*, 11(1), Article 4392. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-18229-7>
- Mysterud, A., & Rolandsen, C.M. (2018). A reindeer cull to prevent chronic wasting disease in Europe. *Nature Ecology & Evolution*, 2(9), 1343-1345. <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0616-1>
- Nadachowska-Brzyska, K., Konczal, M., & Babik, W. (2022). Navigating the temporal continuum of effective population size. *Methods in Ecology and Evolution*, 13(1), 22-41. <https://doi.org/10.1111/2041-210x.13740>
- Nei, M. & Tajima, F. (1981) Genetic drift and estimation of effective population size. *Genetics*, 98, 625–640.
- Nilsen, E.B., & Strand, O. (2017). Populasjonsdynamiske utfordringer knyttet til fragmentering av villrein fjellet. NINA temahefte 70. <http://hdl.handle.net/11250/2430979>
- Nilsen, E.B., & Strand, O. (2018). Integrating data from multiple sources for insights into demographic processes: Simulation studies and proof of concept for hierarchical change-in-ratio models. *Plos One*, 13(3), <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0194566>
- Nunney, L. (1993). The influence of mating system and overlapping generations on effective population size. *Evolution*, 47(5), 1329-1341. <https://doi.org/10.2307/2410151>
- Nunney, L. (1995). Measuring the ratio of effective population size to adult numbers using genetic and ecological data. *Evolution*, 49(2), 389-392. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1995.tb02253.x>
- Nunney, L., & Elam, D.R. (1994). Estimating the effective population size of conserved populations. *Conservation Biology*, 8(1), 175-184. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1994.08010175.x>
- Palstra, F.P., & Fraser, D.J. (2012). Effective/census population size ratio estimation: a compendium and appraisal. *Ecology and Evolution*, 2(9), 2357-2365. <https://doi.org/10.1002/ece3.329>
- Panzacchi, M., Van Moorter, B., Jordhoy, P., & Strand, O. (2013). Learning from the past to predict the future: using archaeological findings and GPS data to quantify reindeer sensitivity to anthropogenic disturbance in Norway. *Landscape Ecology*, 28(5), 847-859. <https://doi.org/10.1007/s10980-012-9793-5>
- Panzacchi, M., Van Moorter, B., Strand, O., Loe, L.E., & Reimers, E. (2015). Searching for the fundamental niche using individual-based habitat selection modelling across populations. *Ecography*, 38(7), 659-669. <https://doi.org/10.1111/ecog.01075>
- Price, G. R. (1972). Extension of covariance selection mathematics. *Ann. Hum. Genet.* 35:485–490.
- Robertson, A. (1960). A theory of limits in artificial selection. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 153: 234-249.
- Røed, K.H., Bjørnstad, G., Flagstad, O., Haanes, H., Hufthammer, A.K., Jordhoy, P., & Rosvold, J. (2014). Ancient DNA reveals prehistoric habitat fragmentation and recent domestic introgression into native wild reindeer. *Conservation Genetics*, 15(5), 1137-1149. <https://doi.org/10.1007/s10592-014-0606-z>

- Soulé, M.E. (1980). Thresholds for survival: maintaining fitness and evolutionary potential. In M. E. a. W. Soulé, B.A. (Ed.), *Conservation Biology: An Evolutionary-ecological Perspective* (pp. 151-170). Sinauer Associates.
- Strand, O., Gundersen, V., Panzacchi, M., Andersen, O., Falldorf, T., Andersen, R., Van Moorter, B., Jordhøy, P., & Fangel, K. (2010). *Ferdsele i villreinsens leveområder* (NINA Rapport 551, 101 pp., <http://hdl.handle.net/11250/2566985>)
- Sæther, B.E., Engen, S., Odden, J., Linnell, J.D.C., Grotan, V., & Andren, H. (2010). Sustainable harvest strategies for age-structured Eurasian lynx populations: The use of reproductive value. *Biological Conservation*, 143(9), 1970-1979. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.04.048>
- Thórisson, S. (1984). The history of reindeer in Iceland and reindeer study 1979 - 1981. *Rangifer*, 4: 22-38.
- Traill, L.W., Brook, B.W., Frankham, R.R., & Bradshaw, C.J.A. (2010). Pragmatic population viability targets in a rapidly changing world. *Biological Conservation*, 143(1), 28-34. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.09.001>
- Tufto, J., Saether, B.E., Engen, S., Swenson, J.E., & Sandegren, F. (1999). Harvesting strategies for conserving minimum viable populations based on World Conservation Union criteria: brown bears in Norway. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 266(1422), 961-967. <https://doi.org/10.1098/rspb.1999.0730>
- Uboni, A., Horstkotte, T., Kaarlejarvi, E., Seveque, A., Stammler, F., Olofsson, J., Forbes, B.C., & Moen, J. (2016). Long-Term Trends and Role of Climate in the Population Dynamics of Eurasian Reindeer. *Plos One*, 11(6), <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0158359>
- Vucetich, J.A., Waite, T.A., & Nunney, L. (1997). Fluctuating population size and the ratio of effective to census population size. *Evolution*, 51(6), 2017-2021. <https://doi.org/10.2307/2411022>
- Wang, J., Santiago, E., & Caballero, A. (2016). Prediction and estimation of effective population size. *Heredity*, 117(4), 193-206. <https://doi.org/10.1038/hdy.2016.43>
- Waples, R.K., Larson, W.A., & Waples, R.S. (2016). Estimating contemporary effective population size in non-model species using linkage disequilibrium across thousands of loci. *Heredity*, 117(4), 233-240. <https://doi.org/10.1038/hdy.2016.60>
- Waples, R.S. (2016). Making sense of genetic estimates of effective population size. *Molecular Ecology*, 25(19), 4689-4691. <https://doi.org/10.1111/mec.13814>
- Waples, R.S., Luikart, G., Faulkner, J.R., & Tallmon, D.A. (2013). Simple life-history traits explain key effective population size ratios across diverse taxa. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 280(1768), Article 20131339. <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.1339>
- Willi, Y., Kristensen, T.N., Sgro, C.M., Weeks, A.R., Orsted, M., & Hoffmann, A.A. (2022). Conservation genetics as a management tool: The five best-supported paradigms to assist the management of threatened species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 119(1). <https://doi.org/10.1073/pnas.2105076119>
- Willi, Y., Van Buskirk, J., & Hoffmann, A.A. (2006). Limits to the adaptive potential of small populations. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 37, 433-458. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110145>
- Wittmer, H.U., Sinclair, A.R.E., & McLellan, B.N. (2005). The role of predation in the decline and extirpation of woodland caribou. *Oecologia*, 144(2), 257-267. <https://doi.org/10.1007/s00442-005-0055-y>
- Wright, S. (1931). Evolution in Mendelian populations. *Genetics*, 16, 97-159.

Aanes, R., Saether, B.E., & Oritsland, N.A. (2000). Fluctuations of an introduced population of Svalbard reindeer: the effects of density dependence and climatic variation. *Ecography*, 23(4), 437-443. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0587.2000.230406.x>

Norsk institutt for naturforskning, NINA, er en uavhengig stiftelse som forsker på natur og samspillet natur–samfunn.

NINA ble etablert i 1988. Hovedkontoret er i Trondheim, med avdelingskontorer i Tromsø, Lillehammer, Bergen og Oslo. I tillegg driver NINA Sæterfjellet avlsstasjon for fjellrev på Oppdal, og forskningsstasjonen for vill laksefisk på Ims i Rogaland.

NINAs virksomhet omfatter både forskning og utredning, miljøovervåking, rådgivning og evaluering. NINA har stor bredde i kompetanse og erfaring med både naturvitere og samfunnsvitere i staben. Vi har kunnskap om artene, naturtypene, samfunnets bruk av naturen og sammenhenger med de store drivkreftene i naturen.

ISSN:1504-3312
ISBN: 978-82-426-4969-0

Norsk institutt for naturforskning

NINA Hovedkontor

Postadresse: Postboks 5685 Torgarden, 7485 Trondheim

Besøks-/leveringsadresse: Høgskoleringen 9, 7034 Trondheim

Telefon: 73 80 14 00, Telefaks: 73 80 14 01

E-post: firmapost@nina.no

Organisasjonsnummer 9500 37 687

<http://www.nina.no>



Samarbeid og kunnskap for framtidens miljøløsninger

Vedlegg 1

Genetisk variasjon i villreinbestanden på
Hardangervidda med bruk av
mikrosatellitter og mitokondrie DNA

Knut H. Røed

Bakgrunn

Norge forvalter i dag 25 ulike villreinområder hvorav Hardangervidda villreinområde er definert som en av ti nasjonale villreinområder. For bedre forstå genetiske konsekvenser av vesentlig bestandsreduksjon av rein på Hardangervidda er det vesentlig å vite noe om effektiv bestandsstørrelse, i hvilken grad villrein på Hardangervidda innehar særegen genetisk variasjon, samt grad av genetisk utveksling av rein mellom Hardangervidda og andre villreinområder.

Ulike reinstammer er genetisk karakterisert med bruk av DNA mikrosatellitter og sekvensvariasjon i mitokondrie DNA (mtDNA). Mikrosatellitter er gjerne en rekke av repeterte nukleotider i kjerne-DNA hvor mutasjoner endrer antall repetisjoner. Mange av mikrosatellittene er lokalisert i regioner av arvestoffet som har liten eller ingen betydning for organismens karaktertrekk og er således ikke utsatt for seleksjon. DNA mikrosatellitter ansees derfor som genetiske markører som er egnet for å studere mere generelle prosesser som grad av genetisk variasjon, bestandsoppdelinger og slektskap. Til forskjell fra kjerne-DNA nedarves mitokondrielt DNA (mtDNA) i hovedsak gjennom morslinjer kun avbrutt av nye mutasjoner. Sekvensvariasjon i mtDNA blir ofte brukt som en genetisk markør til å studere systematisk oppdeling og evolusjon av arter, underarter og bestander. Mutasjoner foregår gjerne stegvis og nærstående varianter av samme mtDNA type (haplotype) kan plasseres i mtDNA haplogrupper som ofte har felles opphav.

1. Grad av genetisk diversitet

I pågående prosjekt ved NMBU, Veterinærhøgskolen (avtale 20047013 med Miljødirektoratet), er det analysert genetisk variasjon i villreinstammen på Hardangervidda og i ni andre nasjonale villreinområder samt i en tamreinbestand i Trollheimen og en i Røros traktene (Riast-Hylling). Alle villreinprøvene er tatt i 2018-2019. Som mål på genetisk variasjon er det analysert allelvariasjon i 18 DNA mikrosatellitter og sekvensvariasjon i et 433-basepar langt fragment av kontroll-regionen av mtDNA. Analyser av 18 mikrosatellitt avdekket til sammen 167 ulike mikrosatellitt alleler og 33 mtDNA haplotyper. Variasjonen var gjennomgående høy i både de nasjonale villreinområdene og i tamreinbestandene (Tabell 1). Relativt til andre reinbestander var grad av genetisk variasjon i villreinstammen på Hardangervidda i de øvre sjiktet både for mikrosatellitter og mtDNA.

Tabell 1. Grad av genetisk variasjon i 18 mikrosatellitter og i kontroll regionen av mtDNA hos rein i nasjonale villreinområder og to tamreinbestander. Variasjonen for mikrosatellitter er angitt som effektivt antall alleler (N_{ef}) og forventet heterozygositet (u_{He}) med standard feil i parentes, og for mtDNA som antall forskjellige haplotyper (N_{ha}), nukleotid diversitet (π) og haplotype diversitet (H_d) med standard avvik i parentes. N angir antall individer analysert.

Reinstamme	Mikrosatellitter			MtDNA kontroll regionen			
	N	N_{ef}	u_{He}	N	N_{ha}	π	H_d
Setesdal- Ryfylke	66	4.248 (0.353)	0.744 (0.020)	48	13	0.019 (0.003)	0.847 (0.037)
Setesdal Austhei	35	4.372 (0.451)	0.748 (0.022)	25	8	0.020 (0.003)	0.753 (0.062)
Hardanger- vidda	46	4.290 (0.381)	0.747 (0.020)	29	7	0.014 (0.003)	0.613 (0.085)

Nordfjella	96	4.374 (0.347)	0.752 (0.018)	35	12	0.016 (0.003)	0.832 (0.051)
Snøhetta	76	3.824 (0.217)	0.725 (0.020)	50	5	0.009 (0.002)	0.496 (0.081)
Knutshø	37	3.591 (0.217)	0.715 (0.016)	27	3	0.003 (0.002)	0.135 (0.085)
Sølnkletten	47	3.496 (0.356)	0.675 (0.030)	27	1	0.000 (0.000)	0.000 (0.000)
Rondane	113	3.918 (0.252)	0.728 (0.019)	86	5	0.009 (0.002)	0.256 (0.061)
Forollhogna	33	3.159 (0.196)	0.674 (0.019)	26	6	0.016 (0.003)	0.603 (0.100)
Reinheimen- Breheimen	34	3.197 (0.231)	0.670 (0.023)	27	7	0.020 (0.003)	0.732 (0.058)
Trollheimen (tamrein)	32	3.312 (0.241)	0.683 (0.022)	23	4	0.014 (0.008)	0.498 (0.111)
Riast/Hylling (tamrein)	24	3.356 (0.320)	0.667 (0.035)	14	7	0.016 (0.009)	0.758 (0.116)

Grad av genetisk variasjon var lignende for alle bestandene i Langfjella-regionen (i.e. Setesdal-Austhei, Setesdal Ryfylke, Hardangervidda og Nordfjella). På Hardangervidda ble det registrert 133 ulike mikrosatellitt alleler hvorav kun ett ble funnet bare i denne bestanden (til stede i to dyr). I mtDNA ble det registrert syv haplotyper på Hardangervidda (Tabell 1) hvorav én ble kun registrert på Hardangervidda (i ett dyr). For Langfjella-bestandene sett under ett ble det registrert 20 mikrosatellitt alleler og 16 mtDNA haplotyper som ikke ble registrert i andre bestander. Villreinen på Hardangervidda syntes derfor å være lite preget av særegen genetisk variasjon som ikke også er tilstede i andre villreinstammer i Langfjella-regionen.

2. Genetisk differensiering av nasjonale villreinområder

2.1 Genetisk differensiering i mikrosatellitter

For parvise sammenligninger av genetisk differensiering mellom villreinområdene ble det foretatt F_{ST} -test som måler mengden av den totale genetiske variasjonen som kan forklares av populasjonsstruktur. Testen gir F_{ST} -verdier som uttrykker en genetisk avstand mellom bestander basert på antall av forskjellige alleler. F_{ST} -verdiene kan variere fra 0 (ingen differensiering) og 1 (ingen slektskap mellom individene i gjeldene populasjoner). F_{ST} -verdier statistisk forskjellig fra 0 ble testet med bruk av stokastisk modellering (10000 Markovkjeder).

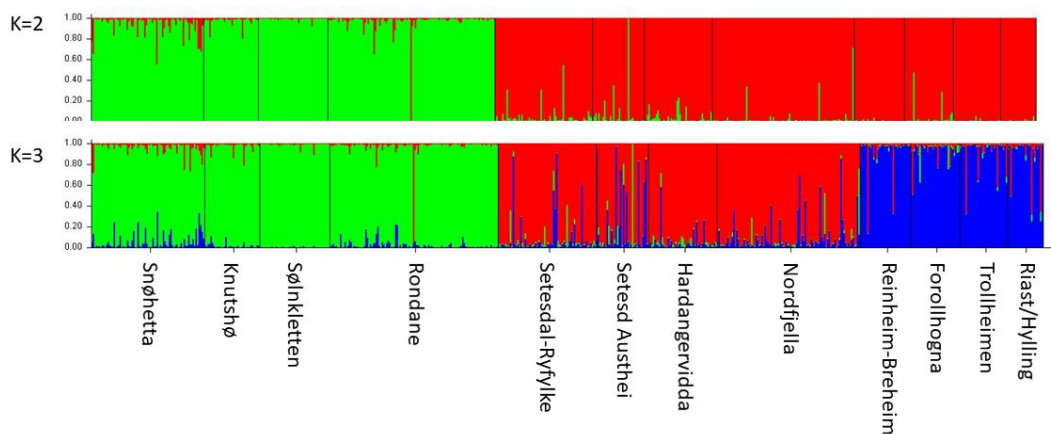
For mikrosatellitter var villreinbestanden på Hardangervidda signifikant forskjellige fra bestander i alle andre nasjonale områder (Tabell 2) med størst forskjell til bestandene i Rondane/Dovre regionen ($F_{ST} = 0.065-0.108$, $P < 0.001$) og minst til bestanden i Setesdal Austhei ($F_{ST} = 0.008$, $P = 0.009$). Differensiering mellom Hardangervidda stammen og de tilgrensende stammene i Langfjella-regionen var gjennomgående liten men statistisk signifikant.

Tabell 2. FST-verdier med signifikansnivå for parvise sammenligninger av genetisk differensiering av nasjonale villreinområder med bruk av 18 mikrosatellitter. Signifikansnivå for verdier forskjellig fra null er angitt som ns = $P > 0.05$, * = $0.001 < P < 0.05$ og ** = $P < 0.001$.

Reinstamme	1	2	3	4	5	6	7	8	9
1-Setesd-Ryf.									
2-Setesd Aust.	0.000 ^{ns}								
3-Hardangerv.	0.011**	0.008*							
4-Nordfjella	0.015**	0.006*	0.011**						
5-Snøhetta	0.070**	0.064**	0.065**	0.077**					
6-Knutshø	0.081**	0.078**	0.082**	0.090**	0.014**				
7-Sølnekletten	0.106**	0.107**	0.108**	0.126**	0.049**	0.044**			
8-Rondane	0.071**	0.067**	0.067**	0.076**	0.026**	0.028**	0.029**		
9-Forollhogna	0.057**	0.040**	0.052**	0.044**	0.101**	0.125**	0.160**	0.100**	
10-Reinheim	0.057**	0.041**	0.056**	0.041**	0.119**	0.139**	0.184**	0.120**	0.032**

2.1.1. Overordnet genetisk struktur av norsk villrein

Mikrosatallitt variasjonen i rein fra både de 10 nasjonale villreinområdene og de to tamreinbestandene ble videre brukt til å undersøke mere overordnet genetisk struktur ved å analysere for slektskap mellom individer i programmet STRUCTURE (Pritchard et al. 2000). Programmet fordeler individene i grupper (delbestander) med størst mulig genetisk slektskap uten kjennskap til hvor de enkelte individene kommer fra. Denne slektskapsanalysen ga en oppdeling av individene i opptil tre delbestander (K=3) hvorav en todeling (K=2) representerte genetisk hovedstruktur med mest markant oppdeling. Hovedstrukturen bestod i all hovedsak av rein fra Rondane/Dovre regionen på den ene siden og all annen rein, både vill og tam, på den andre siden (Figur 1). Ved inndeling i tre delbestander (K=3) ble individene i sistnevnte delbestand hovedsakelig separert i bestandene i Langfjella versus bestandene i Reinheimen-Breheimen, Forollhogna pluss tamrein (Figur 1). Villreinen i både Reinheimen-Breheimen og Forollhogna er antatt å ha en opprinnelse fra tamrein. Den tredelte genetiske strukturen illustrerer inndeling av de nasjonale villreinområdene i tre genetisk enheter hvorav én er representert av villrein i Rondane/Dovre regionen, én av villreinrein i Langfjella regionen inkludert Hardangervidda, og én av villrein med tamrein opprinnelse.



Figur 1. Grad av slektskap til to og tre genetiske delbestander (K=2, K=3) hos individuell rein fra 10 nasjonale villreinområder og fra tamreinbestandene Trollheimen og Riast-Hylling.

2.2 Genetisk differensiering i mtDNA

Utbredelsen av mtDNA haplotypene viste i hovedsak en to-delt genetisk struktur med villrein i Rondane-Dovre regionen markant forskjellige fra andre villreinområder (Tabell 3). Villreinen på Hardangervidda var signifikant forskjellige kun fra villreinstammene i Rondane/Dovre regionen.

Tabell 3. F_{ST}-verdier med signifikansnivå for parvise sammenligninger av genetisk differensiering av nasjonale villreinområder i mtDNA kontroll regionen. Signifikansnivå for F_{ST}-verdier verdier forskjellig fra null er angitt som ns = P > 0.05, * = 0.001 < P < 0.05 og ** = P < 0.001.

Reinstamme	1	2	3	4	5	6	7	8	9
1-Setesd-Ryf.									
2-Setesd Aust.	0.051*								
3-Hardangerv.	0.020 ^{ns}	0.050 ^{ns}							
4-Nordfjella	0.000 ^{ns}	0.032 ^{ns}	0.000 ^{ns}						
5-Snøhetta	0.455**	0.450**	0.540**	0.467**					
6-Knutshø	0.474**	0.487**	0.567**	0.489**	0.000 ^{ns}				
7-Sølnekletten	0.580**	0.617**	0.681**	0.604**	0.088*	0.077 ^{ns}			
8-Rondane	0.580**	0.597**	0.669**	0.602**	0.008 ^{ns}	0.000 ^{ns}	0.035 ^{ns}		
9-Forollhogna	0.061*	0.092 ^{ns}	0.000 ^{ns}	0.018 ^{ns}	0.587**	0.622**	0.736**	0.709**	
10-Reinheim	0.029 ^{ns}	0.025 ^{ns}	0.000 ^{ns}	0.000 ^{ns}	0.510**	0.537**	0.655**	0.646**	0.000 ^{ns}

2.2.1 Utbredelse av mtDNA haplogrupper

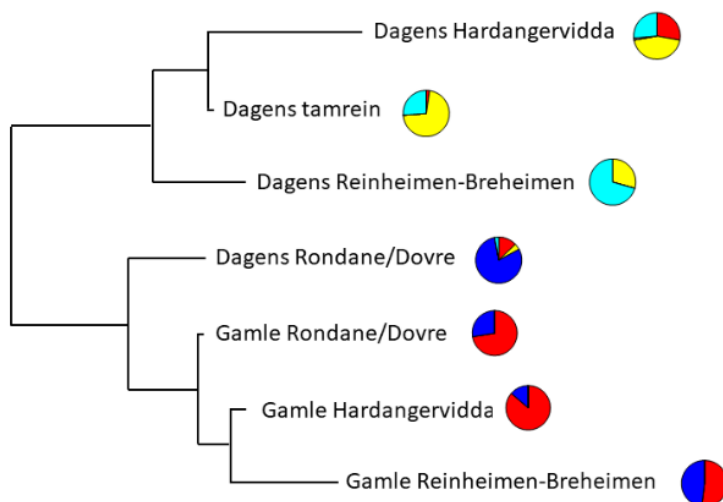
Programmet BEAST v1.8.0. (Drummond et al 2012) ble benyttet for å analysere fylogenetiske forholdet mellom de ulike haplotypene. De ulike haplotypene ble funnet å tilhøre haplogruppene **I**, **Ia**, **Ib** og **II**. Utbredelsen av disse i bestander av vill- og tamrein er angitt i Tabell 4. Av denne går det fram at den markante mtDNA differensieringen når stammene i Rondane/Dovre ble sammenlignet med andre villreinstammer i hovedsak skyldes en klar dominans av haplotyper tilhørende haplogruppe **Ia** i reinstammene i Rondane/Dovre, mens haplotyper tilhørende haplogruppe **II** og **Ib** dominerte i alle andre stammer inkludert på Hardangervidda. Denne differensieringen i MtDNA er i overensstemmelse med den to-delte hovedstrukturen i norske villreinstammer med bruk av mikrosatellittene (K=2, Figur 1).

