



Kunnskap for en bedre verden

GENETISK OPPHAV TIL DEN NORSKE-SVENSKKE ULVESTAMMEN

Hans K. Stenøien, [Xin Sun](#), Michel D. Martin, Camilla H. Scharff-Olsen, Germán Hernández Alonso, Nuno Filipe Gomes Martins, Liam Lanigan, Marta Maria Ciucani, Mikkel-Holger S. Sinding, Shyam Gopalakrishnan, M. Thomas P. Gilbert

Bakgrunn

- Stortinget ba i 2016 om en ny uavhengig utredning av den genetiske opprinnelsen til ulvestammen i Norge
- To deler:
 - Litteraturgjennomgang
 - Empirisk undersøkelse av den norsk-svenske ulvebestandens opprinnelse, både genetisk og geografisk, samt å undersøke spørsmål knyttet til hybridisering mellom ulver og hunder
- Allendorf, Freedman, Wayne (2017)
 - «Panel review of genetic studies on the Scandinavian grey wolf»
 - *«...the existing Norwegian/Scandinavian population derives from immigration from Finland and Northwest Russia. In addition, the existing population does not show evidence of hybridization with dogs»*

Prosjektet

- Oppdrag gitt av Miljødirektoratet til NTNU Vitenskapsmuseet i samarbeid med Universitet i København
- Hans K. Stenøien, Mike Martin og Tom Gilbert (Xin Sun og Shyam Gopalakrishnan)



- 3-årig prosjekt
- Datasett bestående av komplett arvemateriale (helgenomsekvenser) fra ulv og hund

Vitenskapelig referansegruppe

- Jouni Aspi (Oulu University, Finland)
- Love Dalén (Naturhistoriska Riksmuseet, Sverige)
- Øystein Flagstad (Norsk institutt for naturforskning, Norge)
- Kjetill S. Jakobsen (Universitetet i Oslo, Norge)
- Frode Lingaas (Norges miljø- og biovitenskapelige universitet, Norge)
- Alfred L. Roca (University of Illinois, USA)
- Urmas Saarma (Tartu University, Estland)
- Øyvind Øverli (Norges miljø- og biovitenskapelige universitet, Norge)
- Mikael Åkesson (Sveriges Lantbruksuniversitet, Sverige).

Tidligere studier

THE ROYAL SOCIETY

Received 20 June 2002
Accepted 3 September 2002
Published online 21 November 2002

Rescue of a severely bottlenecked wolf (*Canis lupus*) population by a single immigrant

Carles Vilà¹, Anna-Karin Sundqvist¹, Øystein Flagstad¹, Jennifer Seddon¹, Susanne Björnerfeldt¹, Ilpo Kojola², Adriano Casulli³, Håkan Sand⁴, Petter Wabakken⁵ and Hans Ellegren^{1*}

Molecular Ecology (2006) 15, 1561–1576

doi: 10.1111/j.1365-294X.2006.02877.x

Genetic diversity, population structure, effective population size and demographic history of the Finnish wolf population

J. ASPI,* E. ROININEN,* M. RUOKONEN,* I. KOJOLA† and C. VILÀ‡

Conserv Genet (2009) 10:815–826
DOI 10.1007/s10592-008-9642-x

RESEARCH ARTICLE

Genetic structure of the northwestern Russian wolf population and gene flow between Russia and Finland

Jouni Aspi · Eeva Roininen · Jukka Kiiskilä · Minna Ruokonen · Ilpo Kojola · Leo Bljudnik · Pjotr Danilov · Samuli Heikkinen · Erkki Pulliainen

Conservation Genetics (2006) 7:225–230
DOI 10.1007/s10592-005-9001-0

© Springer

Genetic identification of immigrants to the Scandinavian wolf population

J.M. Seddon^{1,2,*}, A.-K. Sundqvist², S. Björnerfeldt² & H. Ellegren²

Y chromosome haplotyping in Scandinavian wolves (*Canis lupus*) based on microsatellite markers

UNDQVIST,* H. ELLEGREN,* M. OLIVIER† and C. VILÀ*

Molecular Ecology (2003) 12, 869–880

Two centuries of the Scandinavian wolf population: patterns of genetic variability and migration during an era of dramatic decline

FLAGSTAD,** C. W. WALKER,* C. VILÀ,* A.-K. SUNDQVIST,* B. FERNHOLM,† V. HJERTHAMMER,‡ G. WILSTAD,§ I. KOJOLA,¶ and H. ELLEGREN*

MOLECULAR ECOLOGY

Molecular Ecology (2016) 25, 4745–4756

doi: 10.1111/mec.13797

Genetic rescue in a severely inbred wolf population

MIKAEL ÅKESSON,* OLOF LIBERG,* HÅKAN SAND,* PETTER WABAKKEN,† STAFFAN BENSCH‡ and ØYSTEIN FLAGSTAD§

Tidligere studier

ARTICLES
<https://doi.org/10.1038/s41559-017-0375-4>
nature
ecology & evolution

Genomic consequences of intensive inbreeding in an isolated wolf population

Marty Kardos^{1,2}, Mikael Åkesson³, Toby Fountain¹, Øystein Flagstad⁴, Olof Liberg³, Pall Olason⁵, Håkan Sand³, Petter Wabakken⁶, Camilla Wikén³ and Hans Ellegren^{1*}

Genetisk bakgrunn hos ulv (*Canis lupus*) i Norge og Skandinavia

Morten Skage¹, Julia MI Barth¹, Sissel Jentoft¹, Øyvind Øverli² og Kjetill S Jakobsen¹

Received: 8 July 2020 | Revised: 9 October 2020 | Accepted: 11 October 2020
DOI: 10.1111/eva.13151

ORIGINAL ARTICLE

Evolutionary Applications

Whole-genome analyses provide no evidence for dog introgression in Fennoscandian wolf populations

Linnéa Smeds¹ | Jouni Aspi² | Jonas Berglund¹ | Ilpo Kojola³ | Konstantin Tirronen⁴ | Hans Ellegren¹

Tidligere studier

- utfordringer:
 - Lav oppløsning
 - Begrenset antall prøver
 - Begrenset geografisk utbredelse
 - Ikke enkelt å følge endringer gjennom tid

Tidligere studier

- Utfordringer:
 - Lav oppløsning
 - Begrenset antall prøver
 - Begrenset geografisk dekkning
 - Ikke enkelt å følge opp
- Vår studie
 - Prøvetagning fra hele utbredelsesområdet
 - Bruke samlingsmateriale fra universitetsmuseer (aDNA)
 - Next-generation sequencing og avansert bioinformatikk



Oversikt

- Innsamling
- Genetisk struktur hos ulv
- Fitness hos ulv
- Utskifting av fennoskandiske ulver
- Blandet avstamning av norsk-svensk ulv
- Testing for lokal tilpasning

Oversikt

- Innsamling
- Genetisk struktur hos ulv
- Fitness hos ulv
- Utskifting av fennoskandiske ulver
- Blandet avstamning av norsk-svensk ulv
- Testing for lokal tilpasning

Innsamling

- Møte i København 29. mai 2019, 24 ledende forskere invitert
- Innsamling av materiale, overordnet strategi for prosjekt