Tabell 4. Andel av mtDNA haplotyper fordelt til mtDNA haplogrupper hos rein i nasjonale villreinområder og i tamreinbestandene Trollheimen og Riast-Hylling. N angir antall rein analysert.

Reinstamme	N	MtDNA haplogruppe			
		I	Ia	Ib	II
Setesdal-Ryfylke	48	0.35	0.00	0.23	0.42
Setesdal Austhei	25	0.12	0.04	0.48	0.36
Hardangervidda	29	0.13	0.00	0.28	0.59
Nordfjella	35	0.23	0.03	0.26	0.49
Snøhetta	50	0.10	0.78	0.08	0.04
Knutshø	27	0.11	0.85	0.00	0.04
Sølnekletten	27	0.00	1.00	0.00	0.00
Rondane	86	0.05	0.87	0.06	0.02
Forollhogna	26	0.00	0.04	0.31	0.65
Reinheimen-Breheimen	27	0.15	0.00	0.33	0.63
Trollheimen	23	0.00	0.00	0.30	0.70
Riast/Hylling	14	0.07	0.00	0.21	0.50

3. Genetisk variasjon i et historisk perspektiv

DNA analyser av arkeologisk rein-materiale kan si noe om genetisk variasjon i reinbestander tilbake i tid. MtDNA er analysert på et ca. 1000 år gammelt reinmateriale fra Sumtangen på Hardangervidda, fra Slådalen innenfor dagens Reinheimen-Breheimen villreinområde, og fra Tøftom og Vesle Hjerkin innenfor henholdsvis dagens Rondane og Snøhetta villreinområde (Røed et al 2014). En sammenligning av sekvensvariasjonen i et 190 bp mtDNA fragment med variasjonen i dagens bestander viser at rein på Hardangervidda har gått gjennom vesentlig genetiske endringer. MtDNA haplotyper tilhørende haplogruppe **II**, som dominerer både dagens tamrein og villrein på Hardangervidda, fantes ikke i det gamle materiale fra Hardangervidda (Figur 2). Endringene i arvmassen tyder derfor på at dagens genetiske sammensetning av rein på Hardangervidda er preget av at det har foregått en vesentlig innblanding av rein med mtDNA haplotype tilhørende haplogruppe **II** inn i den opprinnelige stedegne villreinstammen. Dette er antatt å være forårsaket av innblanding fra tamrein. En redusert villreinstamme siste halvdel av 1700 tallet medvirket til oppstart av tamreindrift på Hardangervidda på slutten av 1700 tallet da tamrein ble kjøpt i Rørostraktene og fraktet til Ulvik. Etter dette har grad av tamreindrift variert betydelig i hele Langfjella regionen med toppår i begynnelsen av forrige århundre hvor 12 700 tamrein var registrert bare på Hardangervidda. Tamreindriften opphørte på Hardangervidda i 1979, men tydelig genetiske spor etter denne virksomheten finner vi igjen i dagens villreinbestand.



Figur 2. Populasjons-dendrogram basert på genetisk avstand i mtDNA mellom villreinstammer i dag og for ca. 1000 år siden. Kakediagrammene angir andel av haplotyper tilhørende ulike mtDNA haplogrupper hvor gul angir haplogruppe **II**, blå haplogruppe **Ia**, turkis haplogruppe **Ib** og rød haplogruppe **I**. Modifisert figur fra Røed et al (2014).

Studiet til Røed et al (2014) viste at bestanden på Hardangervidda allerede i tidlig middelalder var genetisk forskjellige fra bestandene i Rondane/Dovre/Ottadalen (Figur 6). Denne forskjellen kan skyldes at forfedrene til Hardangervidda og Rondane/Dovre/Ottadalen reinen har ulik opprinnelse med forskjellige koloniseringsruter inn til Norge etter siste istid. Det kan imidlertid ikke utelukkes en felles opprinnelse og at den genetiske forskjellen har oppstått på grunn av økt isolasjon mellom disse områdene i varmeperioden etter siste istid. Grad av genetisk variasjon var tydelig redusert i den gamle Hardangervidda bestanden noe som kan tyde på at denne har vært gjennom en betydelig bestandsreduksjon med påfølgende

tap av genetisk variasjon. Innblanding av tamrein på Hardangervidda det siste århundret har bidratt til en betydelig økt grad av genetisk variasjon i denne villreinstammen.

4. Migrasjon og genetisk utveksling til og fra Hardangervidda

4.1 Pågående inn- og ut-vandring.

For å teste for pågående inn og utvandring av rein på Hardangervidda er det testet for førstegenerasjons innvandrere mellom villreinstammene i Langfjella regionen. Mikrosatellitt genotypene i rein fra Langfjella-regionen er testet i dataprogrammet GeneClass2 (Piry et al 2004) med bruk av Monte-Carlo re-sampling algoritme (Paetkau et al 2004). Programmet gir sannsynlighet for individuelle genotyper å tilhøre bestanden hvor prøven ble tatt relativt til sannsynlighet å tilhøre alle alternative referansebestander. Av 343 rein fra Hardangervidda, Setesdal-Ryfylke, Setesdal Austhei og Nordfjella identifiserte programmet 3 individer som førstegenerasjons innvandrere. 2 individer i Setesdal-Ryfylke var innvandrere fra hhv. Setesdal Austhei og Hardangervidda og ett individ på Hardangervidda var innvandrer fra Setesdal-Austhei. Pågående inn- og ut-vandring av rein mellom stammene i Langfjella regionen syntes derfor primært å være innenfor Hardangervidda-Setesdal regionen.

4.2 Migrasjon over flere generasjoner

Tidligere migrasjon mellom Langfjella bestandene er testet med bruk av programmet BayesAss 3.0.4 som bregner størrelse og retning for migrasjon over flere generasjoner med bruk av Bayesisk analyser basert på Markov kjedet Mont-Carlo analyser av slektskap mellom individer (Wilson and Rannala 2003). Analysen gir ingen antydning om noen vesentlig gen-transport fra Hardangervidda til de andre bestandene. Derimot peker analysen i retning av at det har foregått en betydelig gen transport i historisk tid fra Nordfjella bestanden til de tre andre Langfjella-bestandene (Tabell 5). Nærmere 30% av genmateriale på både Hardangervidda og i Setesdal-Ryfylke og Setesdal Austhei kan spores tilbake til Nordfjella. Tidligere innblanding av tamrein inn i villreinstammene i Langfjella-regionen kan være en medvirkende forklaring for dette. Tamreindrift i Nordfjella har gjennom historien vært til dels omfattende. Den siste tamreindriften i Langfjella var Østre Hol tamreinlag som drev tamreindrift innenfor det som i dag er Nordfjella villreinområde. Store problemer med å holde tamrein adskilt fra villrein medførte til avvikling av Østre-Hol tamreinlag i 1982 (villrein.no).

Tabell 5. Estimert for tidligere gen flyt gjennom siste generasjoner mellom villreinstammer i Langfjella regionen. Understreket verdier angir andel individer med opprinnelse fra kildepopulasjonen. Migrasjonshastighet > 0.05 er angitt som uthevede verdier. Standard avvik er gitt i parentes.

Gen flyt til	Gen flyt fra			
	Setesdal-Ryfylke	Setesdal Austhei	Hardangervidda	Nordfjella
Setesdal-Ryfylke	<u>0.709</u> (0.025)	0.001 (0.005)	0.007 (0.007)	0.279 (0.027)
Setesdal Austhei	0.060 (0.028)	<u>0.677</u> (0.009)	0.009 (0.008)	0.255 (0.030)
Hardangervidda	0.026 (0.014)	0.007 (0.007)	<u>0.675</u> (0.008)	0.292 (0.017)
Nordfjella	0.005 (0.005)	0.004 (0.004)	0.005 (0.005)	<u>0.987</u> <u>(0.007)</u>

5. Effektiv bestandsstørrelse basert på mikrosatellitt variasjon.

5.1. Effektiv bestandsstørrelse basert på koblingsulikevekt i mikrosatellitter

Endring av den genetiske variasjonen over tid i en isolert bestand er primært knyttet til den effektive bestandsstørrelsen (N_e) som er et mål for antall dyr som bidrar til reproduksjonen. Foruten den totale bestandsstørrelsen (N_{tot}) er N_e påvirket av faktorer som kjønns-sammensetning og skjevhet i reproduksjonssuksess. Der er derfor viktig å vite noe om både N_{tot} , N_e og forholdet mellom disse (N_e/N_{tot}).

N_e kan beregnes på ett prøvemateriale på et gitt tidspunkt basert på grad av avvik fra fri rekombinasjon av alleler fra ulike mikrosatellitter (koblingsulikevekt). Det er her brukt programmet NeEstimator v2.1 (Do et al 2014) for estimering av N_e basert på koblingsulikevekt under en modell med tilfeldig parring og hvor det korrigeres for tilfeldig variasjon. Programmet gir 95% konfidensintervall (CI) for estimert N_e basert på antall uavhengig sammenligninger. Alleler med svært lav frekvens, og særlig i kombinasjon med relativt lavt prøvemateriale, er kjent å øke usikkerheten i estimatene. Dette kan det korrigeres for ved å sette ulike verdier for kritisk allel-frekvens som brukes i beregningene. Økt kritisk verdi vil kunne redusere feil-estimering men også redusere presisjonen på estimatene. Waples and Do (2010) har v.h.a. modelleringer testet validiteten av estimert N_e med varierende prøvemateriale og kritisk verdi for allel-frekvens ved ulike verdier for N_e og vist at relativt presise estimater for N_e kan oppnås for relativt små bestander ($N_e < 200$) ved bruk av 10-20 mikrosatellitter analysert i 50 individer. For prøvemateriale ≥ 25 individer anbefales det brukt 0.02 for kritisk verdi for allel-frekvens. For prøvemateriale ≥ 100 individer bør også verdien 0.01 vurderes. For populasjoner med relativt store N_e ($N_e \sim 1000$) vil presisjonen på estimatet av N_e kunne være lav, men at nedre verdi for konfidensintervall vil fortsatt kunne være informativt (Waples and Do, 2010).

Analyser av 18 mikrosatellitter i 46 dyr på Hardangervidda viste ingen signifikant avvik fra Hardy-Weinberg likevekt (HWE) etter Bonferroni korreksjon med bruk av 18 variabler. Estimert effektiv bestandsstørrelse på Hardangervidda ga gjennomgående høye verdier med vide konfidensintervaller (Tabell 6). Ved kritisk verdi for allel-frekvens på 0.02 ble N_e estimert til uendelig med nedre konfidensintervall på 675. For kritisk verdi på 0.01 ble N_e estimert til 4291 med nedre konfidensintervall på 359. Vinterstammen på Hardangervidda i innsamlingsperioden er anslått til 6800 dyr. Sjøl om vinterstammen på Hardangervidda i årene før innsamlings-perioden var betydelig større enn i 2019, virker et estimat for N_e på flere tusen dyr å være høyt. Til sammenligning ble det for Setesdal-Ryfylke, som hadde en vinterstamme i 2019 på 3300 dyr, estimert $N_e = 464$ (CI: 316- ∞) ved 0.02 som kritisk verdi for allel frekvens (Tabell 6). For denne bestanden vil forholdet mellom estimert effektiv og total bestandsstørrelse (N_e/N_{tot}) være 0.14. Tilsvarende estimater for Setesdal Austhei gir $N_e/N_{tot} = 0.17$. Med antagelse om lignende verdi for N_e/N_{tot} på Hardangervidda med en vinterstamme på 6800 dyr, vil N_e på Hardangervidda være i størrelsesorden rundt 950-1150 dyr.

Tabell 6. Estimert verdi for effektiv bestandsstørrelse (N_e) for villreinstammer i Langfjella regionen med bruk av koblingsulikevekt i 18 microsatellitter på et prøvemateriale tatt i 2019 og med bruk av genetisk endring over tid i 9 microsatellitter. Konfidens-intervall for estimater er gitt i parentes. N_{tot} angir antatt bestandsstørrelse i 2019 og N_{ind} antall dyr brukt i analysen.

Metode	Bestand	N_{tot}	N_{ind}	Kritisk verdi for allel-frekvens			
				0.050	0.020	0.010	0.000
Koblings- ulikevekt	Hardanger- vidda	6800	46	∞ (566- ∞)	∞ (627- ∞)	4921 (359- ∞)	4921 (359- ∞)
	Setesdal- Ryfylke	3300	66	506 (227- ∞)	464 (246-2752)	730 (317- ∞)	841 (344- ∞)
	Setesdal	950	35	120 (72-296)	161 (95-457)	128 (83-262)	128 (83-262)
	Austhei						
	Langfjella	11000	147	587 (357-1470)	899 (516-3010)	993 (576-3193)	538 (388-854)
	uten Nordfjella						
Endring over tid	Hardanger- vidda		29	355 (56- ∞)	474 (80- ∞)	667 (88- ∞)	667 (88- ∞)

Urealistiske eller uendelige verdier for estimert N_e tolkes som at analysene registrer mindre koblingsulikevekt enn hva som settes som tilfeldig variasjon. Alternativt kan unaturlige høye estimater for N_e reflektere migrasjon mellom svakt differensierte bestander som gjør at estimert N_e reflektere N_e mer for metapopulasjonen enn for lokal N_e (Waples and Do 2010). Pågående migrasjon innen Langfjella-regionen syntes primært å foregå innenfor Hardangervidda-Setesdal regionen (se kap. 4.1). For sammenslått bestand i denne regionen (Hardangervidda, Setesdal-Ryfylke og Setesdal Austhei) ble det estimert $N_e = 993$ (CI: 576-3193) (Tabell 6). Med en anslått vinterstamme i denne regionen i 2019 på ca. 11 000 dyr, gir dette en verdi for $N_e/N_{tot} \approx 0.09$. Med bruk av denne verdien på Hardangervidda med en vinterstamme på 6800 dyr i 2019, vil N_e være i størrelsesorden rundt 600 dyr.

5.2. Effektiv bestandsstørrelse basert på endring av genetisk variasjon over tid

Endring av genetisk variasjon i en populasjon over kortere tidsperioder skyldes hovedsakelig enten genetisk drift eller innvandring av individer fra andre populasjoner. For isolerte populasjoner er den genetiske driften direkte korrelert til effektiv bestandsstørrelse (N_e). Genetisk variasjon i de nasjonale villreinområdene med bruk av mikrosatellitter er tidligere gjort og oppsummert i Kvie et al. 2019. For Hardangervidda villreinområde ble det i dette studie rapportert om genetisk variasjon i 12 mikrosatellitter på et materiale bestående av 29 dyr innsamlet i perioden 2008-2011. For å teste for mulig genetisk endring over tid er de originale genotype-verdiene fra dette studiet sammenlignet med verdiene målt på materialet tatt i 2019. En slik sammenligning begrenser seg til bruk av kun ni mikrosatellitter som er analysert på begge materialene. Tidsintervallene som det her måles over uttrykkes som generasjons-intervaller som er satt til 3 generasjoner. Det er brukt programmet NeEstimator v2.1 for estimering av N_e basert på genetisk endring over tid med algoritmen til Nei og

Tajima (1981) under en modell med tilfeldig parring og hvor det korrigeres for tilfeldig variasjon. Effektiv bestandsstørrelse på Hardangervidda basert på genetisk endring over tid ble estimert til 474 og 667 for kritisk verdi for allel-frekvens på hhv 0.02 og 0.01 (Tabell 6). Det bør påpekes at det relativt lave antall mikrosatellitter brukt i denne analysen, pluss mulige feilkilder knyttet til bruk av sammenslåtte datasett fra ulike studier, gjør at beregningen av effektiv bestandsstørrelse på Hardangervidda basert på genetisk endring over tid innehar betydelige usikkerheter.

Vedlegg 2

Effektiv bestandsstørrelse for reinbestanden på Hardangervidda

Thomas Kvalnes og Bernt-Erik Sæther

Senter for biodiversitetsdynamikk (CBD), Institutt for biologi, Norges teknisk-naturvitenskaplige universitet (NTNU), 7491 Trondheim, Norge. E-post: thomas.kvalnes@ntnu.no

Bakgrunn

En viktig konsekvens av å høste en bestand er at dette endrer den genetiske dynamikken i bestanden (se f.eks. Ryman et al. 1981, Waples 2005, Kuparinen og Merilä 2007, Allendorf et al. 2008, Kuparinen et al. 2016). En viktig egenskap for å beskrive slike endringer er den effektive bestandsstørrelsen N_e , som bestemmer hvor stor den genetiske driften er. Denne ble definert tilbake til Wright (1931) som størrelsen på en bestand som har den samme genetiske driften som en ideal bestand av konstant størrelse over tid og som reproducerer med en tilfeldig parring med ikke overlappende generasjoner og Poisson-fordeling av familiestørrelser. Dette er derfor et grunnleggende begrep i bevaringsgenetikken (Soule 1980, Franklin 1980) og er inngår som en viktig variabel i forvaltningsstrategier for å sikre genetisk levedyktighet av spesielt truede og sårbare arter over hele verden (Frankham et al. 2010). I en naturlig bestand av størrelse N er vanligvis $P = \frac{N_e}{N} < 1$ (Nunney 1993, Nunney og Elam 1994, Frankham 1995).

Definisjon av den effektive bestandsstørrelsen

Den effektive bestandsstørrelsen ved et gitt tidspunkt er bestemt av de demografiske egenskapene til bestanden, slik som reproduksjonsraten og sjansen for at et individ overlever. Et mål for den effektive bestandsstørrelsen per generasjon i en aldersstrukturert bestand ble gitt av Engen et al. (2005a)

$$N_e = \frac{N}{\sigma_{dg}^2 T}, \quad (1)$$

der σ_{dg}^2 er den demografiske variansen som skyldes tilfeldig variasjon mellom individer i deres evne til å reproducere og overleve (Lande et al. 2003), med en subskript g for å indikere at den inneholder en genetisk komponent som følge av Mendelsk nedarving i diploide arter og T er gjennomsnittlig generasjonstid. Dette innebærer at N_e kan estimeres ut fra demografiske data.

Målsetting

Her vil vi estimere den effektive bestandsstørrelsen til villreinbestanden på Hardangervidda i Sør-Norge og konsekvensene av ulike høstingsstrategier for endring i det genetiske mangfoldet i bestanden (se også Sæther et al. 2009 for en tilsvarende tilnærming). Først tilpasser vi en bestandsmodell for bestanden med utgangspunkt i de estimerte vitale ratene som Mysterud et al. (2020) har beregnet for denne bestanden. Denne bruker vi så til å beregne den effektive bestandsstørrelsen til bestanden N_e , gitt den høstingsstrategien som har vært gjennomført i perioden 2005-2018 og med høstingsratene fra 2021. Videre beregner vi konsekvensene av ulike alternative høstingsstrategier for den effektive bestandsstørrelsen. Alternativene vi inkluderer er variasjon i (1) andelen av voksne bukker (2.5 år eller eldre) som høstes, (2) andelen av voksne bukker og simler som høstes, (3) høstingsraten av kalv og (4) de gjennomsnittlige proporsjonale høstningsratene (Lande et al. 1995) i perioden 2005-2018. Til slutt kjører vi simuleringer av bestandsstørrelse og frekvensen av et allel i bestanden 100 år framover i tid, hvor vi undersøker hvordan tapet av genetisk mangfold påvirkes av å redusere bestandsstørrelsen og tiden som bestanden holdes ved en redusert størrelse.

Metode

Studiesystem og innsamling av data

Studiet er utført med utgangspunkt i villreinbestanden på Hardangervidda i Sør-Norge (60°09'55" N, 07°27'58" Ø). Reinen har et polygamtt parringssystem der reproduksjonen er begrenset av antallet simler som er tilgjengelig for parring. Simler kan føde en kalv hvert år og blir generelt kjønnsmoden fra 1.5 års alder. Det er sterk konkurranse mellom bukkene om tilgangen til parringer. Kalvingstiden for simlene bestanden er i mai (unntaksvis i juni) og det gjennomføres jakt hvert år sent på sommeren/ starten av høsten (august-september) like før brunsten. Vi antar at jegerne ikke generelt skiller mellom simle- og bukkekalver og har vanskelig for å kjønnsbestemme ungdyr (1.5 år) før dyret er felt.

Bestandsovervåkingen skjer ved at det gjennomføres fire kartlegginger av bestandsstørrelse og struktur gjennom året. For det første gjennomføres det flytelling om vinteren som gir et estimat av minimumet for bestandsstørrelse. For det andre utføres flytelling av flokker med simler, kalver og ungdyr (1.5 år gamle) for å bestemme strukturen i bestanden som er gitt av forholdet mellom antall nye kalver, og ungdyr og simler (som vanskelig lar seg skille mellom fra luften). For det tredje samles det data over antall kalver, ungdyr og voksne av hvert kjønn som felles under jakten. Til slutt utføres strukturtelling under brunsten etter jakten for å kartlegge alders- og kjønns sammensetningen til bestanden. Samlet gjør dette materialet oss i stand til å estimere den årlige bestandsstørrelsen og alders- og kjønns sammensetningen rett før jakten begynner (se vedlegg A) ved hjelp av integrert bestandsmodellering (Kéry og Schaub 2012, detaljene for beregningene er gitt i Nilsen og Sand 2018 og Myrsetrud et al. 2020).