Prof. Tom Gilbert,
internasjonal workshop 2019

Innsamling

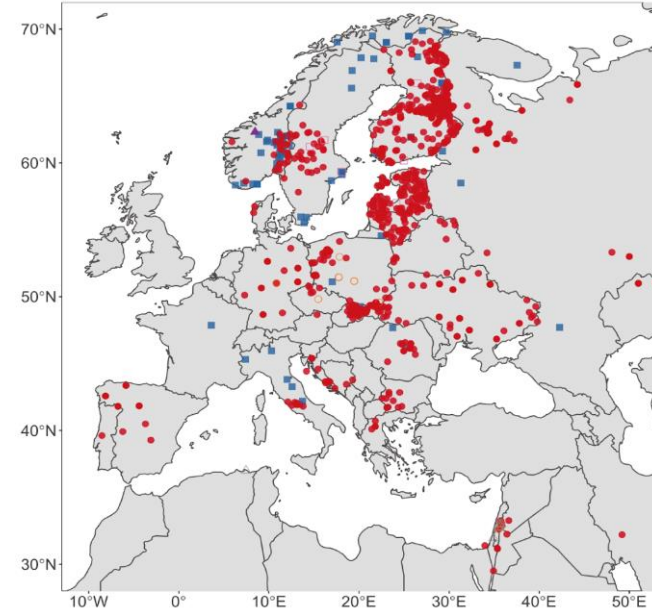
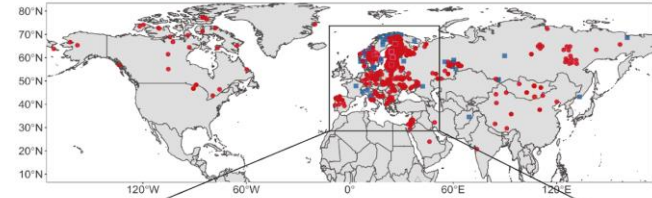
- Møte i København 29. mai 2019, 24 ledende forskere invitert
- Innsamling av materiale, overordnet strategi for prosjekt
- Historiske prøver fra en rekke naturhistoriske museer
 - Oslo, København, Stockholm, Helsinki, St. Petersburg, Jekaterinburg, Tel Aviv mfl.
 - Bredt sett av europeiske prøver fra bl.a. Luca Fumagalli
- Moderne prøver av norsk-svensk ulv hovedsaklig fra Miljødirektoratet
- Referansemateriale fra Finland, Vestlige Russland og Baltikum
 - Mikael Åkesson, Jouni Aspi, Urmas Saarma, Konstantin Tirronen
- Materiale fra hund
 - Hovedsaklig Frode Lingaas, NMBU
- Resten bidratt fra i alt 34 personer og institusjoner (og allerede publiserte data) fra hele verden

Personer og institusjoner som har bidratt med prøvemateriale

- Jouni Aspi (Oulu University, Finland)
- M. Çisel Kemahlı Aytekin (Koç University, Tyrkia)
- Laima Baltruonaite (Nature Research Centre, Vilnius, Litauen)
- Gennady Baryshnikov (Zoological Museum, St Petersburg, Russland)
- Boldgiv Bazartseren (Mongolian Academy of Sciences, Mongolia)
- Jong Bhak (Ulsan National Institute of Science and Technology, Sør-Korea)
- Barbora Bolfikova (Charles University, Praha, Tsjekkia)
- Dominika Bujnáková (Oulu University, Finland)
- Love Dalén (Naturhistoriska Riksmuseet, Sverige)
- Angelica Åsberg Djurp (Lycksele Djurpark, Sverige)
- Maria Erlandsson (Skansen Zoo, Sverige)
- Øystein Flagstad (Norsk institutt for naturforskning, Norge)
- Laurent Frantz (Queen Mary University, London, UK)
- Luca Fumagalli (University of Lausanne, Sveits)
- Raquel Godinho (CIBIO, University of Porto, Portugal)
- Frode Holmstrøm (Norsk institutt for naturforskning, Norge)
- Pavel Hulva (Charles University, Praha, Tsjekkia)
- Kjetill S. Jakobsen (Universitetet i Oslo, Norge)
- Lina Jelk (Järvzoo, Sverige)
- Ilpo Kojola (Natural Resources Institute, Finland)
- Pavel Kosintsev (Yekaterinburg Museum, Russland)
- Jens Larsson (Järvzoo, Sverige)
- Linn Larsson (Skansen Zoo, Sverige)
- Frode Lingaas (Norges miljø- og biovitenskapelige universitet, Norge)
- Shai Meiri (Steinhardt Museum of Natural History, Tel Aviv, Israel)
- Robert Myslajek (University of Warsaw, Polen)
- Magdalena Niedzialkowska (Polish Academy of Sciences, Polen)
- Carsten Nowak (Senckenberg Research Institute, Tyskland)
- Sabina Nowak (University of Warsaw, Polen)
- Ladislav Paule (Technical University in Zvolen, Slovakia)
- Urmas Saarma (Tartu University, Finland)
- Morten Skage (Universitetet i Oslo, Norge)
- Steve Smith (University of Veterinary Medicine, Wien, Østerrike)
- David Stanton (Naturhistoriska Riksmuseet Stockholm, Sverige)
- Konstantin Tirronen (Karelian Research Centre, Russland)
- Cristiano Vernesi (Fondazione Edmund Mach, Italia)
- Nobuyuki Yamaguchi (University Malaysia Terengganu, Malaysia)
- Øyvind Øverli (Norges miljø- og biovitenskapelige universitet, Norge)
- Mikael Åkesson (Sveriges Lantbruksuniversitet, Sverige)

Prøvetagning og helgenomsekvensering

- Så å si hele utbredelsesområdet
- Totalt 1814 prøver
- Endelig datasett: 1309 prøver
 - 273 publisert tidligere
 - 97 norsk-svenske ulver
 - 876 ulver fra Eurasia
 - 56 hundeprøver fra norske raser
 - 24 historiske norsk-svenske prøver
 - 38 prøver fra dyrehager
- Det største datasettet på ulv