Bestandsmodell

Villreinbestanden modelleres med en tokjønns matrisebestandsmodell, hvor vi teller opp bestanden rett før høstingen («post-breeding census» i Caswell 2001). Simler (f) og bukker (m) klassifiseres som kalver, ungdyr og voksne, slik at en får en bestandsvektor $\mathbf{N} = (n_{f,0}, n_{f,1}, n_{f,2}, n_{m,0}, n_{m,1}, n_{m,2})^T$ før høsting, der T betyr en transponert matrise. De årlige høstningsratene er gitt ved vektoren $\mathbf{h} = (h_{f,0}, h_{f,1}, h_{f,2}, h_{m,0}, h_{m,1}, h_{m,2})^T$. Bestanden neste år kan da beregnes ved \mathbf{AN} , der projeksjonsmatrisen er gitt ved $\mathbf{A} = ((\mathbf{1}-\mathbf{h})\mathbf{1}^T) \circ \mathbf{A}^*$. Her indikerer \circ Hadamard-produktet, $\mathbf{1}$ er en kolonnevektor med 1'ere og $\mathbf{A} = \mathbf{A}^*$ når alle h 'er er null (ingen høsting). Den forventede projeksjonsmatrisen uten høsting ($\mathbf{EA}^* = \mathbf{a}^*$) kan da defineres som

$$\mathbf{a}^* = \begin{bmatrix} 0 & \frac{1}{2}qb_{f,1} & \frac{1}{2}qb_{f,2} & 0 & \frac{1}{2}qb_{m,1} & \frac{1}{2}qb_{m,2} \\ s_{f,0} & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & s_{f,1} & s_{f,2} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & \frac{1}{2}(1-q)b_{f,1} & \frac{1}{2}(1-q)b_{f,2} & 0 & \frac{1}{2}(1-q)b_{m,1} & \frac{1}{2}(1-q)b_{m,2} \\ 0 & 0 & 0 & s_{m,0} & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & s_{m,1} & s_{m,2} \end{bmatrix},$$

der $s_{f,i}$ og $s_{m,i}$ er de forventede overlevelsesratene for aldersklasse $i = (0, 1, 2)$, $b_{f,i}$ og $b_{m,i}$ er de forventede fekunditetene til aldersklasse i , q er det primære kjønnsforholdet (andelen simler ved fødsel) og multiplikasjonen av fekunditetene på $\frac{1}{2}$ er gjort for å ta hensyn til kjønnet reproduksjon (Engen et al. 2005a).

Den forventede fekunditeten til simler for hver aldersklasse er gitt ved produktet av den forventede overlevelsen og fertiliteten til simlene, $b_{f,i} = s_{f,i}f_i$, der fertiliteten (f_i) til simlene inkluderer sommeroverlevelsen til kalven fra kalving til opptelling rett før høsting. For bukkene kan den

forventede fekunditeten gis ved $b_{m,i} = s_{m,i}m_i$, der m_i er den forventede parringssuksessen til en bukk i aldersklasse i . Bukkenes fekunditet er begrenset av tilgangen på simler siden begge kjønn produserer det samme antall kalver årlig, men vi antar at andelen bukk i bestanden ikke begrenser simlenes reproduksjon (vedlegg B). Dermed har simle- og bukkesegmentet av bestanden samme vekstrate (λ), som kan beregnes ved å løse den klassiske Euler-Lotka likningen (Chalesworth 1994) for den hunnlige bestanden $q \sum_{i=0}^{\infty} l_{f,i} b_{f,i} \lambda^{-i-1} = 1$, der $l_{f,i} = \prod_{j=0}^{i-1} s_{f,j}$ er overlevelsessannsynligheten til simler fra fødsel til alder i og $l_{f,0} = 1$. For en gitt parringssuksess m_i kan da bukkenes fekunditet $b_{m,i}$ skaleres ved å løse $c(1-q) \sum_{i=0}^{\infty} l_{m,i} b_{m,i} \lambda^{-i-1} = 1$, for konstanten c , der λ er beregnet for simlesegmentet av bestanden. De skalerte fekunditetene til bukkene ($b_{m,i}$) vil da være proporsjonale til parringssuksessen.

Beregning av effektiv bestandsstørrelse

Den forventede projeksjonsmatrisen $\mathbf{EA} = \mathbf{a}$ har dominant egenverdi λ , samt høyre og venstre egenvektor \mathbf{u} og \mathbf{v} definert ved $\mathbf{a}\mathbf{u} = \lambda\mathbf{u}$ og $\mathbf{v}^T\mathbf{a} = \lambda\mathbf{v}$. λ er den multiplikative vekstraten til bestanden i gjennomsnittsmiljøet. Dersom egenvektorene er skalert slik at $\sum u_i = 1$ og $\mathbf{v}^T\mathbf{u} = 1$, gir \mathbf{u} den stabile alders- og kjønnsstrukturen til bestanden og \mathbf{v} de reproduktive verdiene til hver alders- og kjønnsklasse (Engen et al. 2009). Egenvektorene til den hunnlige eller hannlige projeksjonsmatrisen kan beregnes på tilsvarende måte fra den øvre venstre eller nedre høyre undermatrisen dersom en eliminerer faktoren på $\frac{1}{2}$ i fekunditetene.

Den gjennomsnittlige generasjonstiden er estimert fra generasjonstidene til simlene og bukkene $T = (T_f + T_m)/2$. Dersom det forventede kjønnsforholdet (q) antas å være konstant kan disse beregnes ved $T_f = q \sum_{i=0}^k (i+1) l_{f,i} b_{f,i} \lambda^{-i-1}$ og $T_m = (1-q) \sum_{i=0}^k (i+1) l_{m,i} b_{m,i} \lambda^{-i-1}$, der k er en øvre grense for den maksimale alderen. Den demografiske variansen med en subskript g for å indikere at den inneholder en genetisk komponent som følge av Mendelsk nedarving i diploide arter kan estimeres fra gjennomsnittene og variansene til de vitale ratene ved (Engen et al. 2005a)

$$\sigma_{dg}^2 \approx \sum_{i=0}^5 \frac{\lambda^{-2}}{u_i} \sum_{ij} \frac{\partial \lambda}{\partial a_{i,l}} \frac{\partial \lambda}{\partial a_{j,l}} \text{Cov}(A_{i,l}, A_{j,l}) Z_l,$$

der i og j går fra 0 til 5, u_i er element i i den stabile alders- og kjønnsstrukturen (\mathbf{u}) til bestanden, Z_l er satt lik antallet individer n_l i alders- og kjønnsklasse $l = (0, 1, 2, 3, 4, 5)$ og $\partial \lambda / \partial a_{i,l} = v_i u_l$. Engen et al. (2005) har vist at denne tilnærmingen generelt er nøyaktig og gir detaljene for å beregne (ko)variensene i uttrykket for σ_{dg}^2 (se også Engen et al. 2010). Vi antar at det ikke er noen kovarians mellom overlevelse og fekunditet i simler eller bukker. For en bestand med størrelse (N) er nå den effektive bestandsstørrelsen gitt ved likning 1.

Beregning av demografisk varians og miljøvariens

Den årlige totale reproduktive verdien til en bestand er gitt ved $V_t = \mathbf{v}^T \mathbf{n}_t$ (Engen et al. 2009). Når alders- og kjønnsstrukturen til bestanden er lik den stabile aldersstrukturen \mathbf{u} vil $V_t = N_t$. Fluktusjoner i aldersstrukturen mellom år skaper midlertidige fluktusjoner i N_t rundt den forventede deterministiske veksten. Den totale reproduktive verdien viser ikke disse midlertidige fluktusjonene (Engen et al. 2009). Sekvensen av differanser gitt ved $\ln V_{t+1} - \ln V_t$ har varians gitt ved $\sigma_e^2 + \sigma_d^2/N$, der σ_e^2 er miljøvariens og σ_d^2 er den demografiske variansen uten den genetiske komponenten. Den demografiske variansen til den hunnlige bestanden (σ_{df}^2) kan beregnes ved metoden gitt i Engen et al. (2005b) og den totale demografiske variansen er da gitt ved $\sigma_d^2 = \sigma_{df}^2/q$ (Engen et al. 2005a, 2007). Årlige estimater for miljøvariens kan så regnes ut ved å trekke fra den demografiske variansen i variansen til $\ln V_{t+1} - \ln V_t$ og beregne σ_e^2 som gjennomsnittet av de årlige estimatene.

Parameterestimater

Bestandsmodellen ble satt opp med parameterverdiene i Tabell 1, estimert av Mysterud et al. (2020) for reinbestanden på Hardangervidda. Mysterud et al. (2020) tilpasset en Bayesiansk hierarkisk bestandsmodell og estimerte gjennomsnittlig fertilitet for simlene (η), sommeroverlevelsen til kalvene fra kalving til opptelling (ϕ_1) og overlevelsen gjennom vinteren til neste år (ϕ_2 , ekskludert jaktmortalitet). Det er antatt at kjønnsforholdet (q) ved fødsel er lik 0.5, at det ikke er noen forskjell i fertilitet mellom ungdyr og voksne simler, og at overlevelsen fra ett år til det neste er lik for alle alders- og kjønnsklasser. Overlevelse og fertilitet ble modellert ved Binomialregresjoner (Mysterud et al. 2020), der 1 er overlevelse eller suksessfull produksjon av en kalv. Dermed kan variansene til parameterne estimeres ved $\sigma_2 = \mu(1 - \mu)$, der μ er den estimerte gjennomsnittlige overlevelsen eller fertiliteten.

Tabell 1: Estimerte gjennomsnitt (μ), standardfeil (SE) og varianser (σ^2) for fertiliteten til simler (η), sommeroverlevelse til kalv (ϕ_1) og overlevelsen gjennom vinteren til neste år (ϕ_2 , ekskludert jaktmortalitet) for reinbestanden på Hardangervidda. Variansene er estimert ved $\mu(1 - \mu)$, der μ er gjennomsnittet. Gjennomsnitt og standardfeil er hentet fra Tabell S2 i Mysterud et al. (2020).

Parameter	Estimat	
	μ (SE)	σ^2
Fertilitet for simple (η)	0.649 (0.027)	0.228
Sommeroverlevelse kalv (ϕ_1)	0.942 (0.032)	0.055
Vinteroverlevelse (ϕ_2)	0.934 (0.003)	0.062

De vitale ratene i projeksjonsmatrisen (**a**) inkludert jaktmortalitet estimeres fra parameterne i Tabell 1 ved $b_{f,i} = (1 - h_{f,i})\phi_2\eta\phi_1$, $s_{f,i} = (1 - h_{f,i})\phi_2$ og $s_{m,i} = (1 - h_{m,i})\phi_2$. Dette innebærer at høsting reduserer de estimerte overlevelsene og simlenes fekunditeter. Bukkenes fekunditeter $b_{m,i}$ 'ene er estimert ved høstingsraten ($h_{m,i}$), overlevelsen (ϕ_2) og parringssuksessen (m_i) til hver aldersklasse. Dersom overlevelsen (inkludert jakt) til simlene og bukkene er identiske og det ikke er noen forskjell i parringssuksess mellom ungdyr og voksne bukker får vi at $b_{m,i} = b_{f,i}$. Den sterke konkurransen mellom bukker kan imidlertid generelt begrense tilgangen på simler for unge bukker og vi har satt parringssuksessen til unge bukker til halvparten av de voksne bukkenes parringssuksess, slik at $\mathbf{m} = (0, 0.5, 1)$.

Variansene i simlenes fekunditet kan estimeres ved $\sigma_{f,i}^2 = (\sigma_{s_{f,i}}^2 + s_{f,i}^2)(\sigma_\eta^2 + \eta^2)(\sigma_{\phi_1}^2 + \phi_1^2) - s_{f,i}^2\eta^2\phi_1^2$, der en bruker standardformler for variansen til produktet av uavhengige tilfeldige variabler. Ved å anta at antallet simler som parrer seg med bukker i en gitt aldersklasse er Poissonfordelt, kan variansene til bukkenes fekunditet estimeres ved $\sigma_{m,i}^2 = b_{m,i}/b_f \sum u_{f,i}(\sigma_{f,i}^2 + b_{f,i}^2)$ (Engen et al. 2005a, 2010). Her er $b_f = \sum u_{f,i}b_{f,i}$ og $u_{f,i}$ er andelen simler i alderklasse i fra den stabile aldersstrukturen \mathbf{u}_f til den hunnlige projeksjonsmatrisen. Denne beregningen av bukkenes varians i fekunditet antar at simler velger å parre seg med bukker utfra den forventede parringssuksessen til aldersklassene, uten sterke preferanser for ulike bukker innad i aldersklassene. Forholdet mellom gjennomsnitt og varians i fekunditet med denne estimatoren er lik $\sigma_{m,i}^2 = 4b_{m,i}$, noe som er svært nært den observerte sammenhengen mellom gjennomsnitt og varians hos rein (e.g. Røed et al. 2005).

Statistisk usikkerhet i estimatene for generasjonstid, demografisk varians og effektiv bestandsstørrelse ble kvantifisert ved parametrisk bootstrapping. Vi definerte en beta-fordeling for

hver av de demografiske ratene med parameterne $\alpha = \mu\left(\frac{\mu(1-\mu)}{SE^2} - 1\right)$ og $\beta = \alpha \frac{1-\mu}{\mu}$, der μ er gjennomsnittet og SE^2 er variansen til gjennomsnittet (Tabell 1). For bestandsstørrelsene definerte vi normalfordelinger med gjennomsnitt μ og varians σ^2 estimert som gjennomsnittet og variansen i posterior-fordelingen fra den Bayesianske hierarkiske modellen (Mysterud et al. 2020). Vi trakk så 1000 bootstrap-replikater og estimerte 96 % persentil konfidensintervaller (CI) fra bootstrap-fordelingene.

Høstingsstrategier

Vi estimerte den effektive bestandsstørrelsen (N_e) ved de gjennomsnittlige høstingsratene i bestanden i perioden 2005-2018, ekskludert 2015 (Vedlegg A), og ved høstingsratene i året 2021. Året 2015 var kun en lav andel av bestanden inkludert i overvåkingen, og bestandsestimatene var derfor usikre. Videre ble effekten av ulike høstingsstrategier på N_e analysert ved å velge ulike høstingsrater (h' er) for hver alders- og kjønnklasse. Vi vurderer fire typer av høstingsstrategier:

- (1) Andelen av de voksne bukkene som høstes økes, mens vi holder de andre høstingsratene ved deres gjennomsnitt.
- (2) Andelen av både voksne simler og bukker som høstes økes, mens vi holder de andre høstingsratene ved deres gjennomsnitt eller skalerer dem for å oppnå en stabil bestand ($\lambda = 1$).
- (3) Andelen av kalvene som høstes økes, mens vi holder de andre høstingsratene ved deres gjennomsnitt eller skalerer dem for å oppnå en stabil bestand ($\lambda = 1$).
- (4) Vi øker eller reduserer alle de gjennomsnittlige høstingsratene mens vi holder den relative andelen av hver alders- og kjønnklasse i høstingen konstant.

Høstingsstrategiene her kan klassifiseres som konstante høstingsstrategier eller terskel-høstingsstrategier (Lande et al. 2003). For en terskel-høstingsstrategi setter vi en grense c på vekstraten slik at $\lambda = c$ inkludert høsting. For å oppnå en gitt λ gjennomfører vi en numerisk tilnærming for å estimere en skaleringskonstant for høstingsratene basert på λ i den hunnlige bestanden (Vedlegg B).

Simulering av genetisk drift

Effekten på det genetiske mangfoldet av bestandsreduksjon og ulike høstingsstrategier ble undersøkt ved simuleringer av en to-dimensjonal diffusjonstilnærming for logaritmisk bestandsstørrelse ($\ln N$) og allelfrekvens (p) for et nøytralt lokus (ingen seleksjon) 100 år framover i tid. Prosessen for allelfrekvens (p) har infinitesimalt gjennomsnitt på 0 og infinitesimal varians på $p(1-p)\sigma_{af}^2/(2N)$, mens prosessen for log bestandsstørrelse ($\ln N$) har infinitesimalt gjennomsnitt på $r - \sigma_e^2/2 + \sigma_a^2/(2N)$ og infinitesimal varians på $\sigma_e^2 + \sigma_a^2/N$, der $r = \ln \lambda$. Det er ingen infinitesimal kovarians mellom p og $\ln N$. Engen et al. (2005a) har vist at denne diffusjonstilnærmingen gir en presis og nøyaktig beskrivelse av fordelingen til $\ln N$ og p .

Scenarioene som ble simulert inkluderte bestandsreduksjoner ned til en bestandsstørrelse på 200, 500, 1000, 2000 eller 5000 dyr etter høsting og fire ulike høstingsstrategier i perioden med redusert bestand. Simuleringene ble gjennomført som en rask reduksjon av bestanden fra nivået den hadde i 2021 etterfulgt av en periode på 0, 5 eller 10 år hvor bestanden holdes stabil på et lavt nivå. Bestanden fikk så vokse igjen inntil den eventuelt nådde 2021 nivået, hvor bestanden igjen ble stabilisert, da ved å skalere alle de gjennomsnittlige høstingsratene for perioden 2005-2018 (Vedlegg A). Allelfrekvensen (p) ble satt til 0.5 ved starten av simuleringene. Høstingsstrategiene som ble brukt var 1) høstingsrate på 90 % av voksne bukker, 2) høstingsrater på 20 % av voksne simler og bukker, 3) høstingsrate på 50 % av kalvene og 4) skalerte høstingsrater for alle alders- og

kjønnklasser. Alle øvrige høstingsrater i strategiene 1-3 og alle høstingsrater for strategi 4 ble skalert med utgangspunkt i deres gjennomsnitt for å gi en stabil bestand (Vedlegg A). Høstingsratene ble satt til 0 når bestanden skulle få vokse (ingen høsting). Bestandsreduksjonene ble gjennomført med samme høstingsrate for alle alders- og kjønnklasser. Heterozygositet ble regnet ut ved $H = 1 - (p^2 + (1-p)^2)$.

Resultater

Dagens situasjon

Reinbestanden på Hardangervidda, med den demografiske sammensetningen estimert i bestanden for 2021 og høstingsrater like gjennomsnittsratene i perioden 2005-2018, har en vekstrate $\lambda = 1.028$ (CI = 1.007-1.045), en generasjonstid på $T = 6.39$ år (CI = 6.09-6.76) og en demografisk varians $\sigma_{dg}^2 = 0.65$ (CI = 0.63-0.68). Disse estimatene gir et forholdstall $N_e/N = 0.239$ (CI = 0.220-0.257) og en effektiv bestandsstørrelse $N_e = 1849$ (CI = 1691-1988) gitt den estimerte totale bestandsstørrelsen $N = 7725$ (CI = 7594-7859) i 2021. Den demografiske variansen uten den genetiske komponenten $\sigma_d^2 = 0.581$ og over perioden 2005-2018 er miljøvariansen $\sigma_e^2 = 0.007$.

Høstingsratene i 2021 ($h_{f,0} = 0.240$, $h_{f,1} = 0.152$, $h_{f,2} = 0.228$, $h_{m,0} = 0.252$, $h_{m,1} = 0.186$, $h_{m,2} = 0.448$) var avvikende i forhold til de gjennomsnittlige høstingsratene, med høsting av en høy andel av voksen bukk. Denne høstingsstrategien gir en vekstrate $\lambda = 0.910$ (CI = 0.891-0.927), en generasjonstid på $T = 6.17$ år (CI = 5.93-6.49) og en demografisk varians $\sigma_{dg}^2 = 1.30$ (CI = 1.26-1.37). En slik mer intensiv høsting medfører en økning av den genetiske driften og gir $N_e/N = 0.124$ (CI = 0.113-0.134) og en effektiv bestandsstørrelse $N_e = 960$ (CI = 875-1033).

Effekter av høsting

Forholdstallet N_e/N reduseres når en øker andelen voksne bukker (2.5 år og eldre) som høstes mens en holder de andre høstingsratene konstante (Figur 1 og 2). Dette resultatet er en følge av økt genetisk drift når σ_{dg}^2 øker, som ikke fullt ut kompenseres ved den samtidige reduksjonen i generasjonstiden T (Figur 1). Dersom alle voksne bukker høstes ($h_{m,2} = 1$) vil forholdstallet $N_e/N = 0.133$ (CI = 0.120-0.143) og den effektive bestandsstørrelsen i 2021 estimeres til $N_e = 1026$ (CI = 933-1104).

Dersom voksne simler og bukker høstes med samme rate synker forholdstallet N_e/N og den effektive bestandsstørrelsen forholdsvis raskt (Figur 3 og 4). Genetisk drift vil øke markant ettersom σ_{dg}^2 øker (Figur 3), samtidig vil vekstraten påvirkes når reproduktive simler tas ut. Begrenses høstingsratene på kalver og ungdyr slik at vekstraten $\lambda = 1$, øker derimot forholdstallet og den effektive bestandsstørrelsen (Figur 3). Denne modellen viser at høstingsrater på over 21 % av voksne dyr ikke gir mulighet for å opprettholde en stabil bestandsstørrelse over tid.

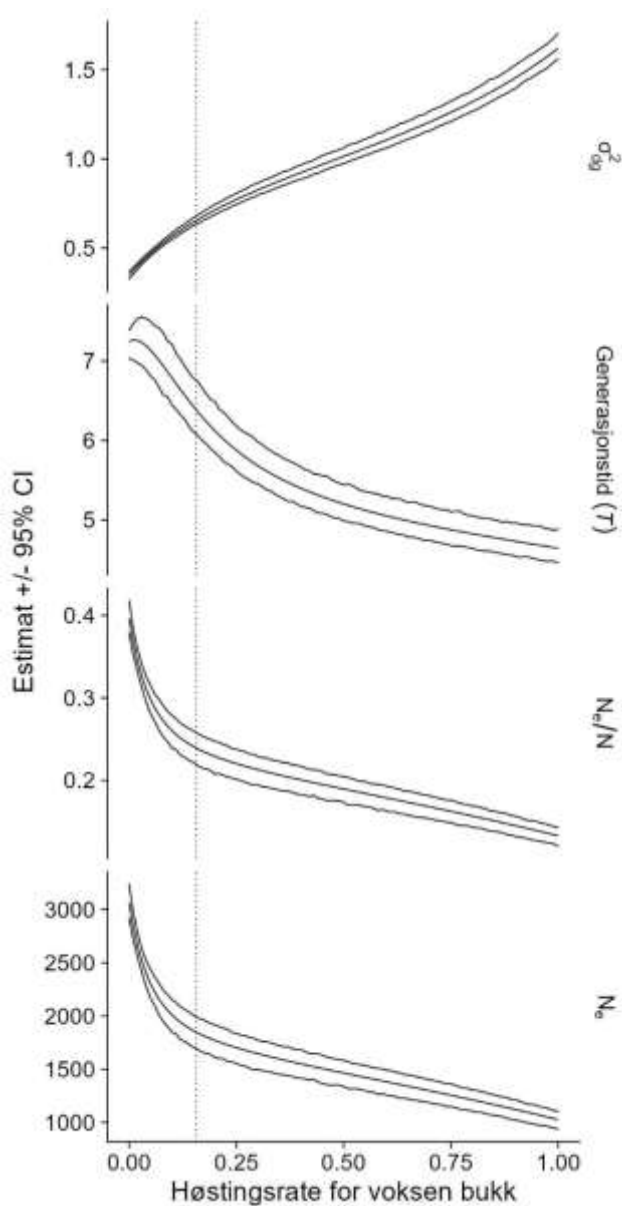
En økning i andelen av kalvene som høstes øker den genetiske driften ettersom både σ_{dg}^2 og generasjonstiden T vil øke (Figur 5 og 6), forutsatt at høstingsratene for de andre alders- og kjønnklassene holdes konstante. Dersom 75 % av kalvene høstes vil $N_e/N = 0.083$ (CI = 0.080-0.086) og den effektive bestandsstørrelsen $N_e = 639$ (CI = 612-663) i 2021. Disse effektene av høsting motvirkes noe dersom høstingsratene til ungdyr og voksne simler skaleres slik at en oppnår en stabil bestand ($\lambda = 1$), fordi en da får en lavere økning i generasjonstiden T og noe lavere økning i demografisk varians σ_{dg}^2 (Figur 5).

En proporsjonal økning i de gjennomsnittlige høstingsratene til alle alders- og kjønnklassene reduserer N_e/N som følge av økt generasjonstid T og demografisk varians σ_{dg}^2 (Figur 7 og 8). En

dobling av høstingsratene resulterer i $N_e/N = 0.124$ (CI = 0.114-0.133) og en tredobling gir $N_e/N = 0.065$ (CI = 0.060-0.070) og en effektiv bestandsstørrelse $N_e = 504$ (CI = 465-540).

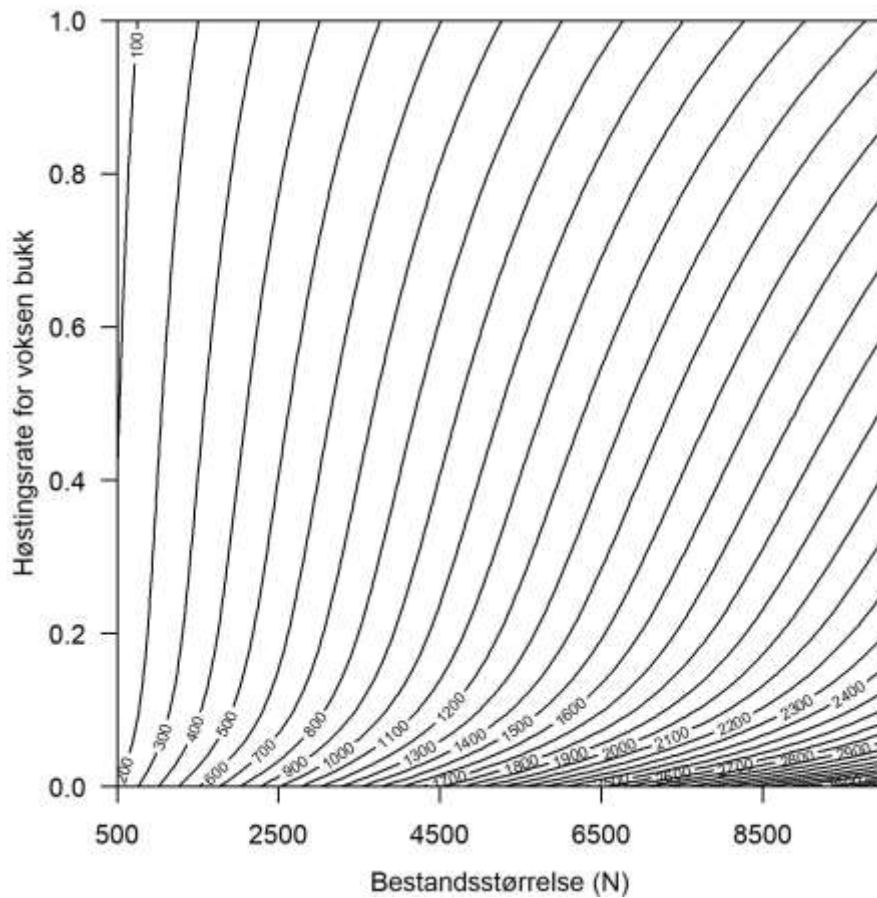
Tap av heterozygositet

Simuleringene av genetisk drift viser at tapet av heterozygositet øker med størrelsen på bestandsreduksjonen og tiden som bestanden holdes lav (Figurene 9-12). Størst effekter på tapet av heterozygositet ser en dersom en høster en stor andel av voksen bukk (Figur 9). Som et eksempel kan vi se at om bestandsstørrelsen reduseres til 2000 individer og holdes lav i 10 år er det gjennomsnittlige tapet av heterozygositet på 1.00 % og en kan risikere å tape mer enn 5 % (95 % CI = 0.00-5.15 %, Figur 9). De tre øvrige scenarioene for høsting gir effekter av samme størrelsesorden (Figurene 10-12). I vedlegg C vises endringer i bestandsstørrelse og heterozygositet over tid for hver av scenarioene. Større tap av genetisk mangfold forventes ved økning i tiden bestanden holdes lave, eller dersom bestanden høstes i perioden hvor den skal vokse.

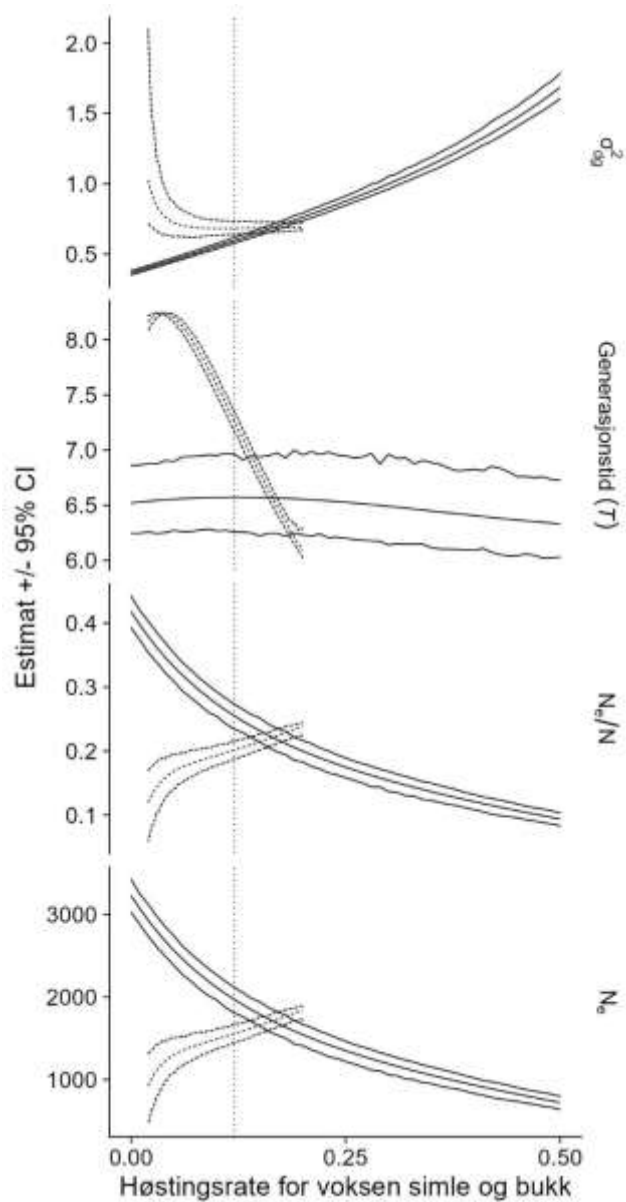


Figur 1: Demografisk varians (σ_{ag}^2), generasjonstid (T), forholdet mellom effektiv og faktisk bestandsstørrelse (N_e/N) og N_e (gitt $N = 7725$ i 2021) for ulike høstingsrater for voksen bukk (2.5 år eller eldre). Høstingsratene for de andre alders- og kjønnsklassene holdes ved deres gjennomsnitt ($h_{f,0} = 0.105$, $h_{f,1} = 0.078$, $h_{f,2} = 0.129$, $h_{m,0} = 0.136$, $h_{m,1} = 0.181$), noe

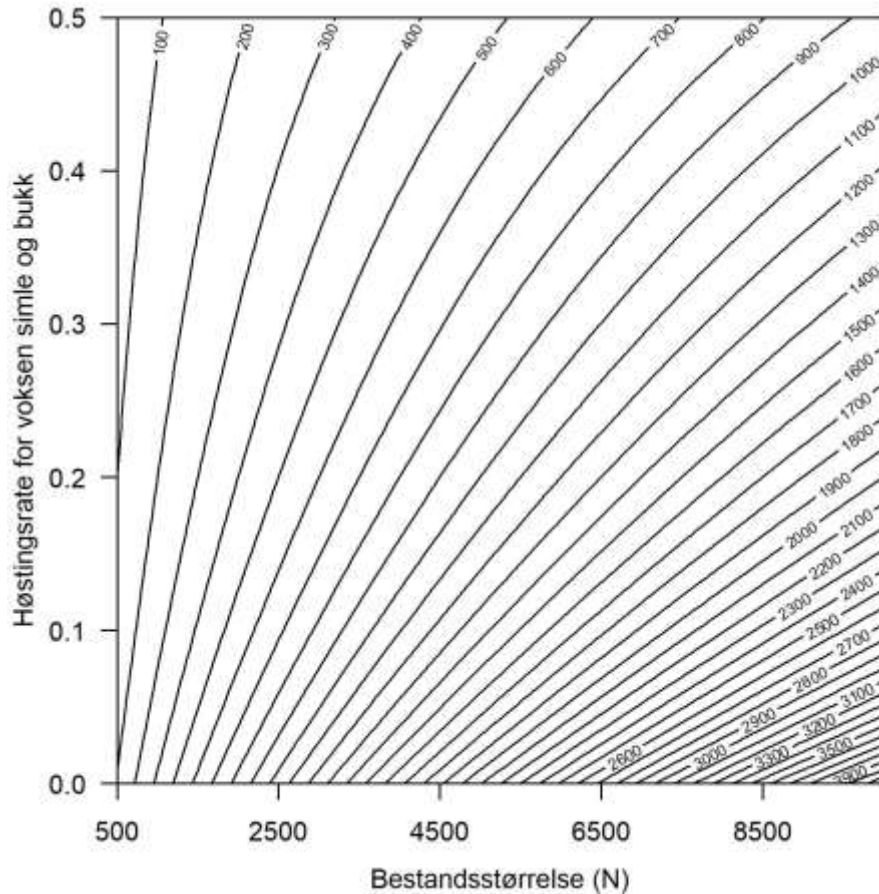
som gir en vekstrate $\lambda = 1.028$. Den prikkete vertikale linjen angir parameterverdiene ved den gjennomsnittlige høstingsraten, $h_{m,2} = 0.156$.



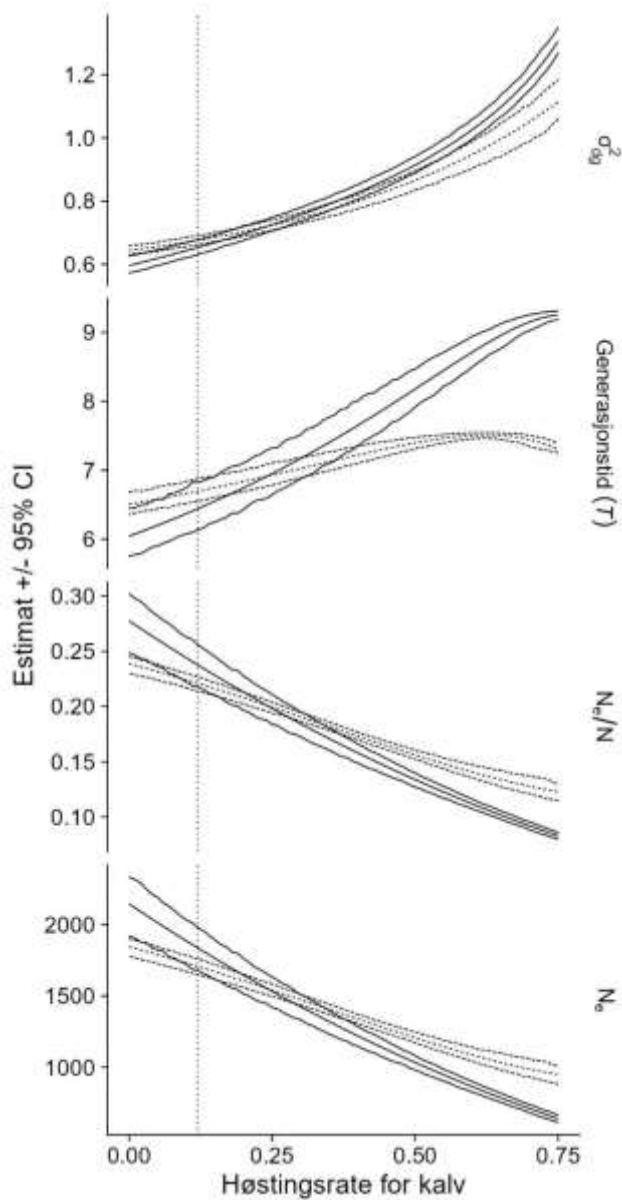
Figur 2: Den effektive bestandsstørrelsen (N_e) hos rein for kombinasjoner av total bestandsstørrelse (N) og høstingsraten for voksne bukker (2.5 år eller eldre). Høstingsratene for de andre alders- og kjønnklassene holdes ved deres gjennomsnitt ($h_{f,0} = 0.105$, $h_{f,1} = 0.078$, $h_{f,2} = 0.129$, $h_{m,0} = 0.136$, $h_{m,1} = 0.181$), noe som gir en vekstrate $\lambda = 1.028$. Alders- og kjønnsstrukturen til bestanden før jakt er satt lik alders- og kjønnsstrukturen som er estimert for 2021 ($U_{f,0} = 0.125$, $U_{f,1} = 0.087$, $U_{f,2} = 0.430$, $U_{m,0} = 0.125$, $U_{m,1} = 0.085$, $U_{m,2} = 0.151$).



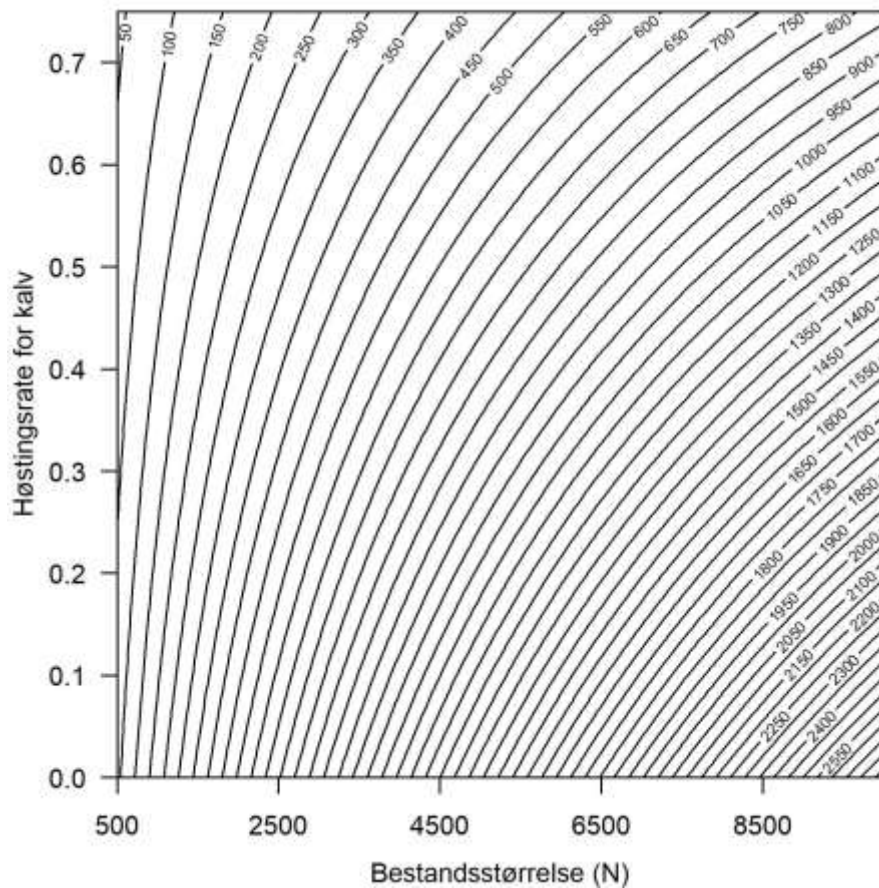
Figur 3: Demografisk varians ($\sigma_{a_g}^2$), generasjonstid (T), forholdet mellom effektiv og faktisk bestandsstørrelse (N_e/N) og N_e (gitt $N = 7725$ i 2021) for ulike høstingsrater for voksen simle og bukk (2.5 år eller eldre). Den heltrukne linjen viser resultatene når høstingsratene for de andre alders- og kjønnklassene holdes ved deres gjennomsnitt ($h_{f,0} = 0.105$, $h_{f,1} = 0.078$, $h_{m,0} = 0.136$, $h_{m,1} = 0.181$), noe som gir vekstrater $\lambda = 1.129$, ved $h_{f,2} = h_{m,2} = 0$ og $\lambda = 0.757$ ved $h_{f,2} = h_{m,2} = 0.50$. Den stiplede linjen viser resultatene når den gjennomsnittlige høstingsraten til kalver og ungdyr skaleres slik at $\lambda = 1$. Ved høstingsrater for voksen simle og bukk mindre enn 2% eller større enn 21% kan ikke $\lambda = 1$ oppnås. Den prikkete vertikale linjen indikerer parameterverdiene ved den gjennomsnittlige høstingsraten for voksne, $(h_{f,2} + h_{m,2})/2 = 0.143$.



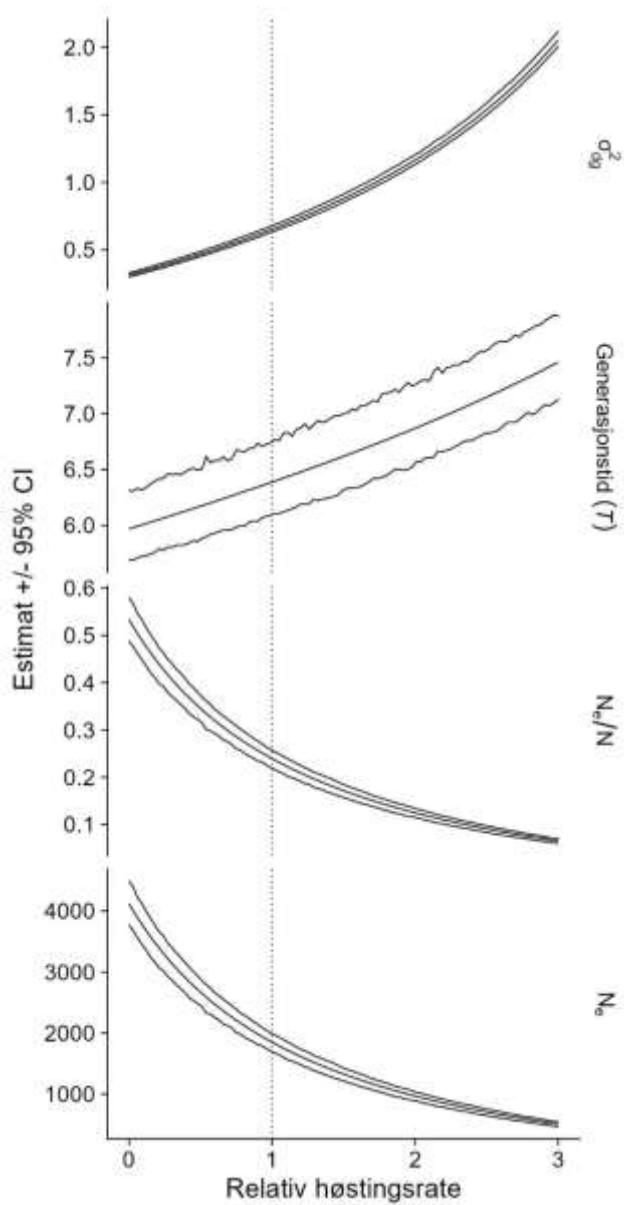
Figur 4: Den effektive bestandsstørrelsen (N_e) hos rein for kombinasjoner av total bestandsstørrelse (N) og høstingsraten for voksen simle og bukk. Høstingsratene til kalver og ungdyr er holdt ved deres gjennomsnitt ($h_{f,0} = 0.105$, $h_{f,1} = 0.078$, $h_{m,0} = 0.136$, $h_{m,1} = 0.181$), noe som gir vekstrater $\lambda = 1.129$, ved $h_{f,2} = h_{m,2} = 0$ og $\lambda = 0.757$ ved $h_{f,2} = h_{m,2} = 0.50$. Alders- og kjønnsstrukturen til bestanden før jakt er satt lik alders- og kjønnsstrukturen som er estimert for 2021 ($U_{f,0} = 0.125$, $U_{f,1} = 0.087$, $U_{f,2} = 0.427$, $U_{m,0} = 0.125$, $U_{m,1} = 0.085$, $U_{m,2} = 0.151$).



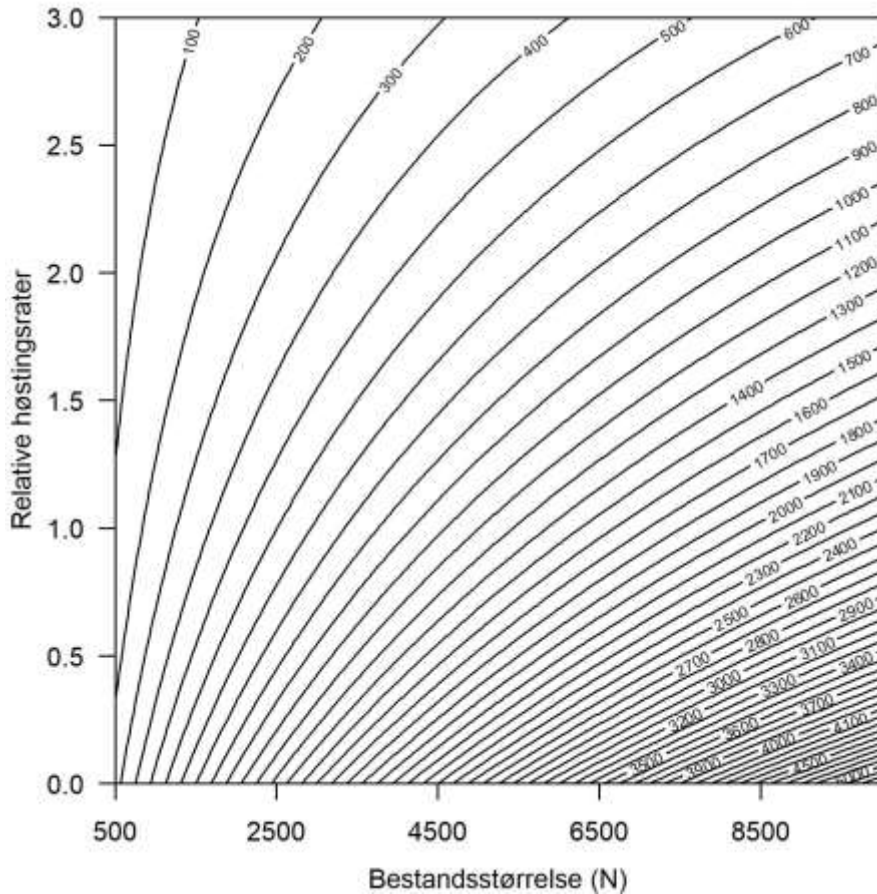
Figur 5: Demografisk varians (σ_{ag}^2), generasjonstid (T), forholdet mellom effektiv og faktisk bestandsstørrelse (N_e/N) og N_e (gitt $N = 7725$ i 2021) for ulike høstingsrater for kalver hos rein. Den heltrukne linjen viser resultatene når høstingsratene til de andre alders- og kjønnsklassene er holdt ved deres gjennomsnitt ($h_{f,1} = 0.078, h_{f,2} = 0.129, h_{m,1} = 0.181, h_{m,2} = 0.156$), noe som gir vekstrater $\lambda = 1.048$, ved $h_{f,0} = h_{m,0} = 0$ og $\lambda = 0.883$ ved $h_{f,0} = h_{m,0} = 0.75$. Den stiplede linjen viser resultatene når den gjennomsnittlige høstingsraten til ungdyr og voksne simler skaleres slik at $\lambda = 1$, mens høstingsraten til voksne bukker holdes konstant ved gjennomsnittet. Den prikkete vertikale linjen indikerer parameterverdiene ved den gjennomsnittlige høstingsraten på kalv, $(h_{f,0} + h_{m,0})/2 = 0.121$.