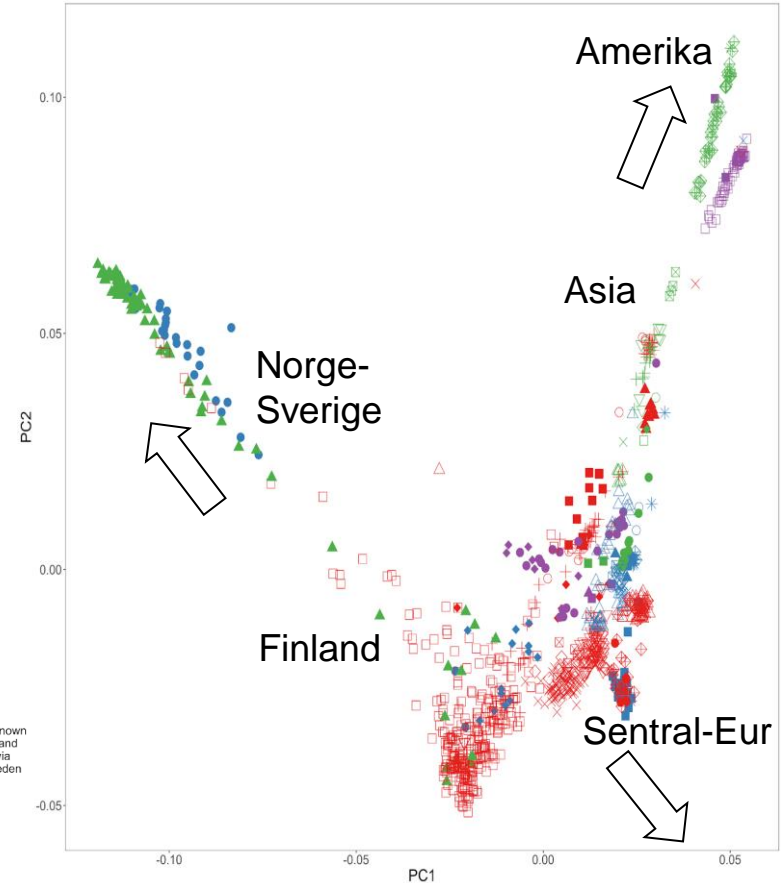


Oversikt

- Innsamling
- **Genetisk struktur hos ulv**
- Fitness hos ulv
- Utskifting av fennoskandiske ulver
- Blandet avstamning av norsk-svensk ulv
- Testing for lokal tilpasning

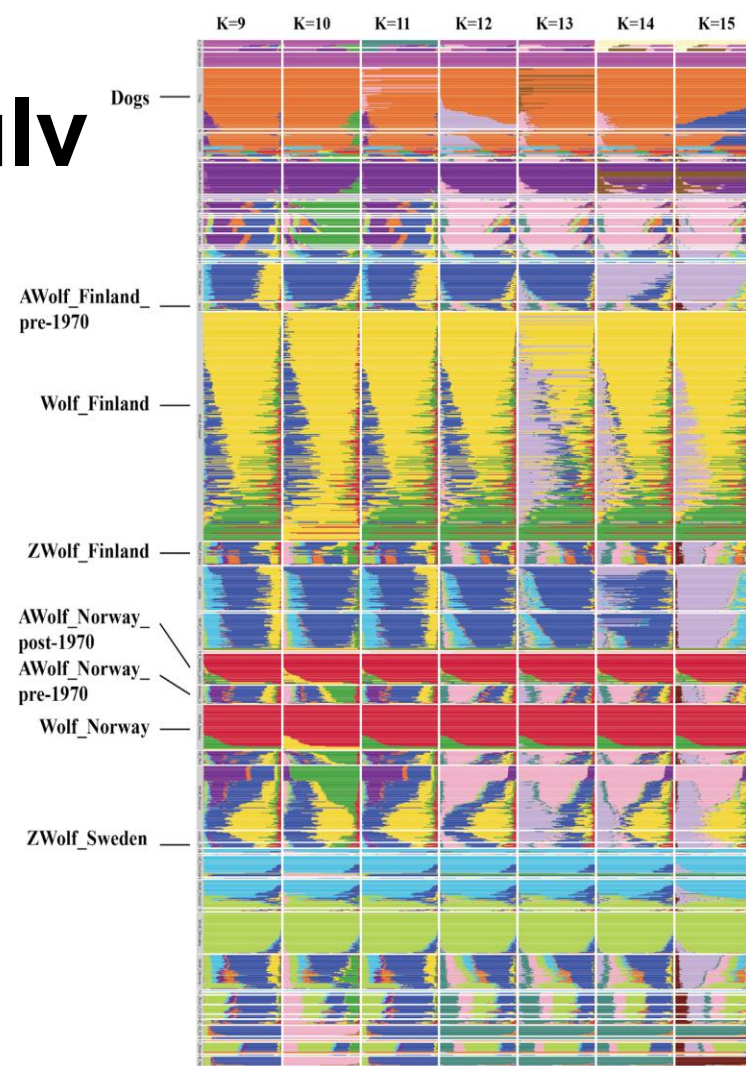
Genetisk struktur hos ulv

- Prinsipalkomponentanalyse, PCA
- 888 ubeslektede individer
- Klar struktur globalt
- Klar struktur regionalt



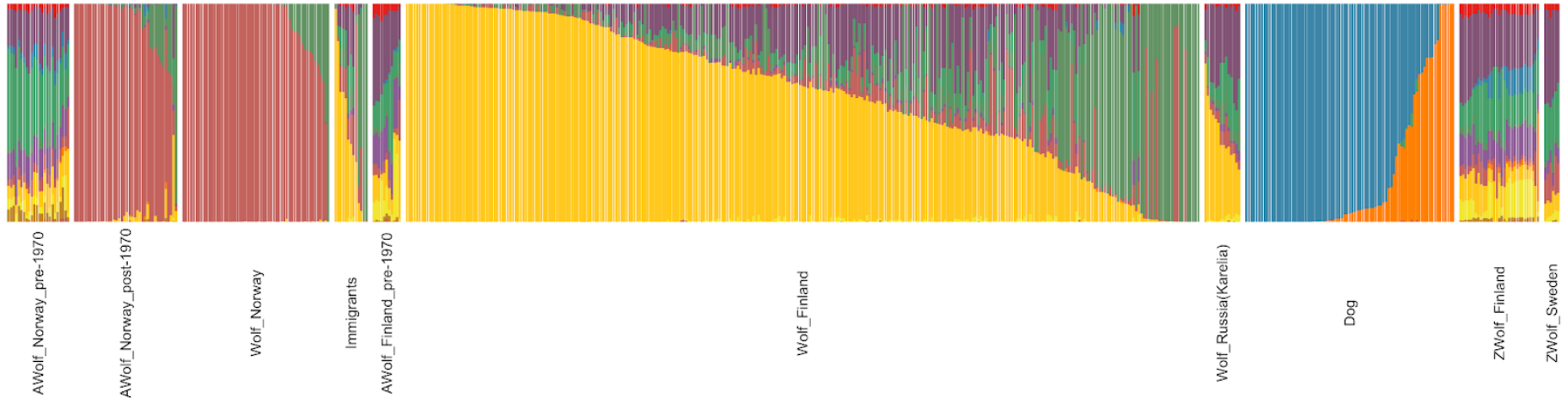
Genetisk struktur hos ulv

- *ADMIXTURE*
- 1280 individer
- Klar genetisk struktur
- Pre- og post-1970 forskjellige
- Nålevende ulv og ulv i dyrehager er forskjellige



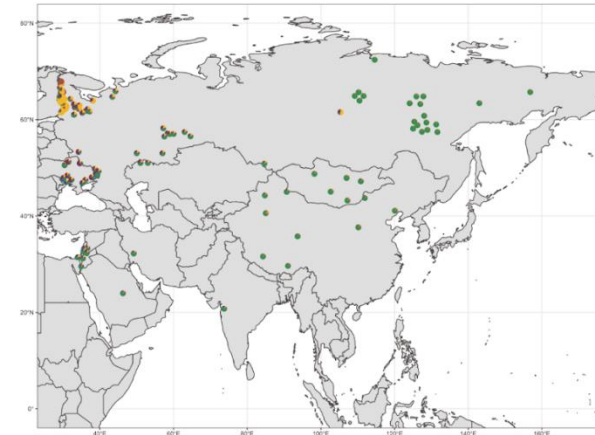
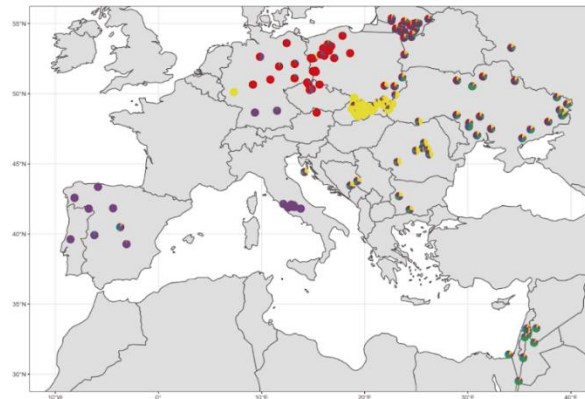
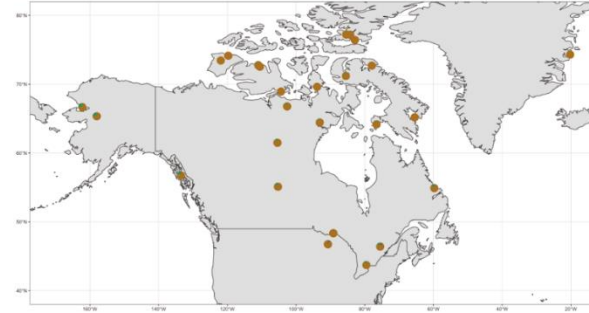
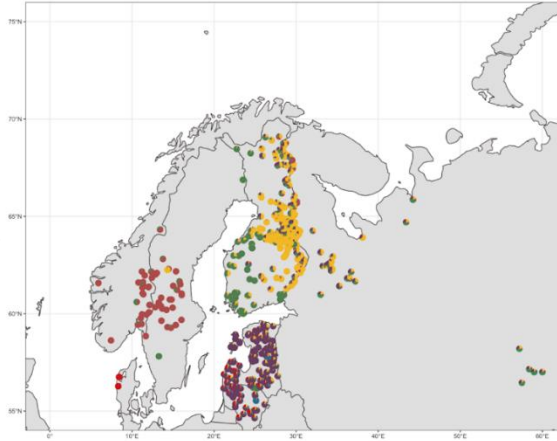
Genetisk struktur hos ulv

ADMIXTURE, K=12



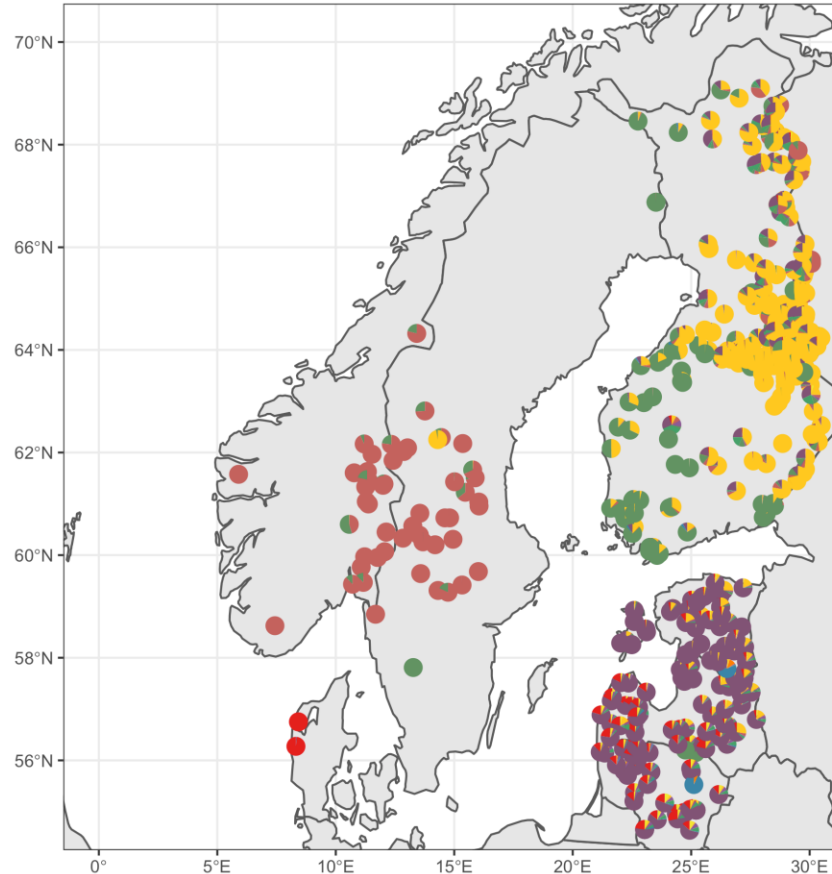
Genetisk struktur hos ulv

Populasjonsklynger i *ADMIXTURE*
Klar struktur



Genetisk struktur hos ulv

Populasjonsklynger i *ADMIXTURE*
Klar struktur



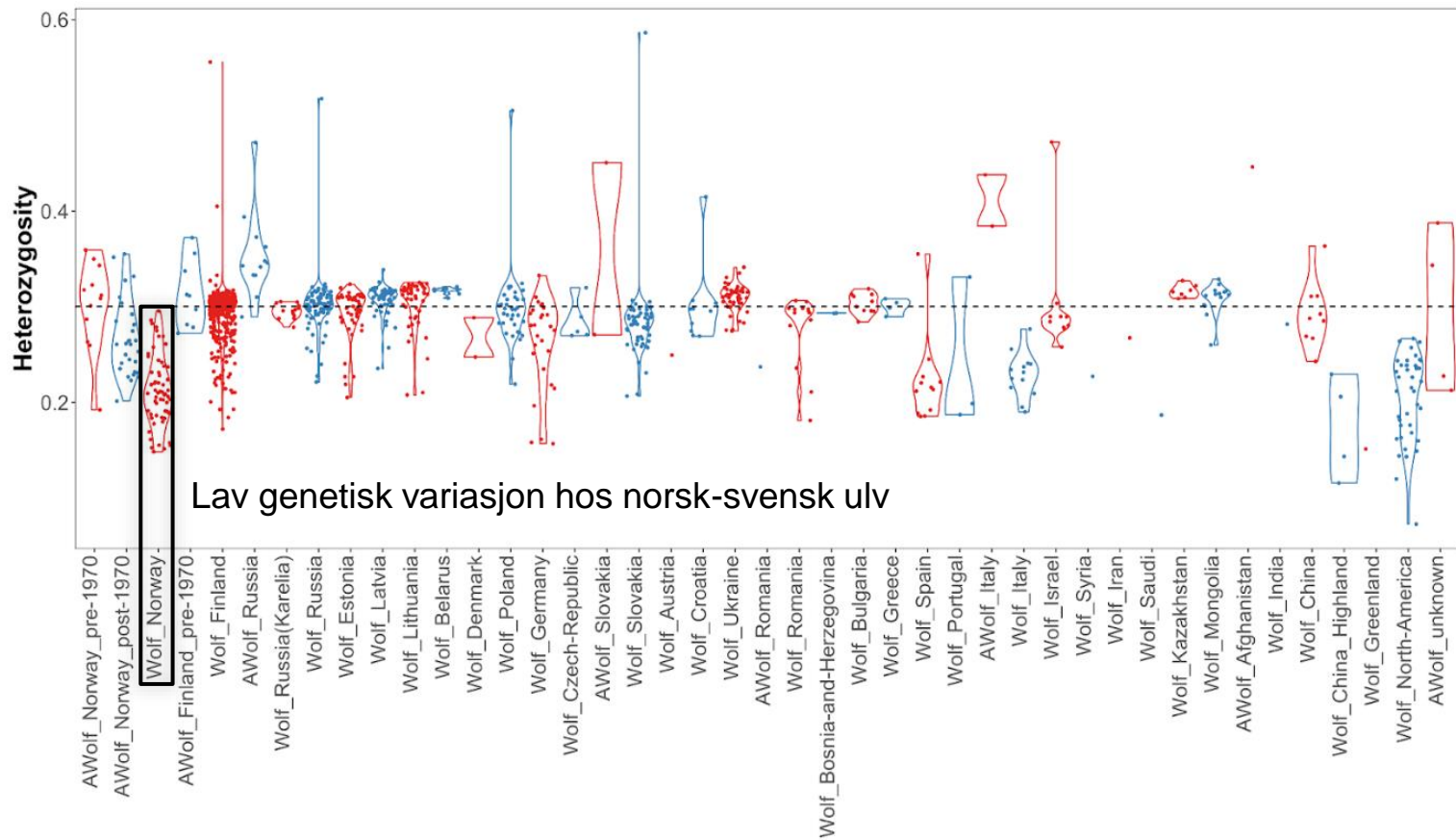
Eksisterer det genetisk struktur hos ulver?