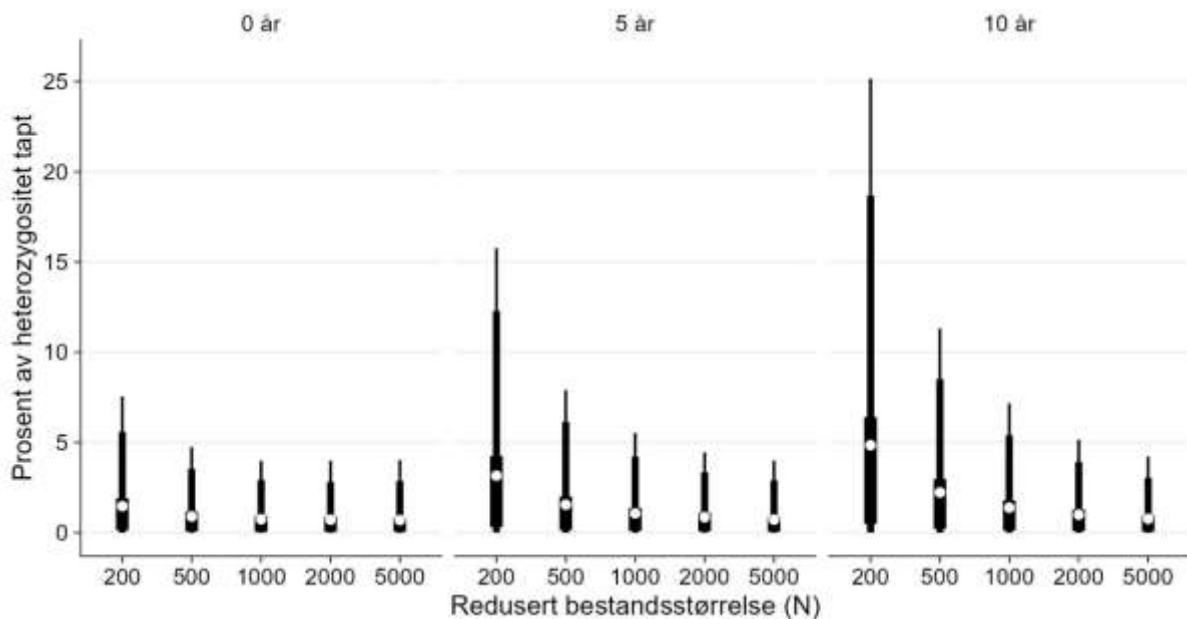
Figur 6: Den effektive bestandsstørrelsen (N_e) hos rein for kombinasjoner av total bestandsstørrelse (N) og høstingsraten for kalver. Høstingsratene til de andre alders- og kjønnklassene er holdt ved deres gjennomsnitt ($h_{f,1} = 0.078$, $h_{f,2} = 0.129$, $h_{m,1} = 0.181$, $h_{m,2} = 0.156$), noe som gir vekstrater $\lambda = 1.048$, ved $h_{f,0} = h_{m,0} = 0$ og $\lambda = 0.883$ ved $h_{f,0} = h_{m,0} = 0.75$. Alders- og kjønnsstrukturen til bestanden før jakt er satt lik alders- og kjønnsstrukturen som er estimert for 2021 ($U_{f,0} = 0.125$, $U_{f,1} = 0.087$, $U_{f,2} = 0.427$, $U_{m,0} = 0.125$, $U_{m,1} = 0.085$, $U_{m,2} = 0.151$).



Figur 7: Demografisk varians (σ_{ag}^2), generasjonstid (T), forholdet mellom effektiv og faktisk bestandsstørrelse (N_e/N) og N_e (gitt $N = 7725$ i 2021) for ulike relative høstingsrater hos rein. Høstingsratene er gitt relativt til gjennomsnittsratene, slik at en relativ høstingsrate på 2 er lik en dobling av de gjennomsnittlige høstingsratene. Vekstraten $\lambda = 1.163$ når de relative høstingsratene er satt til 0 (ingen høsting) og $\lambda = 0.757$ når de relative høstingsratene er 3. Den prikkete vertikale linjen indikerer parameterverdiene ved de observerte gjennomsnittlige høstingsratene.

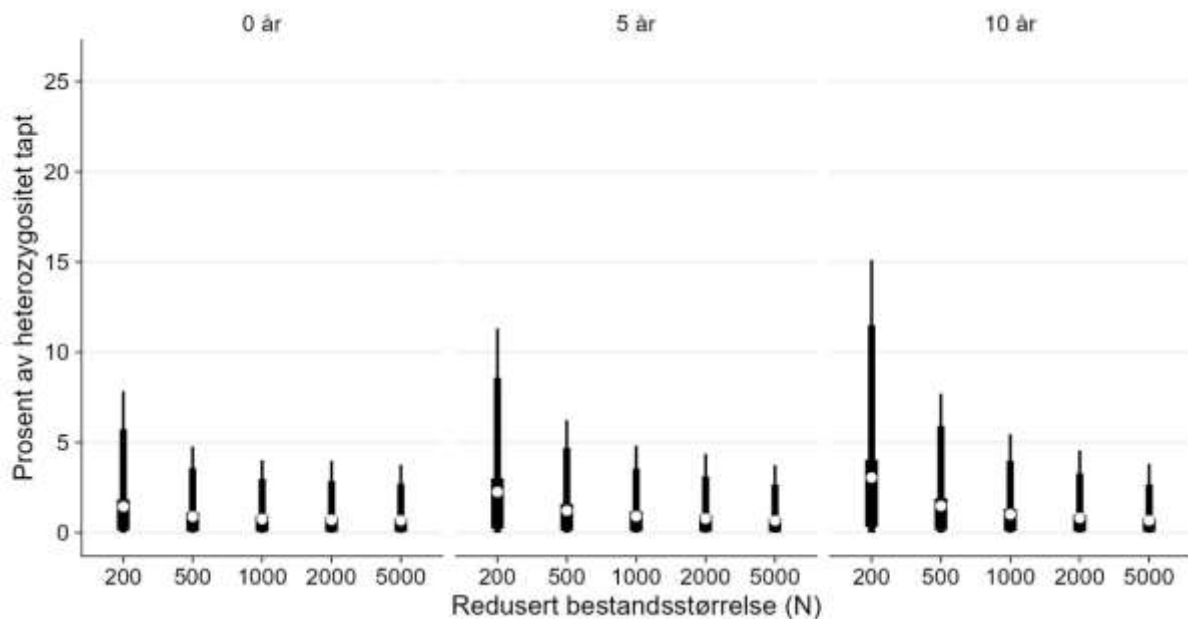


Figur 8: Den effektive bestandsstørrelsen (N_e) hos rein for kombinasjoner av total bestandsstørrelse (N) og relativ høstingsrate. Høstingsratene er gitt relativt til gjennomsnittsratene, slik at en relativ høstingsrate på 2 er lik en dobling av de gjennomsnittlige høstingsratene. Vekstraten $\lambda = 1.163$ når de relative høstingsratene er satt til 0 (ingen høsting) og $\lambda = 0.757$ når de relative høstingsratene er 3. Alders- og kjønnsstrukturen til bestanden før jakt er satt lik alders- og kjønnsstrukturen som er estimert for 2021 ($U_{f,0} = 0.125, U_{f,1} = 0.087, U_{f,2} = 0.427, U_{m,0} = 0.125, U_{m,1} = 0.085, U_{m,2} = 0.151$).

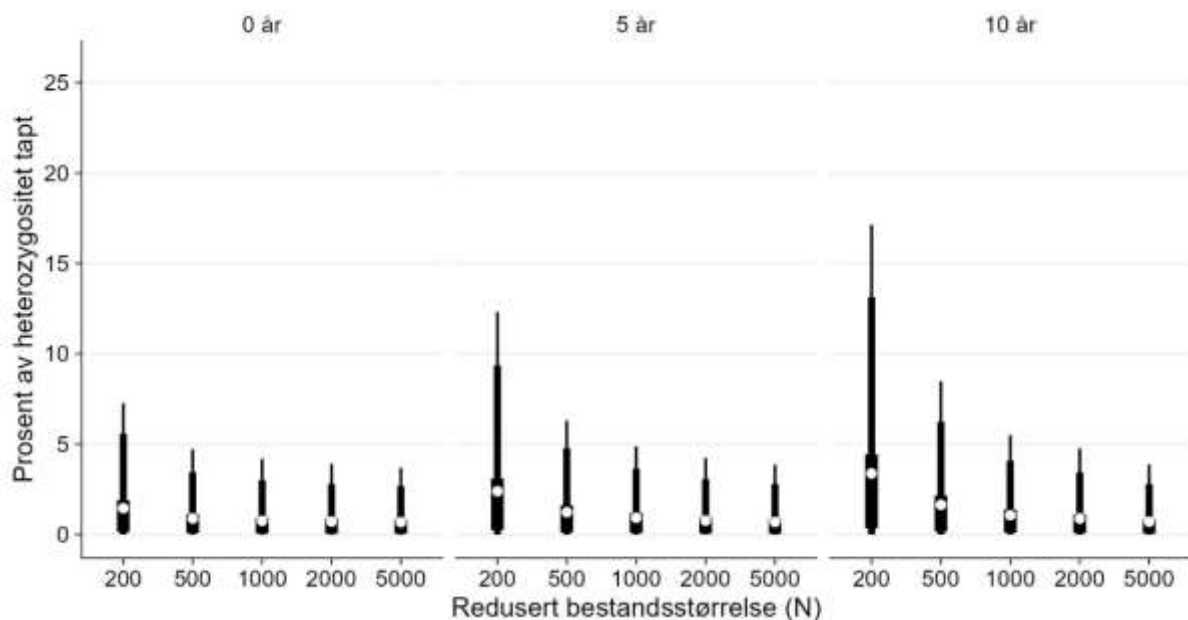


Figur 9: Tap av heterozygositet over 100 år, hvor en starter med bestandsreduksjon som holdes i 0, 5 eller 10 år. 90 % av voksen bukk høstes i perioden med redusert bestand og bestanden holdes stabil ved å skalere høstingsratene til kalv,

ungdyr og voksen simle. $N_0 = 7725$, $p_0 = 0.5$ og etter perioden med bestandsreduksjon opphører all høsting slik at bestanden vokser inntil den når N_0 . Ved N_0 holdes bestanden stabil ved å skalere alle de gjennomsnittlige høstingsratene for perioden 2005-2018. Det hvite punktet viser gjennomsnittet, mens 50, 90 og 95 % konfidensintervaller er vist med usikkerhetsstolper av ulik bredde.

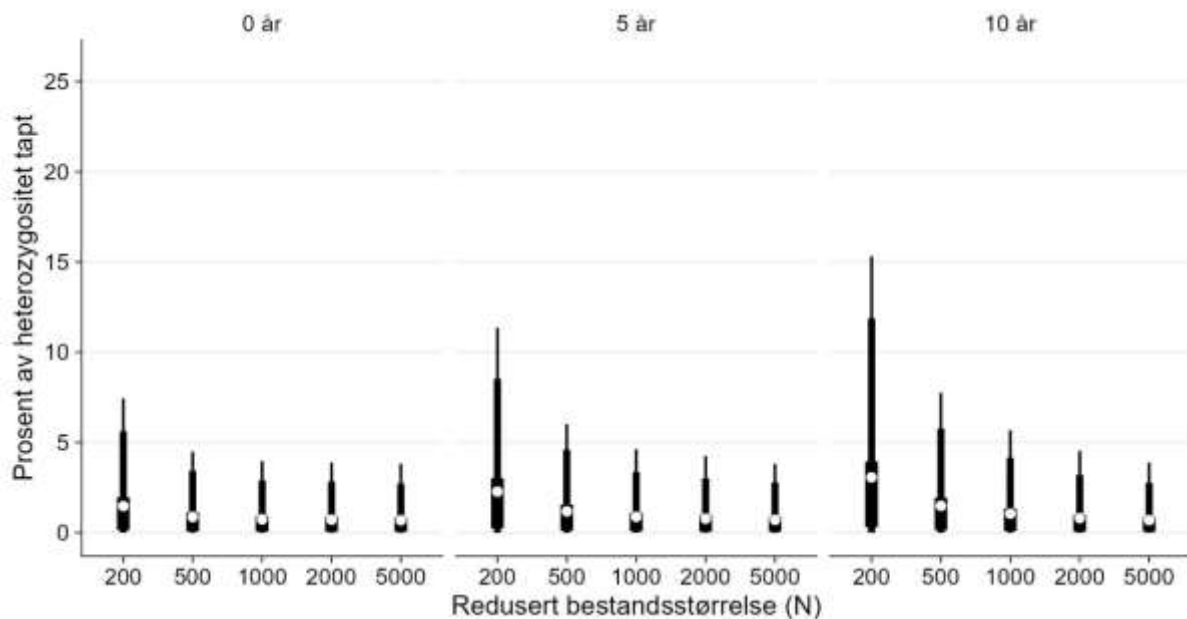


Figur 10: Tap av heterozygositet over 100 år, hvor en starter med bestandsreduksjon som holdes i 0, 5 eller 10 år. 20 % av voksen simle og bukk høstes i perioden med redusert bestand og bestanden holdes stabil ved å skalere høstingsratene til kalv og ungdyr. $N_0 = 7725$, $p_0 = 0.5$ og etter perioden med bestandsreduksjon opphører all høsting slik at bestanden vokser inntil den når N_0 . Ved N_0 holdes bestanden stabil ved å skalere alle de gjennomsnittlige høstingsratene for perioden 2005-2018. Det hvite punktet viser gjennomsnittet, mens 50, 90 og 95 % konfidensintervaller er vist med usikkerhetsstolper av ulik bredde.



Figur 11: Tap av heterozygositet over 100 år, hvor en starter med bestandsreduksjon som holdes i 0, 5 eller 10 år. 50 % av kalvene høstes i perioden med redusert bestand og bestanden holdes stabil ved å skalere høstingsratene til ungdyr og voksen simle. Høstingsraten til voksen bukk holdes da ved gjennomsnittet i perioden 2005-2018 ($h_{m,2} = 0,156$). $N_0 = 7725$, $p_0 = 0.5$ og etter perioden med bestandsreduksjon opphører all høsting slik at bestanden vokser inntil den når N_0 . Ved N_0 holdes bestanden stabil ved å skalere alle de gjennomsnittlige høstingsratene. Skalerte høstingsrater tar som utgangspunkt

de observerte gjennomsnittlige høstingsratene i perioden 2005-2018. Det hvite punktet viser gjennomsnittet, mens 50, 90 og 95 % konfidensintervaller er vist med usikkerhetsstolper av ulik bredde.



Figur 12: Tap av heterozygositet over 100 år, hvor en starter med bestandsreduksjon som holdes i 0, 5 eller 10 år. Alle høstingsrater skaleres når bestandsstørrelsen holdes stabil. $N_0 = 7725$, $p_0 = 0.5$ og etter perioden med bestandsreduksjon opphører all høsting slik at bestanden vokser inntil den når N_0 og holdes stabil der. Skalerte høstingsrater tar som utgangspunkt de observerte gjennomsnittlige høstingsratene i perioden 2005-2018. Det hvite punktet viser gjennomsnittet, mens 50, 90 og 95 % konfidensintervaller er vist med usikkerhetsstolper av ulik bredde.

Diskusjon

Den effektive bestandsstørrelsen (N_e) gir informasjon om styrken på den genetiske driften i en bestand (Wright 1931, Lande 1985, Kalinowski and Waples 2002). Høy genetisk drift kan over tid medføre tap av genetisk mangfold, øke sannsynligheten for fiksering av mildt skadelige mutasjoner og redusere fitness i en bestand (Kalinowski and Waples 2002, Charlesworth 2009). Høsting kan påvirke N_e gjennom å endre demografiske faktorer, slik som generasjonstid, aldersstruktur, fekunditet og overlevelse, og den genetiske variasjonen til en bestand (Ryman et al. 1981, Allendorf et al. 2008, Sæther et al. 2009). Følgelig er N_e en nøkkelparameter for vurdering av langsiktig genetisk levedyktighet til naturlige bestander innen bevaringsbiologi (Soule 1980, Franklin 1980, Frankham 1995, Lande 1995, Kalinowski and Waples 2002, Waples 2002, Frankham et al. 2010, Wang et al. 2016).

Minimumsstørrelsen på N_e som sikrer varig ivaretagelse av genetisk mangfold og det evolusjonære potensialet til naturlige bestander er omdiskutert og forslag varierer fra 500-5000 (Franklin 1980, Lande 1995, Franklin og Frankham 1998, Lynch og Lande 1998, Allendorf og Ryman 2002, Frankham et al. 2014). Slik langsiktig genetisk levedyktighet vurderes ofte utfra et tidsaspekt på 40 generasjoner. Kriteriene for minimums N_e er basert på en vurdering av den samlede virkningen av genetisk drift og mutasjonsraten (Franklin og Frankham 1998, Wang et al. 2016), og bør også inkludere effekten på hvor raskt en bestand kan tilpasse seg endrede miljøbetingelser (naturlig seleksjon, Lynch og Lande 1998). Franklins (1980) godt kjente forslag på $N_e \geq 500$ har blitt kritisert for å være for lavt fordi det ikke tar hensyn til påvirkningen av naturlig seleksjon på det genetiske mangfoldet (Lande 1995, Lynch og Lande 1998), overestimerer andelen av nye mutasjoner som er nøytrale (Lande 1995) og ignorerer synergistiske effekter mellom demografiske, miljø og genetiske kilder til stokastisitet (Lynch og Lande 1998). Nyere vurderinger har funnet at en dobling av kriteriet

til $N_e \geq 1000$ er et minimum for å sikre langsiktig genetisk levedyktighet (Frankham et al. 2014). Lande (1995) legger imidlertid til grunn en lavere rate av mutasjoner som er nær nøytrale og økt risiko for fiksering av mildt skadelige mutasjoner, samt tar miljø- og demografisk stokastisitet med i beregningen. Under disse antagelsene fant han at $N_e \geq 5000$ kreves for å sikre langsiktig genetisk levedyktighet og evolusjonært potensial for tilpasninger til endrede miljøbetingelser.

Den nyeste kunnskapen på området tilsvarer dermed at for langsiktig genetisk levedyktighet i naturlige bestander bør kriteriet for minimums N_e ligge innen 1000-5000 (Lande 1995, Lynch og Lande 1998, Allendorf og Ryman 2002, Frankham et al. 2014). Det innebærer at faktisk bestandsstørrelse ofte må være større enn 2000-10 000 når en vet at forholdet mellom N_e og N gjerne ligger i området 0.1-0.5 (Nunney 1993, 1995, Nunney og Elam 1994, Frankham 1995, Vucetich et al. 1997, Palstra og Ruzzante 2008, Palstra og Fraser 2012). En stor grad av variasjonen i dette forholdstallet skyldes forskjeller i livshistorien til ulike taxa (Lee et al. 2011, Waples et al. 2013). For arter slik som reinen, hvor konkurransen mellom hanner for tilgang til parringer er sterk, vil en forvente at forholdet mellom N_e og N ligger i det nedre sjiktet (Nunney 1993, Myhre et al. 2017). I litteraturen er det også gitt kriterier for minimums N_e for kortsiktig genetisk levedyktighet (definert som 5 generasjoner). Det mest oppdaterte estimatet for et slikt kriterium anslår at N_e må være større enn 100 (Frankham et al. 2014). Formålet med et slikt kriterium er å sikre lav grad av innavl og forhindre innavlsdepresjon over en kort periode. Høy genetisk drift må forventes om kriteriet brukes over lengre tid, med negative konsekvenser for det genetiske mangfoldet og bestandens evne til å tilpasse seg endrede miljøbetingelser.

Estimering av N_e er mulig ved bruk av data på demografiske faktorer eller genetiske markører (Nunney 1995, Baalsrud et al. 2014, Wang et al. 2016). Demografiske data kan gi estimater på nåværende N_e i en bestand og muliggjør detaljerte vurderinger av hvordan ulike faktorer påvirker den genetiske driften i bestanden (Engen et al. 2005a). Utfordringen er at slike estimatører ofte krever detaljerte kunnskaper om demografien til bestanden, inkludert fluktuasjoner i bestandsstørrelse, aldersstruktur, kjønnsforhold og vitale rater. Ved bruk av genetiske markører kan en estimere N_e utfra metoder som krever data fra et tverrsnitt av bestanden på ett gitt tidspunkt eller utfra temporale data med endring i allelfrekvens (Nunney 1995, Baalsrud et al. 2014, Wang et al. 2016). Slike data er langt mindre tidkrevende å samle inn enn detaljerte demografiske data, men gir til gjengjeld vanskeligere for å identifisere effekten av ulike faktorer på N_e . Sammenlikninger av forholdstallet N_e/N ved demografiske og genetiske metoder viser at en ofte får resultater i samme størrelsesorden (Frankham 1995, Nunney 1995, Vucetich et al. 1997, Palstra og Ruzzante 2008, Palstra og Fraser 2012, Baalsrud et al. 2014). Vi har benyttet definisjonen av den effektive bestandsstørrelsen per generasjon i en aldersstrukturert bestand som ble gitt av Engen et al. (2005a). Denne metoden tar hensyn til fluktuasjoner i bestandsstørrelse og fluktuasjoner i alders- og kjønnsstrukturen til bestanden (Engen et al. 2005a) og muliggjorde detaljerte evalueringer av ulike høstingsstrategier ved å variere de ulike demografiske ratene i bestanden.