Ja, en klar genetisk struktur som henger sammen med geografisk opphav.

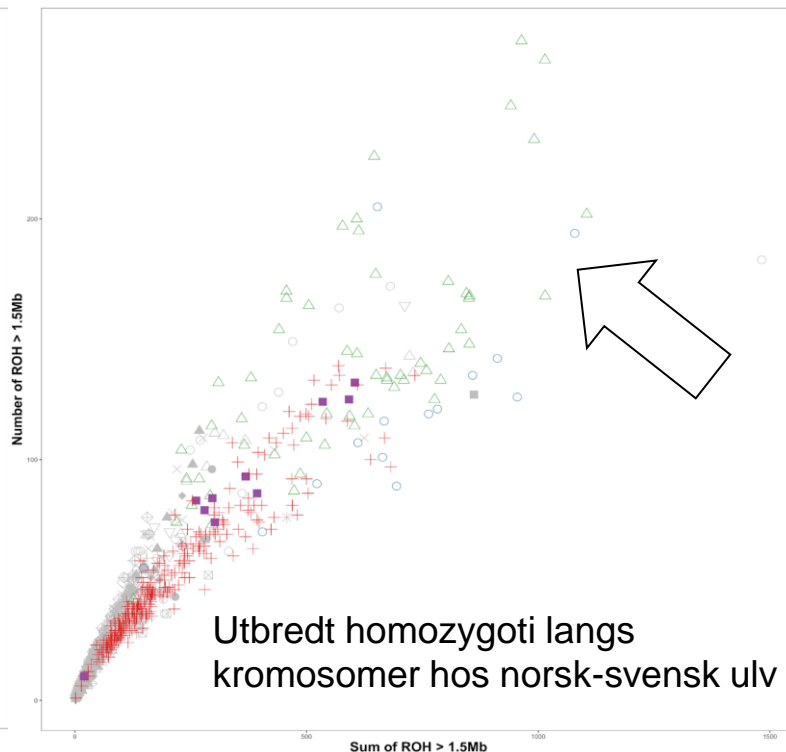
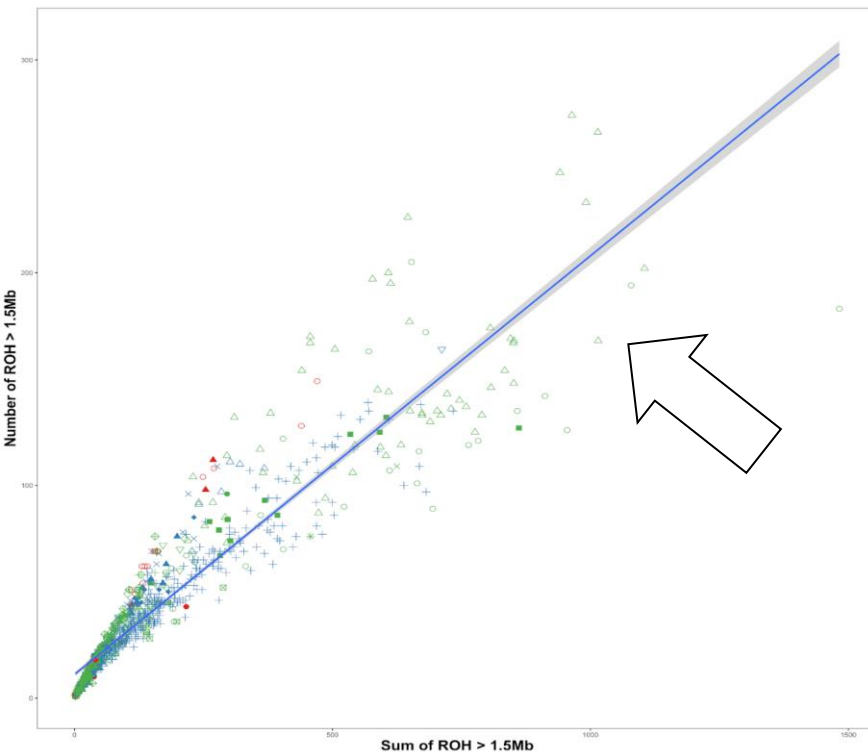
Oversikt

- Innsamling
- Genetisk struktur hos ulv
- **Fitness hos ulv**
- Utskifting av fennoskandiske ulver
- Blandet avstamning av norsk-svensk ulv
- Testing for lokal tilpasning

Fitness hos ulv

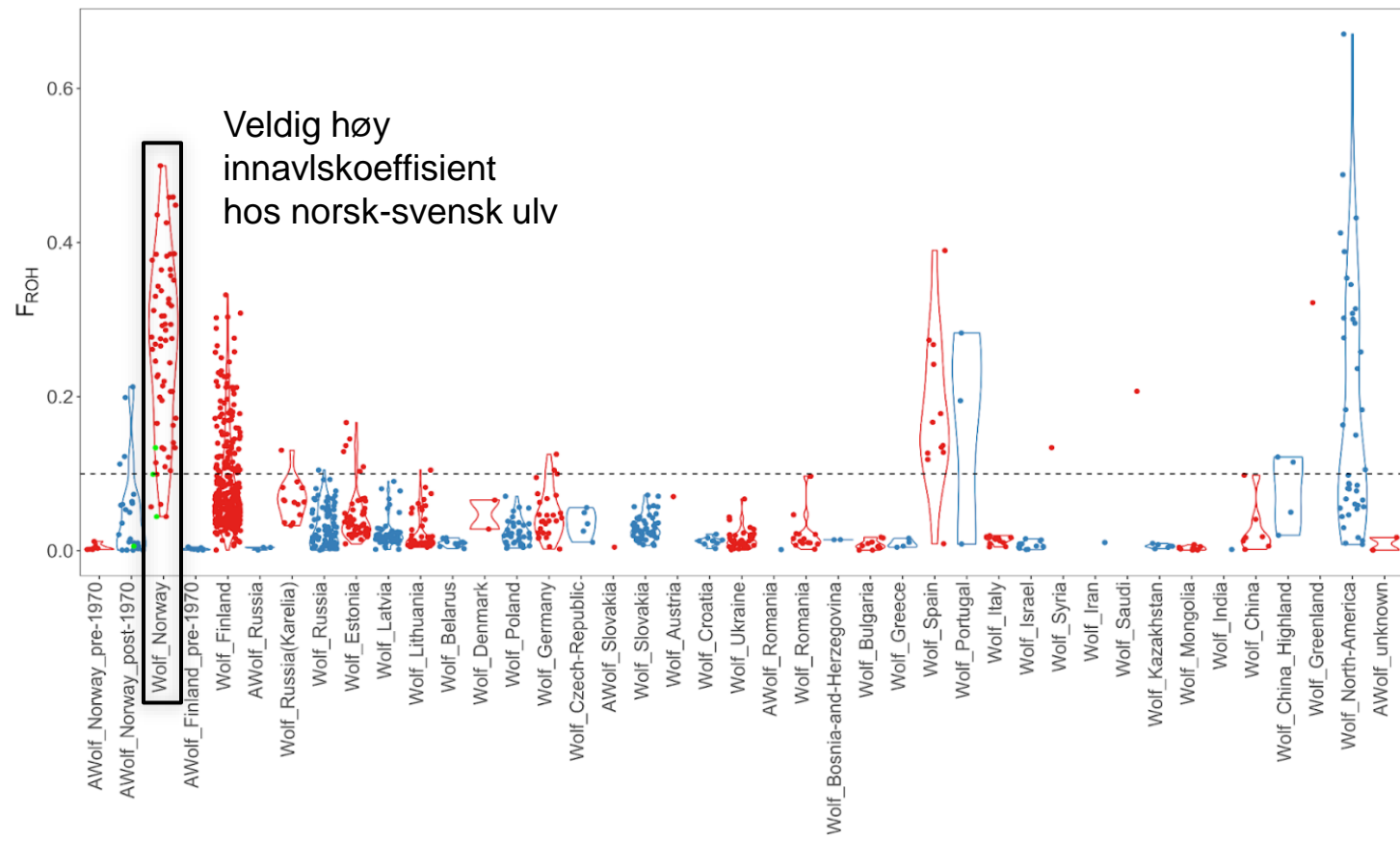


Fitness hos ulv



Grønn: Norge-Sverige
 Rød: Finland
 Blå: Nord-Amerika
 Isle Royal, Canada
 Lilla: Spania

Fitness hos ulv



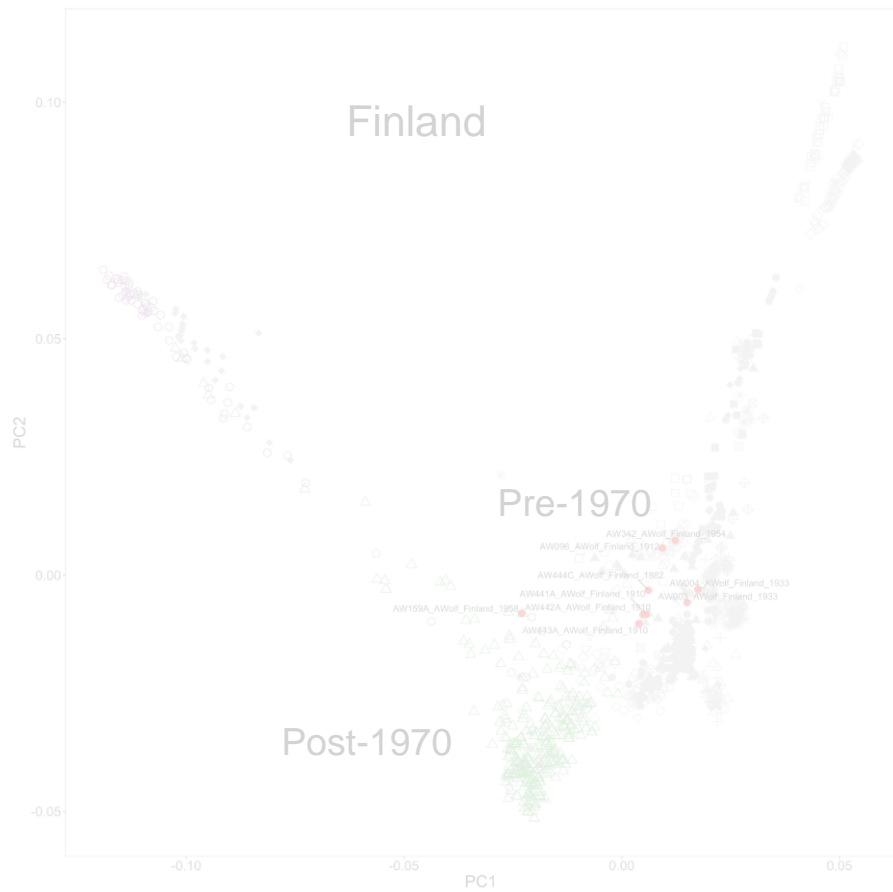
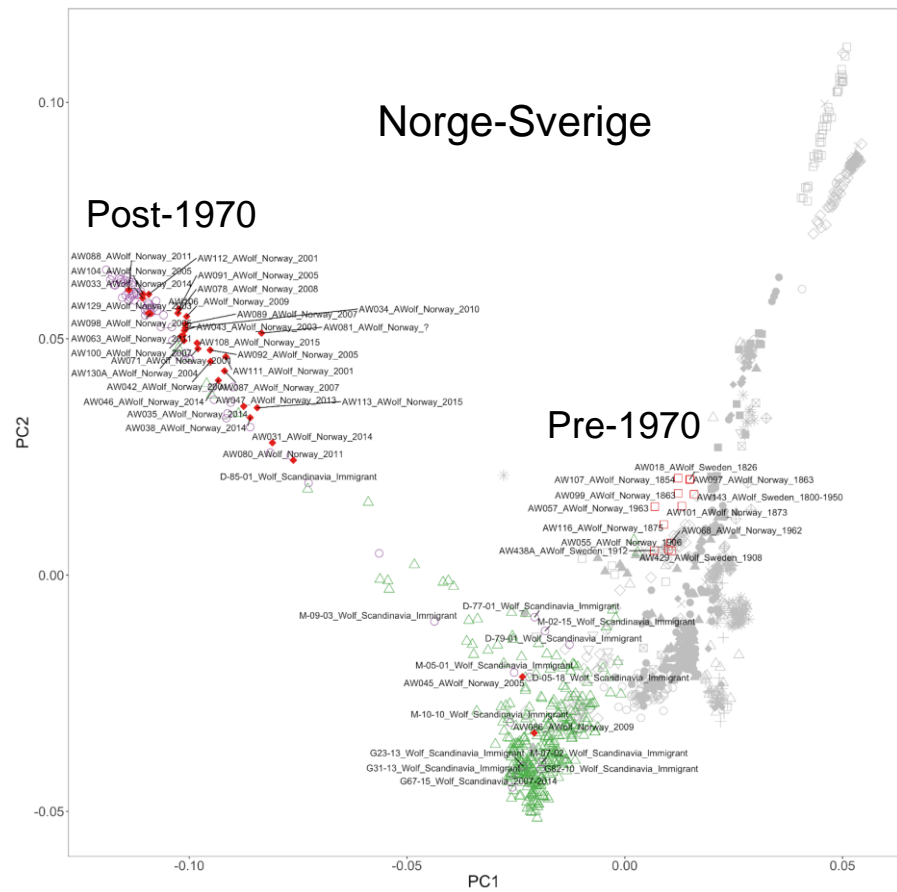
Hvordan klarer norsk-svensk ulv seg?