Den effektive bestandsstørrelsen (N_e) til reinbestanden på Hardangervidda er tett koblet til valget av høstingsstrategi (Figurene 1, 3, 5 og 7). I 2019-2021 skjedde en utskyting av en stor andel voksen bukk for prøvetaking og som preventivt tiltak i forbindelse med en smittereduksjon av skrantesjuke. Forholdet mellom den effektive og faktiske bestandsstørrelsen (N_e/N) i 2021 ble som en konsekvens av dette beregnet til kun 0.124, slik at den effektive bestandsstørrelsen i 2021 var på 960 individer. Ved høsting av voksen bukk i denne størrelsesordenen ligger dermed bestanden like under intervallet for anbefalte minimums N_e på 1000-5000 for langsiktig genetisk levedyktighet. De gjennomsnittlige høstingsratene i perioden 2005-2018, kan regnes som mer representative for høstingen av bestanden generelt og gir nesten en dobling av N_e/N til 0.239. Dersom bestanden

høstes på denne måten har vi en N_e på 1849 for 2021 og vil holde bestanden innenfor det anbefalte minimumet for N_e som sikrer langsiktig genetisk levedyktighet. Økte høstingsrater gir generelt en reduksjon i N_e og større genetisk drift (Figurene 1, 3, 5 og 7). Dette er et kjent resultat av høsting (Allendorf et al. 2008) og noe som også er påvist hos elg (Sæther et al. 2009). Intuitivt kan en forstå reduksjonen i N_e ved økt høsting som et resultat av at færre individer bidrar genetisk til neste generasjon. Styrken av denne effekten er avhengig av den faktiske bestandsstørrelsen rett før jakt (Figurene 2, 4, 6 og 8). Ved høstingsrater som gir stabil bestand viser det seg at en kan redusere nedgangen i N_e ved å høste færre voksne simler og ungdyr når en høster kalv (Figur 5), eller øke N_e ved å høste færre kalv og ungdyr når en høster voksne simler og bukk (Figur 3).

Ved direkte beregninger av tapet av genetisk mangfold benyttes ofte et mål om å bevare minst 90 % (Frankham et al. 2010) eller 95 % (Allendorf og Ryman 2002) av det genetiske mangfoldet (ofte beregnet som heterozygositet) i en bestand over 100 år. Simuleringene som viser tap av heterozygositet over 100 år ved ulike reduksjoner av bestandsstørrelse viser at vi i mange scenarioer kan risikere høyere tap enn begge disse kriteriene (Figurene 9-12). Spesielt viser det seg at høy høstingsrate på voksen bukk (90 %) vil medføre en risiko for å tape mer enn 5 % av heterozygositeten selv ved $N = 2000$ dersom tiltaket varer i 10 år (Figur 9). Ved vurdering av forventet tap av genetisk mangfold etter en bestandsreduksjon må både valg av høstingsstrategi som skal benyttes og tiden bestanden skal holdes lav tas med i beregningene. I disse simuleringene er mindre enn 5 % tap av genetisk mangfold (målt som tap av heterozygositet) mulig dersom tiden bestanden holdes lav er kort og en velger en høstingsstrategi som gir et høyt forholdstall N_e/N . Resultatene innebærer en periode fri for høsting etter bestandsreduksjon, denne perioden vil være langvarig ved kraftig bestandsreduksjon. Dersom bestanden høstes i perioden hvor den skal vokse vil den genetiske driften og tapet av genetisk mangfold bli større enn det som er beregnet. De simulerte scenarioene er vurdert å være relevante eksempler og det er ikke beregnet hvilke høstingsstrategier som vil optimalisere bestandens genetiske levedyktighet.

Kraftige bestandsreduksjoner (flaskehals) kan medføre en risiko for tap av sjeldne alleler som har en negativ effekt på langsiktig genetisk levedyktighet utover det som er omfattet i beregningene. Flaskehals vil nemlig ha større effekt på diversiteten av alleler enn på heterozygositet som følge av tap av sjeldne alleler (Allendorf 1986). Fåtalige alleler bidrar relativt lite til heterozygositet, dermed medfører ikke tap av sjeldne alleler store effekter på tapet av heterozygositet. Slike tap kan likevel være av stor betydning for den genetiske levedyktigheten til en bestand og dens langsiktige evolusjonære potensial (Allendorf et al. 2008). Heterozygositet er et godt mål på en bestands evne til å evolvere umiddelbart etter en flaskehals, men over lengre tid vil en bestands evne til å responser på seleksjon være avhengig av diversiteten av alleler i bestanden (Robertson 1960, James 1971). Denne vil være påvirket av tapet av sjeldne alleler ved en flaskehals og akkumulering av nye mutasjoner over tid. Estimer for tap av genetisk mangfold målt som heterozygositet, må dermed sees som et konservativt estimat som i liten grad inkluderer tap av sjeldne alleler, spesielt ved stor bestandsreduksjon ($N < 1000$) (Allendorf og Ryman 2002). Reduksjonen i det evolusjonære potensialet over lengre tid vil dermed kunne være større enn det som er vist ved tapet av heterozygositet i de ulike scenarioene som er modellert.

Disse beregningene er basert flere antagelser. For det første antar vi at de demografiske egenskapene til denne villreinbestanden ikke er avhengig av bestandsstørrelsen. Tetthetsavhengige effekter, m.a.o. bestandsveksten avtar med økende bestandsstørrelse. Myhre et al. (2016) har vist at slike tetthetsavhengige effekter påvirker sterkt estimatene av N_e/N . Imidlertid er det lite evidens for at tetthetsavhengighet påvirker bestandsdynamikken til villreinen på Hardangervidda innenfor de bestandsnivåene modellert i denne rapporten (Bargman et al. 2019). En annen effekt av

bestandsstørrelse kan være tilstedeværelsen av Allee-effekter som innebærer at bestandsveksten avtar ved små tettheter gjennom f.eks. at hunnene får problemer med å finne make ved små tettheter eller gjennom økt betydningen av stokastiske effekter (Lande 1998). Slike effekter kan oppstå som en utilsiktet konsekvens av intens høsting (Myers et al. 1995) og kan resultere at bestandsveksten blir liten selv etter at nesten all høsting opphører. Hos rein har man funnet raskt bestandsvekst selv etter at bestanden har bestått av kun et fåtall individer etter introduksjoner til nye områder eller ved reetableringer (Klein 1968, Thórisson 1984, Leader-Williams et al. 1989, Aanes et al. 2000). Imidlertid har en også funnet små bestander av rein som har gått til utryddelse etter harde vintre (tre av fire introduserte bestander på Island, Thórisson 1984) og reduksjoner i vekstraten til rein med lave bestandsstørrelser (Wittmer et al. 2005). For det andre, antar vi i at denne bestanden er lukket og har en sammenhengende geografisk fordeling av individer. Dette innebærer at vi utelukker immigrasjon av dyr inn i bestanden og at det er ingen romlig struktur i fordelingen av dyr på Hardangervidda. For det tredje antar vi at alle bukker i en aldersklasse har lik sannsynlighet for å oppnå en parring. For det fjerde antar vi at miljøet ikke endrer seg over tid. Dette innebærer at miljøsvingningene skjer rundt det samme nivået og med lik variasjon som tidligere rundt dette nivået.

Den totale bestanden av villrein i verden har sett en reduksjon på rundt 40 % de siste to-tre tiårene (Gunn 2016). Bestandsstoppene for flere av delbestandene var sist i perioden rundt 1990 og starten av 2000, men ikke alle delbestander viser samme negative trend (Gunn 2016, Uboni et al. 2016). Reinen har nylig blitt kategorisert som sårbar på IUCNs rødliste på grunn av den vedvarende reduksjonen i den totale bestanden (Gunn 2016). Nedgangen i antall rein er antatt å være påvirket av endring og fragmentering av leveområder, som forstyrrer deres naturlige trekkruter og reduserer tilgangen til egnede områder til ulike årstider (Gunn 2016). Klimaendringer forventes i de kommende år å forsterke og interagere med eksisterende trusler, og medfører en bekymring for økte negative konsekvenser av sykdom og parasitter (Gunn 2016). Villreinbestanden på Hardangervidda, som er Norges største villreinområde, er sterkt utsatt for habitatfragmentering som følge av utbygging av infrastruktur og annen menneskelig aktivitet (Panzacchi et al. 2013, 2015, Nilsen og Strand 2017). Bestandsstørrelsen er sterkt påvirket av høsting og den årlige bestandsveksten avhenger også av værforholdene (Bargmann et al. 2019). Det vurderes derfor som kritisk å ivareta det genetiske mangfoldet i bestanden for å sikre dens levedyktighet og tilpasningsevne til nåværende og framtidige miljøbetingelser. Vi vet fremdeles lite om langtidseffektene av endringene som skjer i leveområdet til reinen og et føre-var prinsipp i forvaltningen av arten ansees som viktig.

Litteraturliste

- Aanes, R., Sæther, B.-E., Øritsland, N.A. 2000. Fluctuations of an introduced population of Svalbard reindeer: The effects of density dependence and climatic variation. *Ecography*, 23: 437-443.
- Allendorf, F.W. 1986. Genetic drift and the loss of alleles versus heterozygosity. *Zoo Biology* 5: 181-190
- Allendorf, F.W., Ryman, N. 2002. The role of genetics in population viability. In: Beissinger, S.R., McCullough, D.R. (eds), *Population viability analysis*. The University of Chicago Press, Chicago, pp 50–85.
- Allendorf, F.W., England, P.R., Luikart, G., Ritchie, P.A., Ryman, N. 2008. Genetics effects of harvest on wild animal populations. *Trends in Ecology and Evolution*, 23: 327-337.

- Baalsrud, H., Sæther, B.-E., Hagen, I.J., Myhre, A.M., Ringsby, T.H., Pärn, H., Jensen, H. 2014. Effects of population characteristics and structure on estimates of effective population size in a house sparrow metapopulation. *Molecular Ecology*, 23: 2653–2668
- Bargmann, T., Wheatcroft, E., Imperio, S., Vetaas, O.R. 2019. Effects of weather and hunting on wild reindeer population dynamics in Hardangervidda National Park. *Population ecology*, 62: 91–104
- Caswell, H. 2001 *Matrix Population Models*, Ed. 2. Sinauer, Sunderland, MA.
- Charlesworth, B. 1994. *Evolution in Age-Structured Populations* (2nd ed.). Cambridge University Press, Cambridge.
- Charlesworth, B. 2009. Effective population size and patterns of molecular evolution and variation. *Nature Reviews Genetics*, 10: 195-205.
- Engen, S., Lande, R., Sæther, B.-E. 2005a. Effective size of a fluctuating age-structured population. *Genetics*, 170: 941-954.
- Engen, S., Lande, R., Sæther, B.-E., Weimerskirch, H. 2005b. Extinction in relation to demographic and environmental stochasticity in age-structured models. *Mathematical Biosciences*, 195: 210-227.
- Engen, S., Ringsby, T.H., Sæther, B.-E., Lande, R., Jensen, H., Lillegård, M., Ellengren, H. 2007. Effective size of fluctuating populations with two sexes and overlapping generations. *Evolution*, 61: 1873-1885.
- Engen, S., Lande, R., Sæther, B.-E., Dobson, F.S. 2009. Reproductive value and the stochastic demography of age-structured populations. *American Naturalist*, 174: 795–804.
- Engen, S., Lande, R., Sæther, B.-E., Gienapp, P. 2010. Estimating the ratio of effective to actual size of an age-structured population from individual demographic data. *Journal of Evolutionary Biology*, 23, 1148-1158.
- Franklin, I.R. 1980. Evolutionary change in small populations. In: Soul, M.E. and Wilcox, B.A. (eds.), *Conservation biology: an evolutionary-ecological perspective*. Sinauer Associates, Sunderland, MA, pp. 135-150.
- Franklin, I.R., Frankham, R. 1998. How large must populations be to retain evolutionary potential? *Animal Conservation*, 1:69-73.
- Frankham, R. 1995. Effective population size/adult population size ratio in wildlife: a review. *Genetics Research*, 66: 95-107.
- Frankham, R., Ballou, J.D., Briscoe, D.A. 2010. *Introduction to Conservation Genetics*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- 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.
- Gunn, A. 2016. *Rangifer tarandus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T29742A22167140.
- James, J.W. 1971. The founder effect and response to artificial selection. *Genetical Research*, 12: 249-266.

- Kalinowski, S.T., Waples, R.S. 2002. Relationship of effective to census size in fluctuating populations. *Conservation Biology*, 16: 129-136.
- Kéry, M., Schaub, M. 2012. Bayesian population analysis using WinBUGS: a hierarchical perspective. Academic Press, Waltham, MA.
- Klein, D.R. 1968. The Introduction, Increase, and Crash of Reindeer on St. Matthew Island. *Journal of Wildlife Management*, 32: 350-367.
- Kuparinen, A., Merilä, J. 2007. Detecting and managing fisheries-induced evolution. *Trends in Ecology and Evolution*, 22: 652-659.
- Kuparinen, A., Hutchings, J.A., Waples, R. 2016. Harvest-induced evolution and effective population size. *Evolutionary Applications*, 9: 658-572.
- Lande, R. 1985. Expected time for random genetic drift of a population between stable phenotypic states. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 82: 7641-7654.
- Lande, R. 1995. Mutation and conservation. *Conservation Biology*, 9: 782-791.
- Lande, R., Engen, S., Sæther, B.-E. 1995. Optimal Harvesting of Fluctuating Populations with a Risk of Extinction. *American Naturalist*, 145: 728-745.
- Lande, R. 1998. Demographic stochasticity and Allee effect on a scale with isotropic noise. *Oikos*, 83: 353-358.
- Lande, R., Engen, S., Sæther, B.-E. 2003. Stochastic population dynamics in ecology and conservation. Oxford University Press, New York.
- Leader-Williams, N., Walton, D., Prince, P. 1989. Introduced reindeer on South Georgia - a management dilemma. *Rangifer*, 9: 59-65.
- Lee, A.M., Engen, S., Sæther, B.-E. 2011. The influence of persistent individual differences and age at maturity on effective population size. *Proceedings of the Royal Society B*, 278: 3302-3312.
- Lynch, M., og Lande, R. 1998. The critical effective size for a genetically secure population. *Animal Conservation*, 1: 70-72.
- Myers, R.A., Barrowman, N.J., Hutchings, J.A., Rosenberg, A.A. 1995. Population dynamics of exploited fish stocks at low population sizes. *Science*, 269: 1106-1108.
- Myhre, A.M., Engen, S., Sæther, B.-E. 2016. Effective size of density-dependent populations in fluctuating environments. *Evolution*, 70: 2431-2446.
- Myhre, A.M., Engen, S., Sæther, B.-E. 2017. Effective size of density-dependent two-sex populations: the effect of mating systems. *Journal of Evolutionary Biology*, 30: 1561-1575.
- Mysterud, A., Hopp, P., Alvseike, K.R., Benestad, S.L., Nilsen, E.B., Rolandsen, C.M., Strand, O., Våge, J., Viljugrein, H. 2020. Hunting strategies to increase detection of chronic wasting disease in cervids. *Nature Communications*, 11: 4392.
- Nilsen, E.B., Strand, O. 2017. Populasjonsdynamiske utfordringer knyttet til fragmentering av villreinfjellet. NINA temahefte 70.

- Nilsen, E.B., Strand, O. 2018. Integrating data from multiple sources for insights into demographic processes: Simulation studies and proof of concept for hierarchical change-in-ratio models. *PLoS ONE*, 13: e0194566.
- Nunney, L. 1993. The influence of mating system and overlapping generations on effective population size. *Evolution*, 47: 1329-1341.
- Nunney, L. 1995. Measuring the ratio of effective population size to adult numbers using genetic and ecological data. *Evolution*, 49: 389-392.
- Nunney, L. Elam, D.R. 1994. Estimating the effective population size of conserved populations. *Conservation Biology*, 8: 175-184.
- Palstra, F.P., Ruzzante, D. 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: 3428–3447.
- Palstra, F.P., Fraser, D.J. 2012. Effective/census population size ratio estimation: a compendium and appraisal. *Ecology and Evolution*, 2: 2357–2365.
- Panzacchi, M., Van Moorter, B., Jordhøy, P., Strand, O. 2013. Learning from the past to predict the future: modelling archaeological findings and GPS data to quantify reindeer sensitivity to anthropogenic disturbance in Norway. *Landscape Ecology*, 28: 847-859.
- Panzacchi, M., Van Moorter, B., Strand, O., Loe, L.E., Reimers, E. 2015. Searching for the fundamental niche using individual-based habitat selection modelling across populations. *Ecography*, 38: 659-669.
- Robertson, A. 1960. A theory of limits in artificial selection. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 153: 234-249.
- Ryman, N., Baccus, R., Reuterwall, C., Smith, M.H. 1981. Effective population size, generation interval, and potential loss of genetic variability in game species under different hunting regimes. *Oikos*, 36: 257-266.
- Røed, K., Holand, Ø., Gjøstein, H., Hansen, H. 2005. Variation in male reproductive success in a wild population of reindeer. *Journal of wildlife management*, 69: 1163-1170.
- Soule, M.E. 1980. Thresholds for survival: maintaining fitness and evolutionary potential. In: Soul, M.E. and Wilcox, B.A. (eds.), *Conservation biology: an evolutionary-ecological perspective*. Sinauer Associates, Sunderland, MA, pp. 151-170.
- Sæther, B.-E., Engen, S., Solberg, E.J. 2009. Effective size of harvested ungulate populations. *Animal Conservation*, 12: 488-495.
- Thórisson, S. 1984. The history of reindeer in Iceland and reindeer study 1979 - 1981. *Rangifer*, 4: 22-38.
- Uboni, A., Horstkotte, T., Kaarlejärvi, E., Sévêque, A., Stammler, F., Olofsson, J., Forbes, B.C., Moen, J. 2016. Long-term trends and role of climate in the population dynamics of Eurasian reindeer. *PLoS ONE*, 11: e0158359.
- Vucetich, J.A., Waite, T.A., Nunney, L. 1997. Fluctuating population size and the ratio of effective to census population size. *Evolution*, 51: 2017-2021.

Wang, J., Santiago, E., Caballero, A. 2016. Prediction and estimation of effective population size. *Hereditas*, 117: 193-206.

Waples, R.S. 2002. Effective size of fluctuating salmon populations. *Genetics*, 161: 783-791.

Waples, R.S. 2005. Genetic estimates of contemporary effective population size: to what time periods do the estimates apply? *Molecular Ecology*, 14: 3335-3352.

Waples, R.S., Luikart, G., Faulkner, J.R., Tallmon, D.A. 2013. Simple life-history traits explain key effective population size ratios across diverse taxa. *Proceedings of the Royal Society B*, 280: 20131339.

Wittmer, H.U., Sinclair, A.R.E., McLellan, B.N. 2005. The role of predation in the decline and extirpation of woodland caribou. *Oecologia*, 144: 257-267.

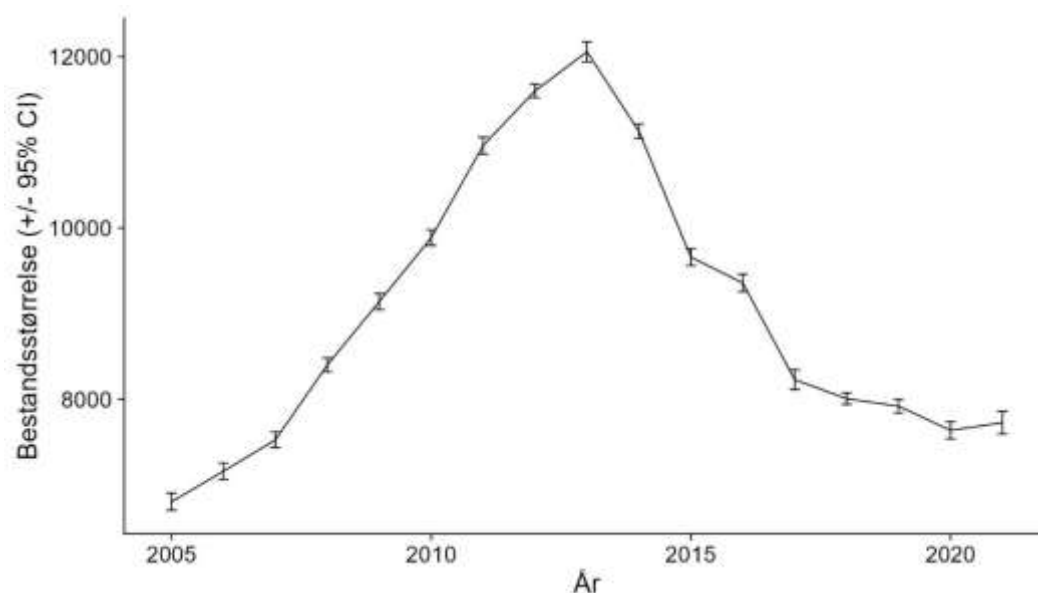
Wright, S. 1931. Evolution in Mendelian populations. *Genetics*, 16: 97-159.