Veldig dårlig. Små effektive populasjonsstørrelser og høy innavl.

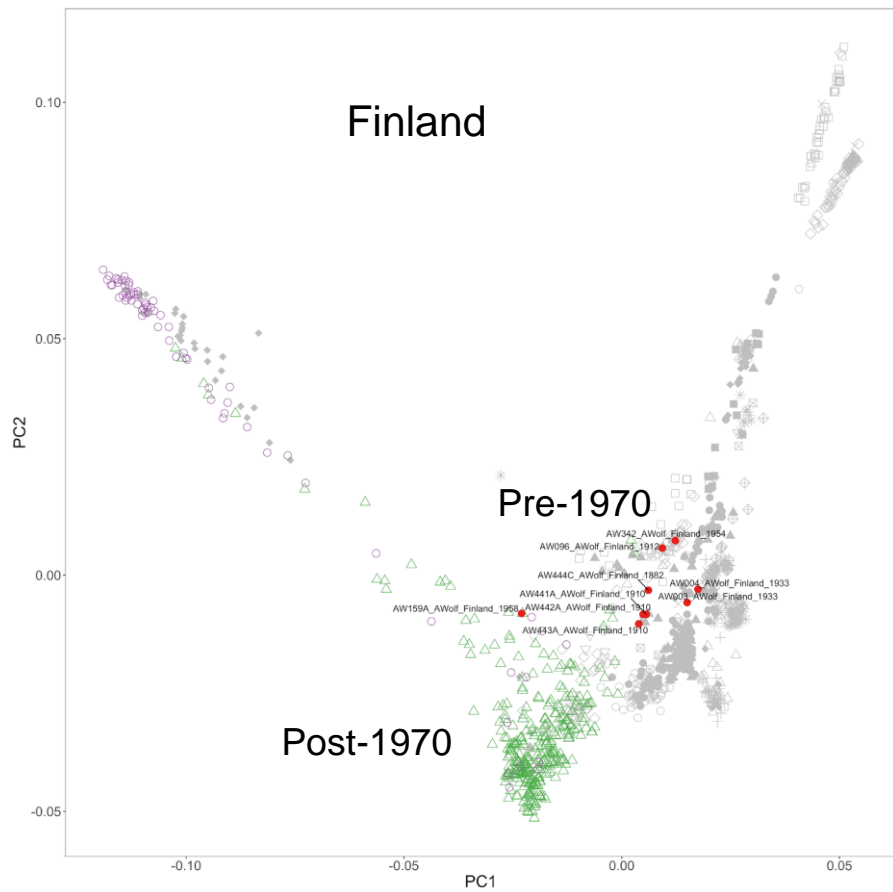
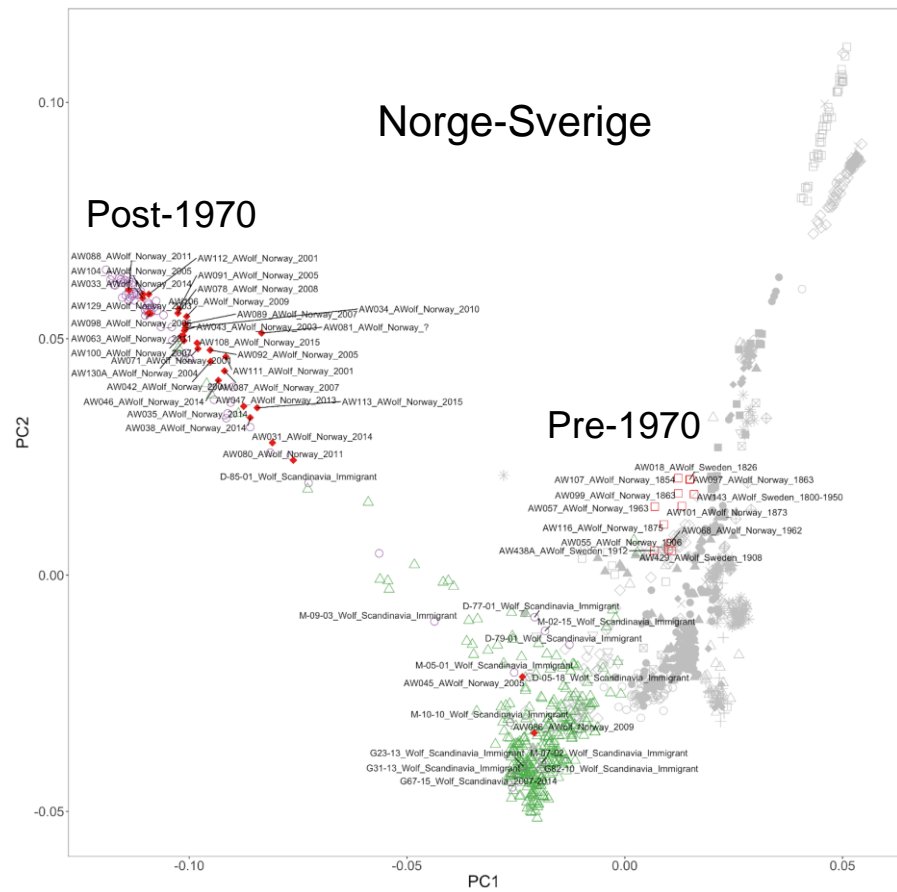
Oversikt

- Innsamling
- Genetisk struktur hos ulv
- Fitness hos ulv
- **Utskifting av fennoskandiske ulver**
- Blandet avstamning av norsk-svensk ulv
- Testing for lokal tilpasning