Vedlegg

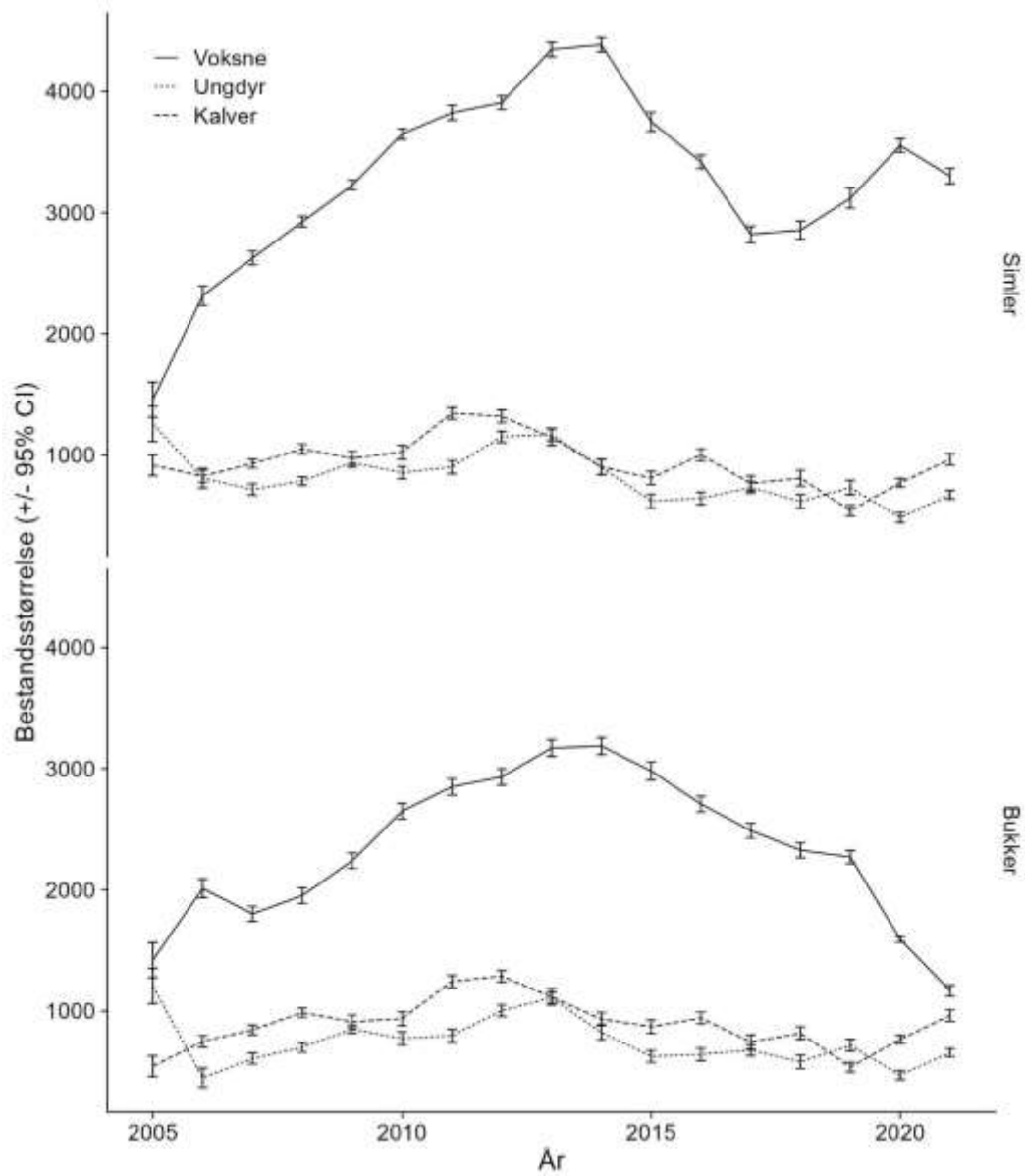
A. Høstingsrater og bestandsstørrelser

Tabell 2: Gjennomsnittlig (+/- standardfeil) høstingsrate i perioden 2005-2018 (eksl. 2015) for reinbestanden på Hardangervidda. Året 2015 ble ekskludert på grunn av at kun en lav andel av bestanden ble telt opp dette året, noe som gir usikre estimater. Høstingsraten er gitt som andelen av hvert kjønn og aldersklasse som høstes.

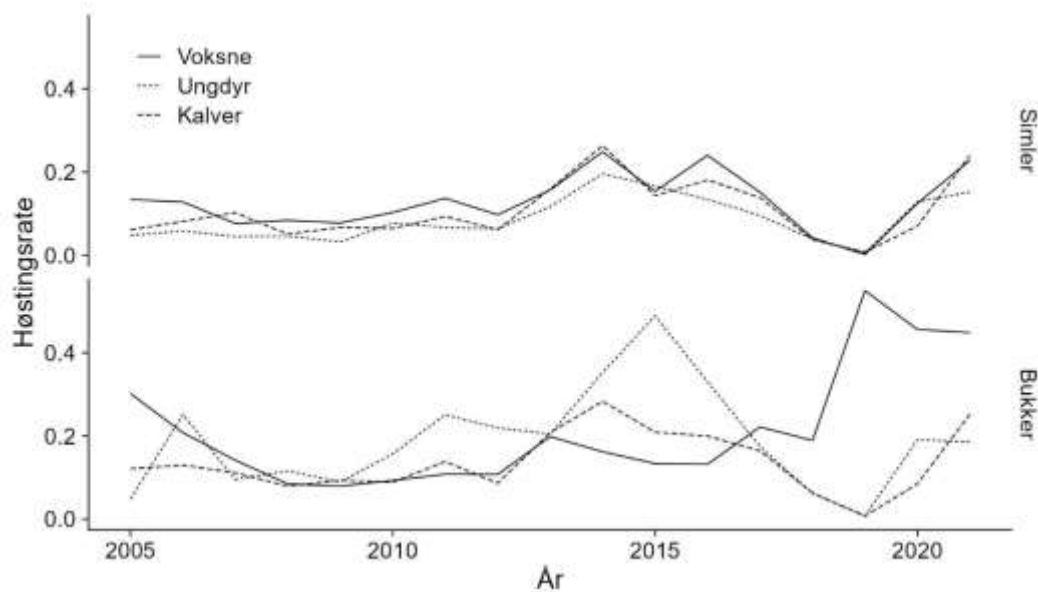
	Høstingsrate	
	Gjennomsnitt ± standardfeil	Variasjonsbredde
Simler		
Kalver	0.105±0.018	0.037-0.264
Ungdyr	0.078±0.013	0.032-0.196
Voksne	0.129±0.017	0.042-0.249
Bukker		
Kalver	0.136±0.018	0.063-0.283
Ungdyr	0.181±0.027	0.048-0.352
Voksne	0.156±0.018	0.079-0.302



Figur A1: Estimert total bestandsstørrelse (gjennomsnitt ± 95 % konfiansintervall) for reinbestanden på Hardangervidda.



Figur A2: Estimert bestandsstørrelse for hver alders- og kjønnsklasse (gjennomsnitt \pm 95 % konfidensinterval) i reinbestanden på Hardangervidda.



Figur A3: Estimert årlig høstingsrate for hver alders- og kjønnsklasse i reinbestanden på Hardangervidda. Estimaten er basert på rapportert antall dyr som er høstet og den estimerte bestandsstørrelsen til hver alders- og kjønnsklasse.

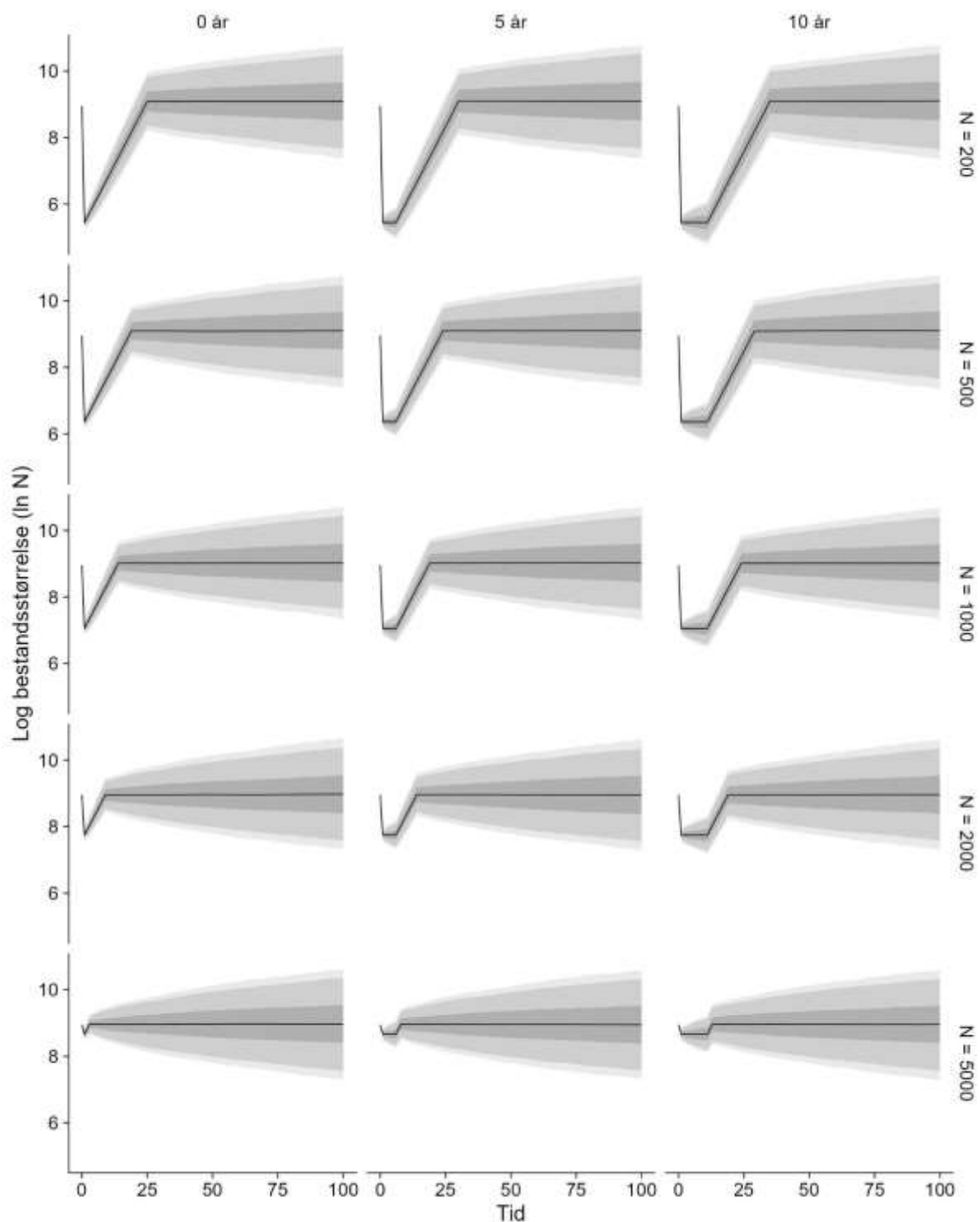
B. Prosjeksjonsmatrise – vekst begrenset av simlene

Den forventede projeksjonsmatrisen uten jakt (EA_f^*), der en antar at bestanden kun er begrenset av antall hunner som er tilgjengelig og ikke regner med genetiske bidrag til neste generasjon kan skrives som

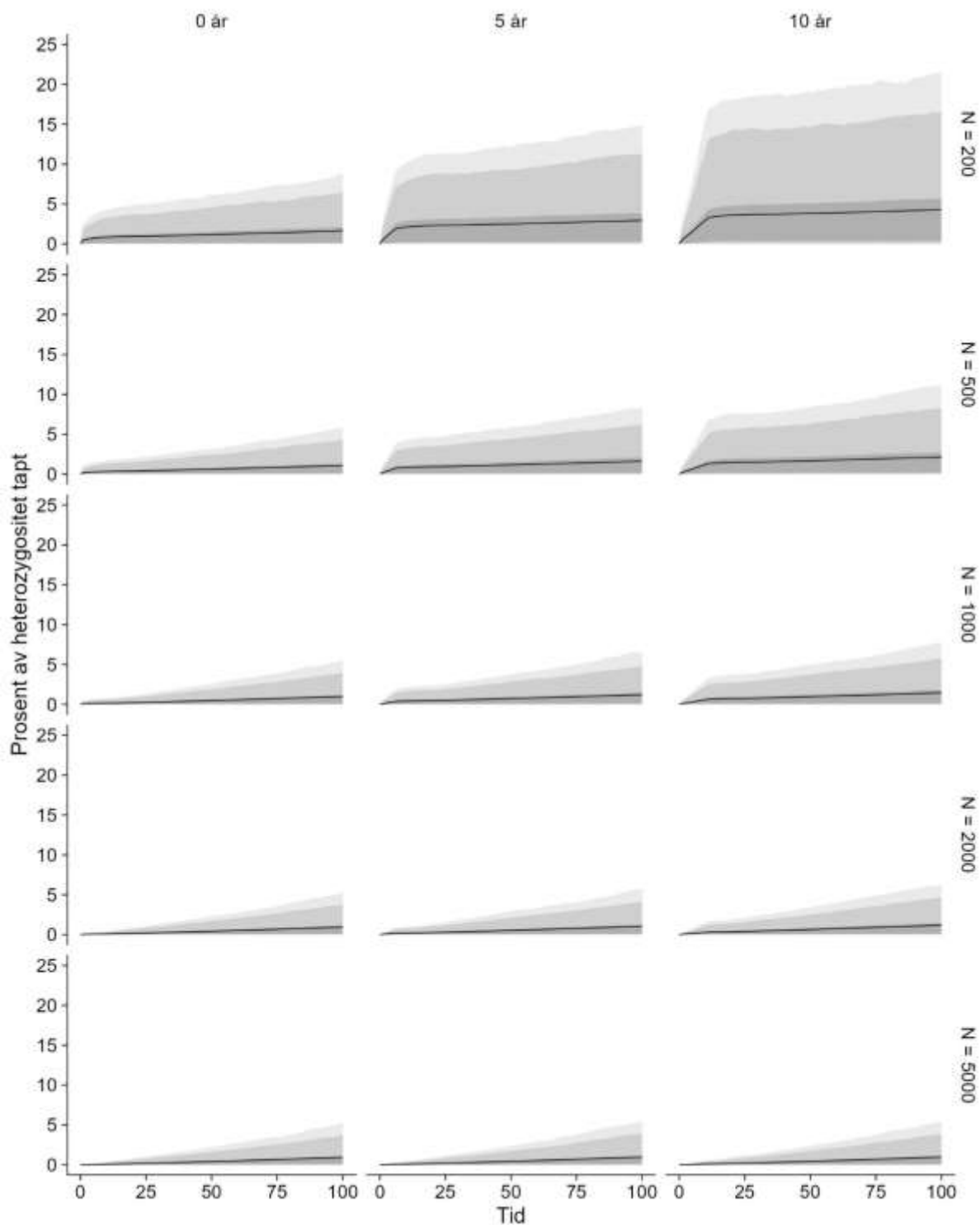
$$EA_f^* = \begin{bmatrix} EA_{f,ff}^* & EA_{f,mf}^* \\ EA_{f,fm}^* & EA_{f,mm}^* \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 0 & qb_{f,1} & qb_{f,2} & 0 & 0 & 0 \\ s_{f,0} & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & s_{f,1} & s_{f,2} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & (1-q)b_{f,1} & (1-q)b_{f,2} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & s_{m,0} & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & s_{m,1} & s_{m,2} \end{bmatrix},$$

der elementene i matrisen som ikke er null er de forventede fekunditetene til hunner ($b_{f,i}$) og overlevelsen ett år framover til begge kjønn ($s_{f,i}$ og $s_{m,i}$, ekskludert jakt). Under antagelsen om at bestanden kun er begrenset av antall tilgjengelige hunner og at det alltid er tilstrekkelig antall hanner til stede til at alle hunner kan parre seg, vil antall hanner i bestanden ikke påvirke vekstraten.

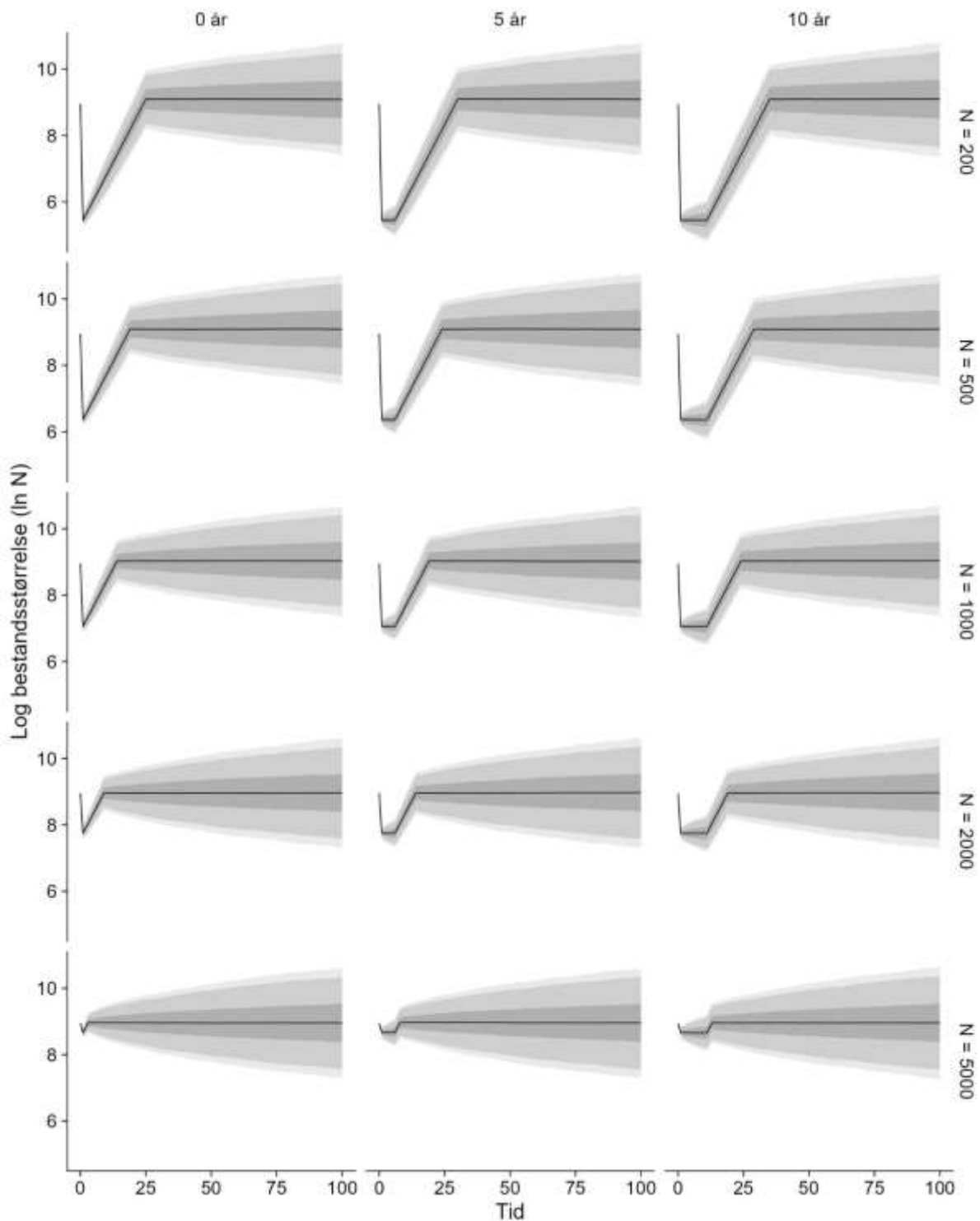
C. Simuleringer av genetisk mangfold: Endringer over tid



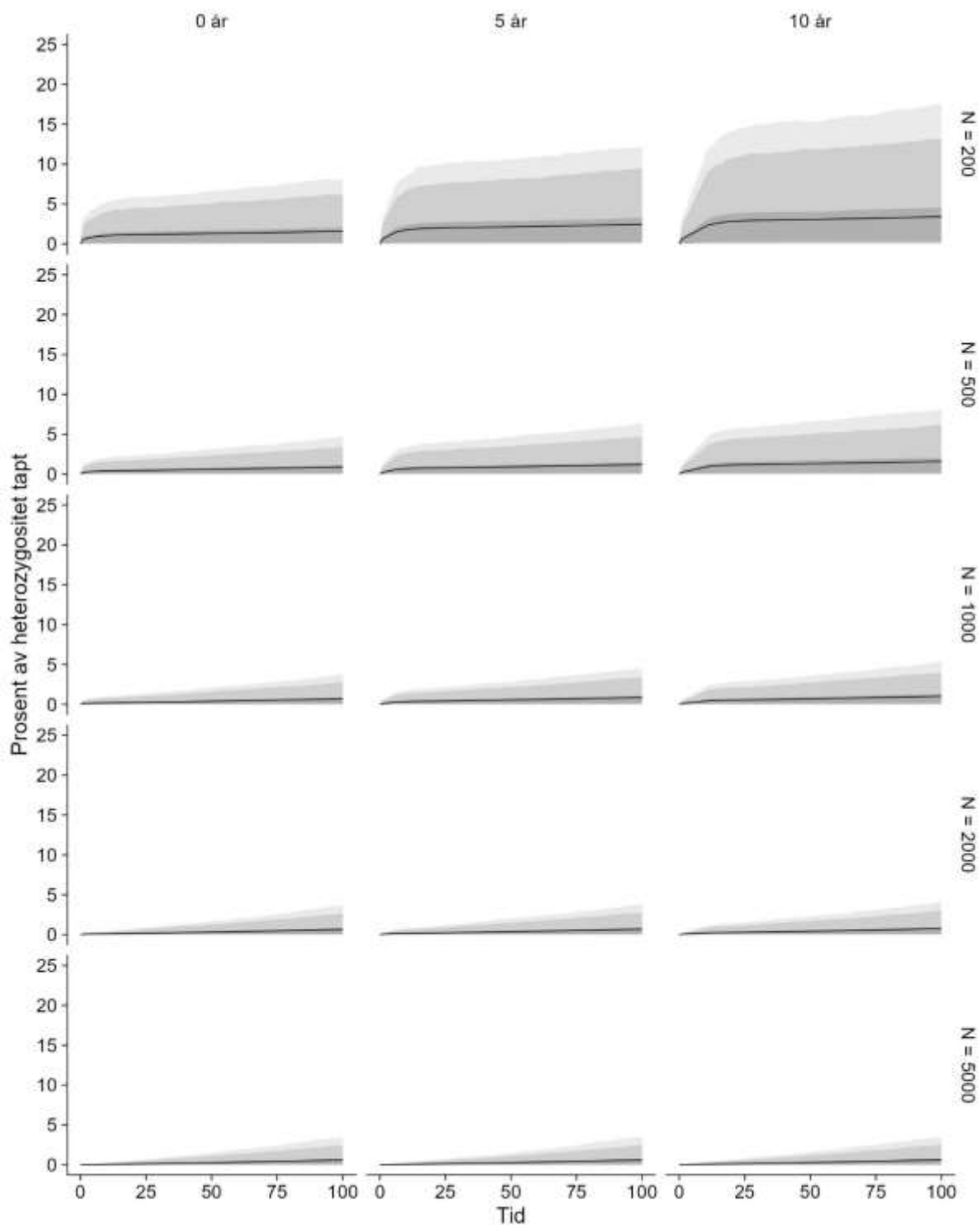
Figur C1: Fordeling av den naturlige logaritmen av bestandsstørrelse over tid i simuleringer hvor en starter med bestandsreduksjon som holdes i 0, 5 eller 10 år og 90 % av voksen bukk høstes mens bestanden holdes stabil ved å skalere høstingsratene til kalv, ungdyr og voksen simle. Skalerte høstingsrater tar som utgangspunkt de observerte gjennomsnittlige høstingsratene i perioden 2005-2018. $N_0 = 7725$, $\sigma_d^2 = 0.581$ og $\sigma_e^2 = 0.007$ og etter perioden med bestandsreduksjon opphører all høsting slik at bestanden vokser inntil den når N_0 og holdes stabil der. Den heltrukne linjen viser gjennomsnittet og 50, 90 og 95 % konfidensintervaller er vist med de ulike gradene av grått.



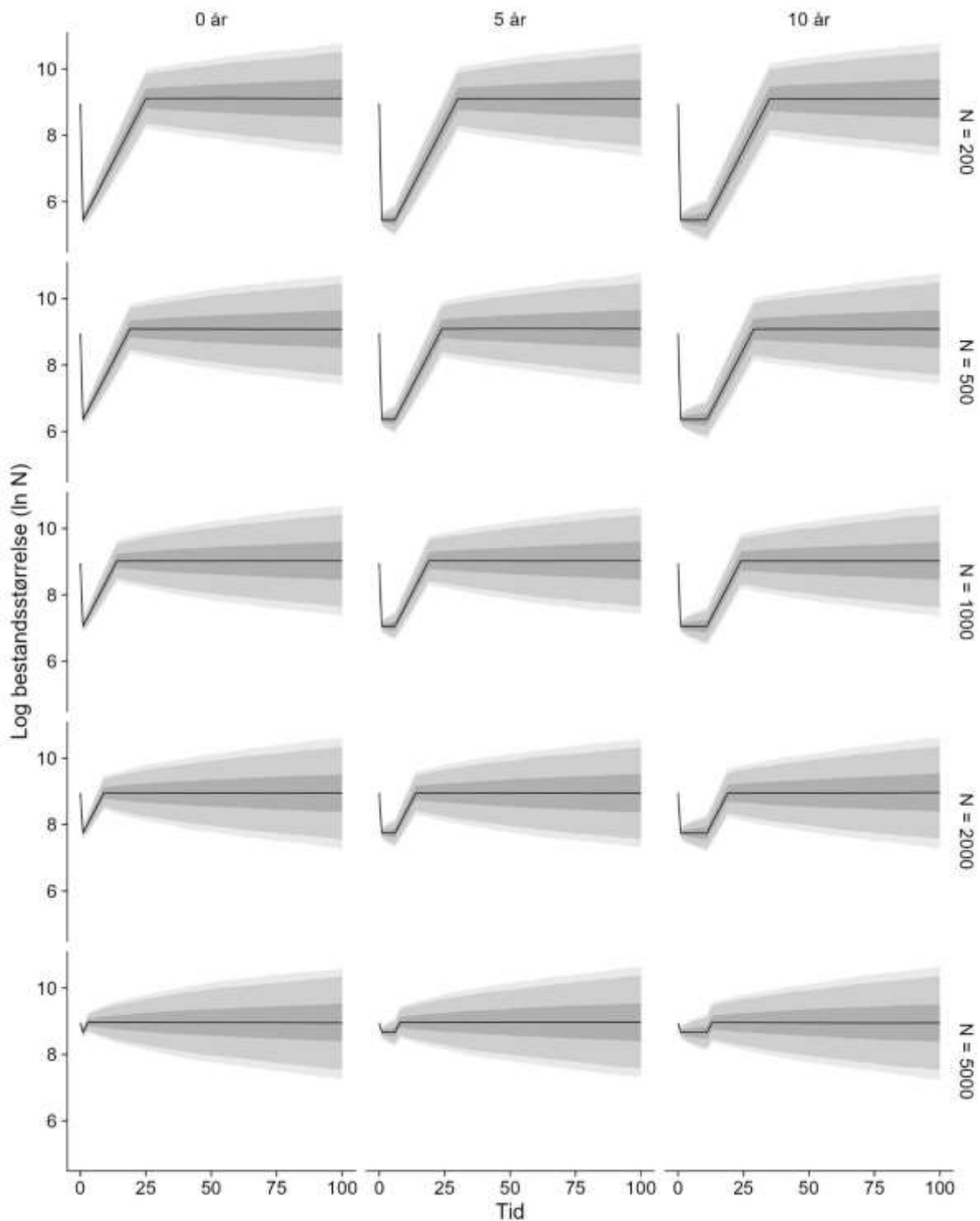
Figur C2: Fordeling av hvor mye av heterozygositeten som tapes over tid i simuleringer hvor en starter med bestandsreduksjon som holdes i 0, 5 eller 10 år og 90 % av voksen bukk høstes mens bestanden holdes stabil ved å skalere høstingsratene til kalv, ungdyr og voksen simle. Skalerte høstingsrater tar som utgangspunkt de observerte gjennomsnittlige høstingsratene i perioden 2005-2018. $N_0 = 7725$, $\sigma_a^2 = 0.581$ og $\sigma_e^2 = 0.007$ og etter perioden med bestandsreduksjon opphører all høsting slik at bestanden vokser inntil den når N_0 og holdes stabil der. Størrelsen på den genetiske driften i bestanden endres over tid i takt med endringer i bestandsstørrelsen og høstingsratene. Den heltrukne linjen viser gjennomsnittet og 50, 90 og 95 % konfidensintervaller er vist med de ulike gradene av grått.



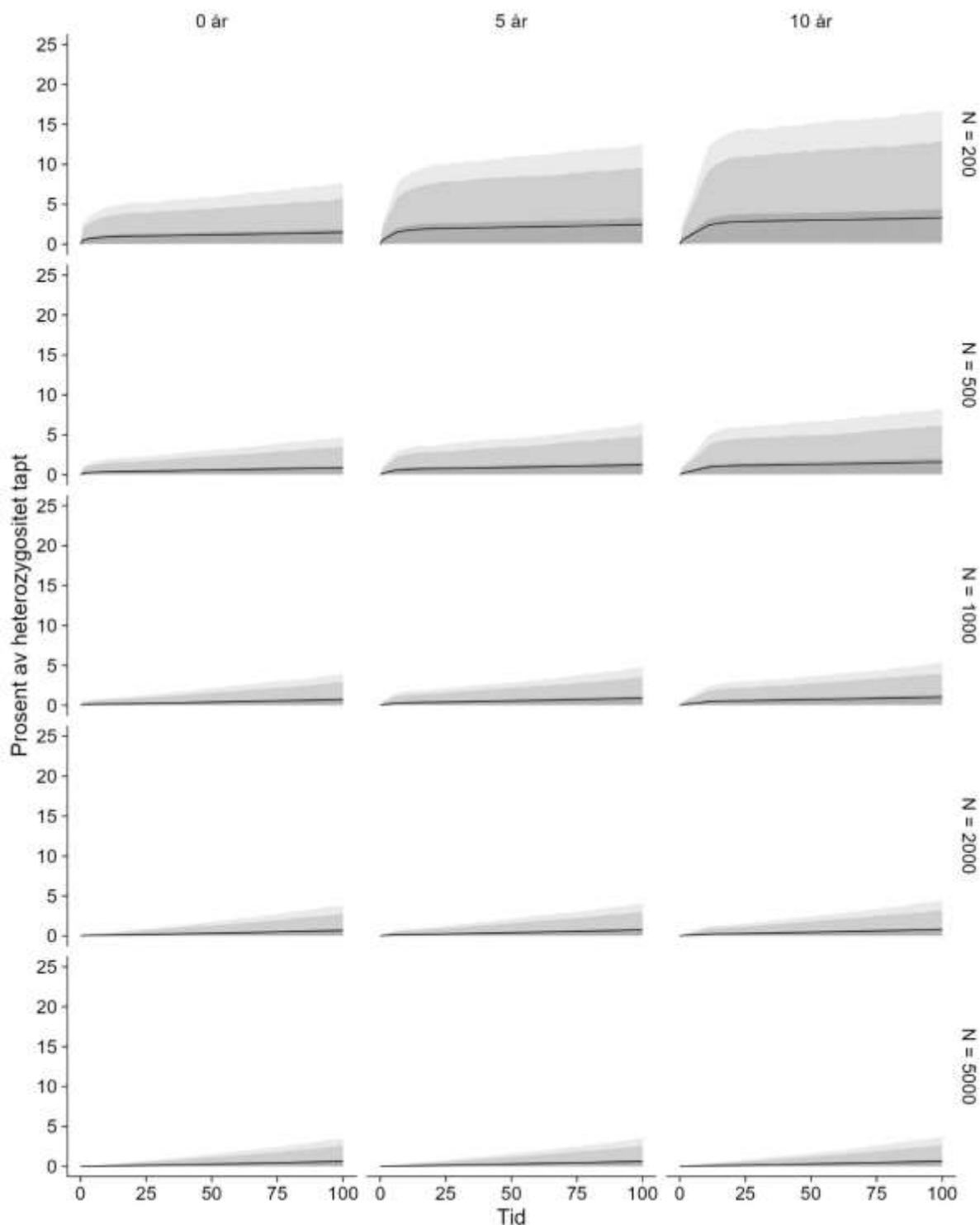
Figur C3: Fordeling av den naturlige logaritmen av bestandsstørrelse over tid i simuleringer hvor en starter med bestandsreduksjon som holdes i 0, 5 eller 10 år og 20 % av voksen simle og bukk høstes mens bestanden holdes stabil ved å skalere høstingsratene til kalv og ungdyr. Skalerte høstingsrater tar som utgangspunkt de observerte gjennomsnittlige høstingsratene i perioden 2005-2018. $N_0 = 7725$, $\sigma_d^2 = 0.581$ og $\sigma_e^2 = 0.007$ og etter perioden med bestandsreduksjon opphører all høsting slik at bestanden vokser inntil den når N_0 og holdes stabil der. Den heltrukne linjen viser gjennomsnittet og 50, 90 og 95 % konfidensintervaller er vist med de ulike gradene av grått.



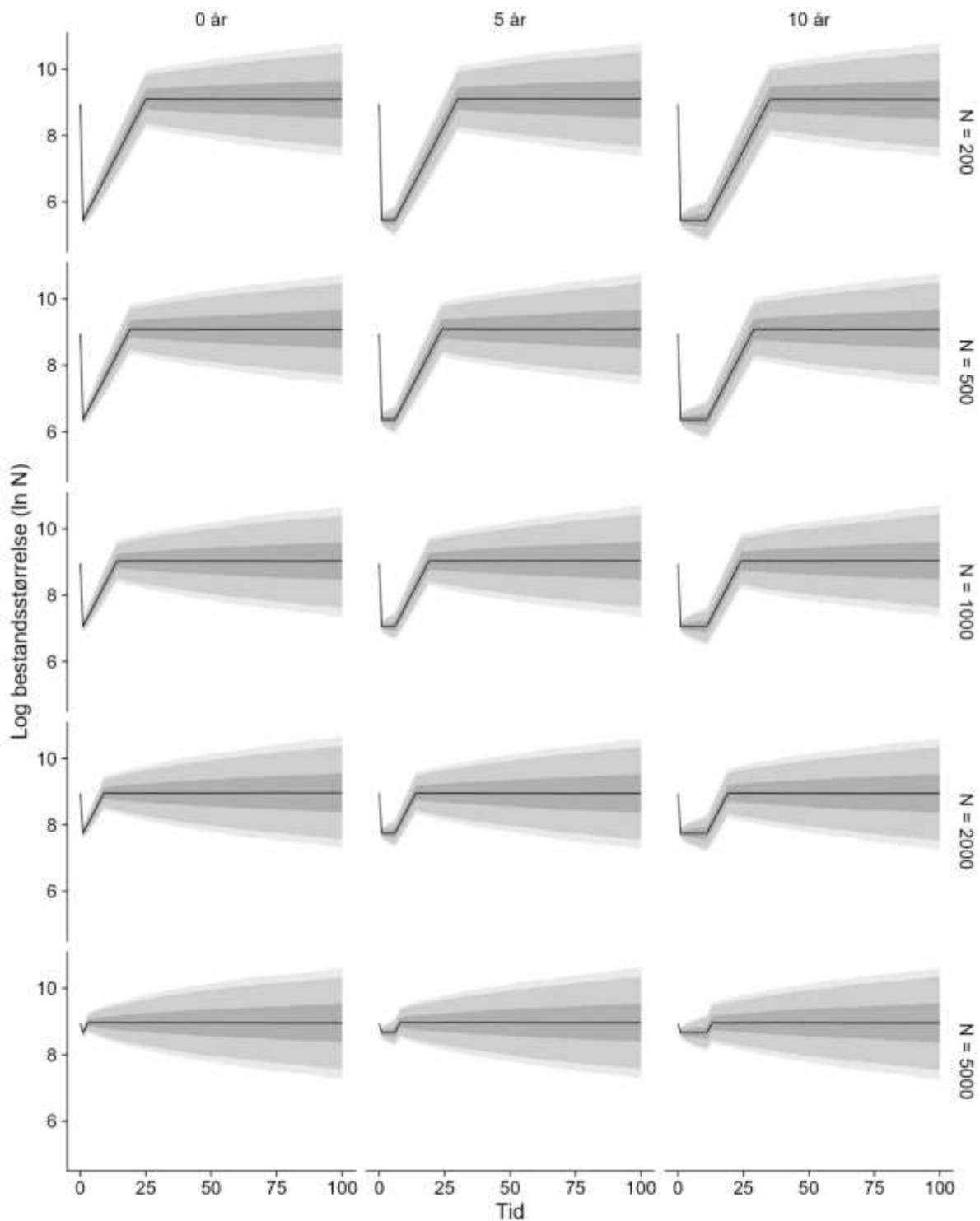
Figur C4: Fordeling av hvor mye av heterozygositeten som tapes over tid i simuleringer hvor en starter med bestandsreduksjon som holdes i 0, 5 eller 10 år og 20 % av voksen simle og bukk høstes mens bestanden holdes stabil ved å skalere høstingsratene til kalv og ungdyr. Skalerte høstingsrater tar som utgangspunkt de observerte gjennomsnittlige høstingsratene i perioden 2005-2018. $N_0 = 7725$, $\sigma_d^2 = 0.581$ og $\sigma_e^2 = 0.007$ og etter perioden med bestandsreduksjon opphører all høsting slik at bestanden vokser inntil den når N_0 og holdes stabil der. Størrelsen på den genetiske driften i bestanden endres over tid i takt med endringer i bestandsstørrelsen og høstingsratene. Den heltrukne linjen viser gjennomsnittet og 50, 90 og 95 % konfidensintervaller er vist med de ulike gradene av grått.



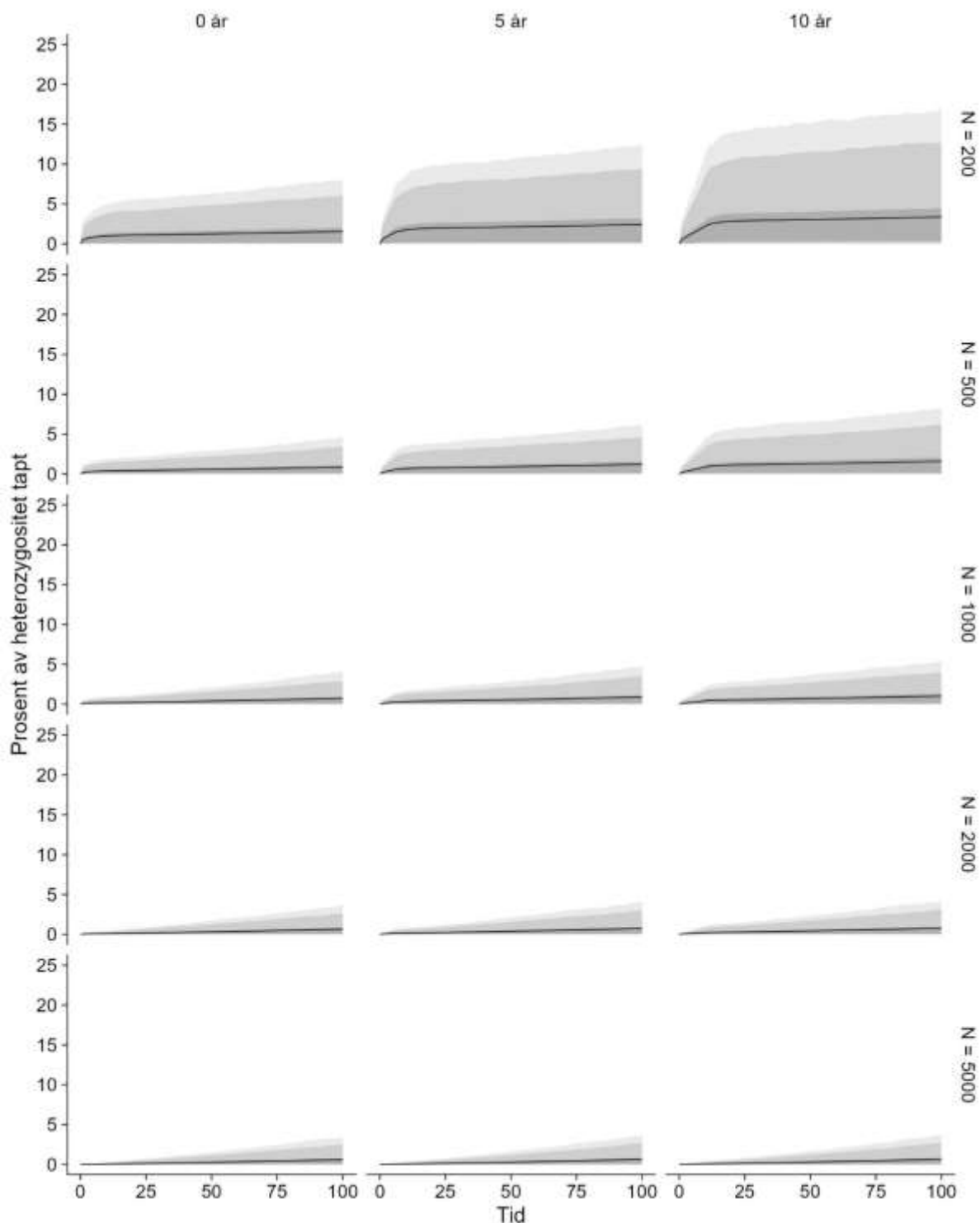
Figur C5: Fordeling av den naturlige logaritmen av bestandsstørrelse over tid i simuleringer hvor en starter med bestandsreduksjon som holdes i 0, 5 eller 10 år og 50 % av kalvene høstes mens bestanden holdes stabil ved å skalere høstingsratene til ungdyr og voksen simle. Skalerte høstingsrater tar som utgangspunkt de observerte gjennomsnittlige høstingsratene i perioden 2005-2018. Høstingsraten til voksen bukk holdes ved gjennomsnittet ($h_{m,2} = 0.156$). $N_0 = 7725$, $\sigma_d^2 = 0.581$ og $\sigma_e^2 = 0.007$ og etter perioden med bestandsreduksjon opphører all høsting slik at bestanden vokser inntil den når N_0 og holdes stabil der. Den heltrukne linjen viser gjennomsnittet og 50, 90 og 95 % konfidensintervaller er vist med de ulike gradene av grått.



Figur C6: Fordeling av hvor mye av heterozygositeten som tapes over tid i simuleringer hvor en starter med bestandsreduksjon som holdes i 0, 5 eller 10 år og 50 % av kalvene høstes mens bestanden holdes stabil ved å skalere høstingsratene til ungdyr og voksen simle. Skalerte høstingsrater tar som utgangspunkt de observerte gjennomsnittlige høstingsratene i perioden 2005-2018. Høstingsraten til voksen bukk holdes ved gjennomsnittet ($h_{m,2} = 0.156$). $N_0 = 7725$, $\sigma_d^2 = 0.581$ og $\sigma_e^2 = 0.007$ og etter perioden med bestandsreduksjon opphører all høsting slik at bestanden vokser inntil den når N_0 og holdes stabil der. Størrelsen på den genetiske driften i bestanden endres over tid i takt med endringer i bestandsstørrelsen og høstingsratene. Den heltrukne linjen viser gjennomsnittet og 50, 90 og 95 % konfidensintervaller er vist med de ulike gradene av grått.



Figur C7: Fordeling av den naturlige logaritmen av bestandsstørrelse over tid i simuleringer hvor en starter med bestandsreduksjon som holdes i 0, 5 eller 10 år og alle høstingsrater skaleres når bestandsstørrelsen holdes stabil. Skalerte høstingsrater tar som utgangspunkt de observerte gjennomsnittlige høstingsratene i perioden 2005-2018. $N_0 = 7725$, $\sigma_d^2 = 0.581$ og $\sigma_e^2 = 0.007$ og etter perioden med bestandsreduksjon opphører all høsting slik at bestanden vokser inntil den når N_0 og holdes stabil der. Den heltrukne linjen viser gjennomsnittet og 50, 90 og 95 % konfidensintervaller er vist med de ulike gradene av grått.



Figur C8: Fordeling av hvor mye av heterozygositeten som tapes over tid i simuleringer hvor en starter med bestandsreduksjon som holdes i 0, 5 eller 10 år og alle høstingsrater skaleres når bestandsstørrelsen holdes stabil. Skalerte høstingsrater tar som utgangspunkt de observerte gjennomsnittlige høstingsratene i perioden 2005-2018. $N_0 = 7725$, $\sigma_d^2 = 0.581$ og $\sigma_e^2 = 0.007$ og etter perioden med bestandsreduksjon opphører all høsting slik at bestanden vokser inntil den når N_0 og holdes stabil der. Størrelsen på den genetiske driften i bestanden endres over tid i takt med endringer i bestandsstørrelsen og høstingsratene. Den heltrukne linjen viser gjennomsnittet og 50, 90 og 95 % konfidensintervaller er vist med de ulike gradene av grått.

D. Stegvis oversikt over de analytiske prosedyrene for å estimere N_e

1. Definer en høstingsstrategi (**h**) og parringssuksessen (**m**) til bukker.
2. Estimer de vitale ratene $b_{f,i}$, $s_{f,i}$ og $s_{m,i}$ basert på høstingsstrategien og parameterne ϕ_2 , η og ϕ_1 .
3. *Ved stabil bestand*: Skaler de vitale ratene til bestanden til en stabil vekstrate ($\lambda = 1$) med utgangspunkt i en ren hunn-bestand.
4. Estimer fekunditeten til hanner ($b_{m,i}$), gitt høstingsstrategien og parringssuksessen slik at $\lambda_m = \lambda_f$.
5. Sett opp projeksjonsmatrisen.
6. Estimer vekstraten (λ), de reproduktive verdiene (**v**) og den stabile alders- og kjønnsstrukturen (**u**).
7. Estimer variansen i fekunditetene til simlene og bukkene.
8. Estimer generasjonstiden (T) og den demografiske variansen (σ_{dg}^2).
9. Estimer den effektive bestandsstørrelsen (N_e) og forholdet mellom N_e og faktisk bestandsstørrelse (N).