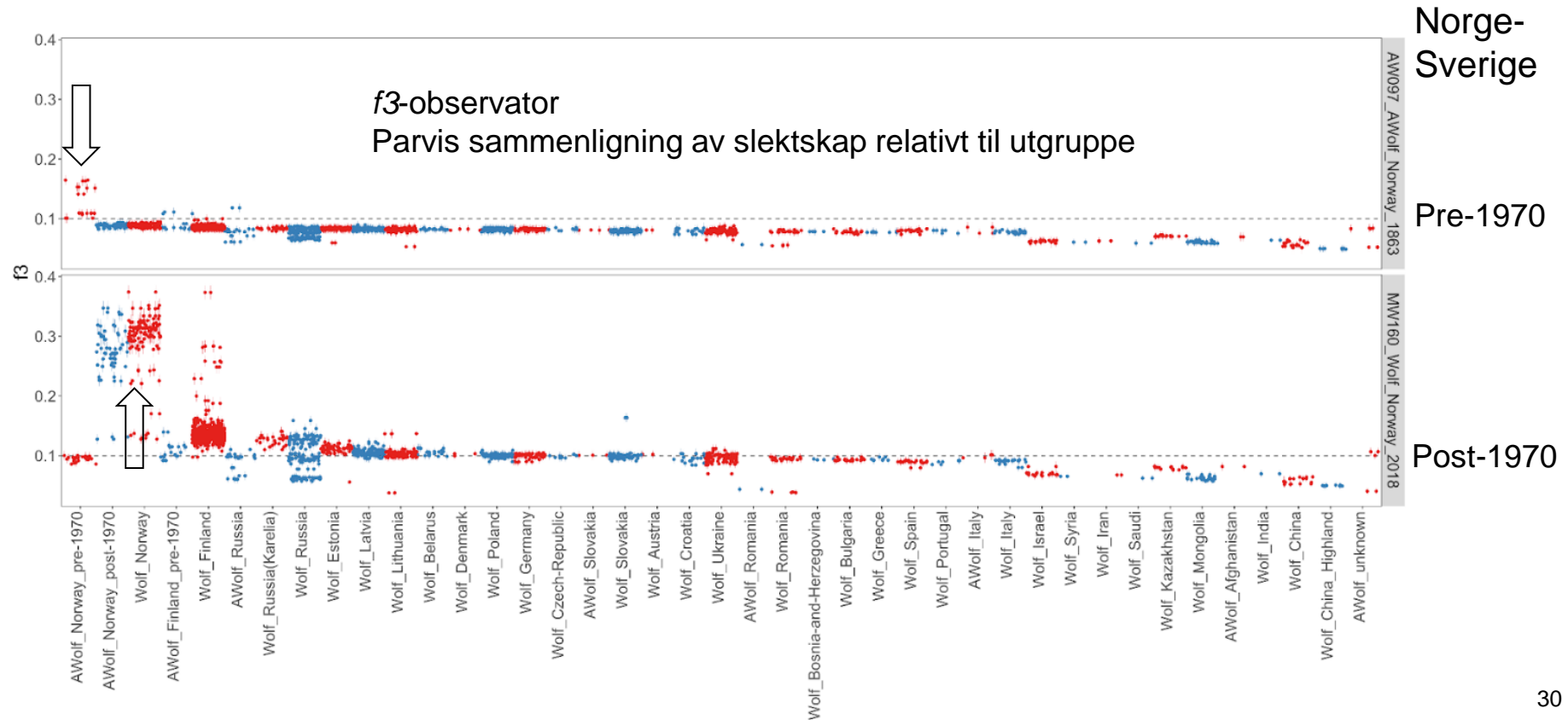
Turnover i Fennoskandia



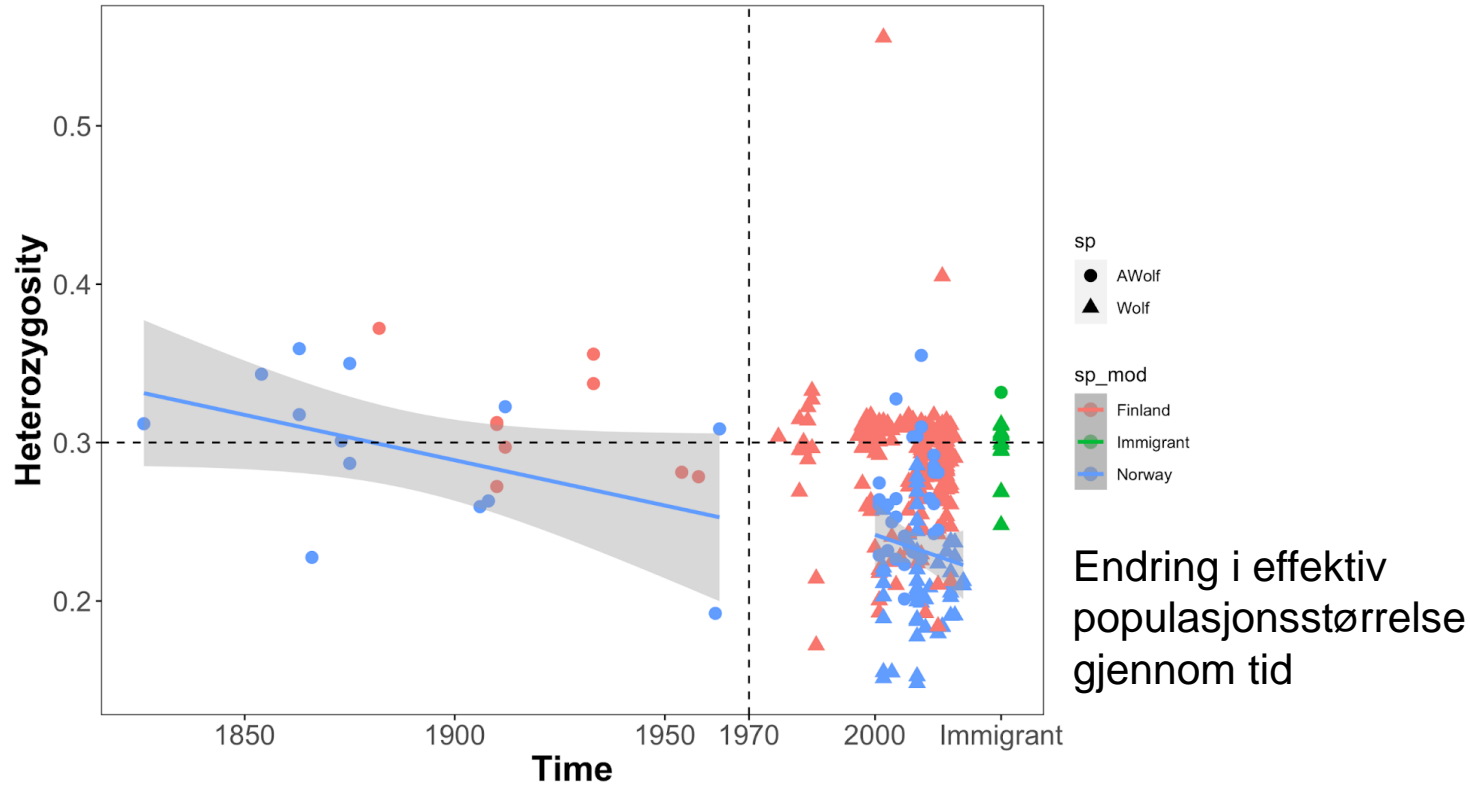
Turnover i Fennoskandia



Turnover i Fennoskandia



Turnover i Fennoskandia



Har det skjedd endringer gjennom tid?

Ja, klar utskifting av den norsk-svenske bestanden fra tiden før og etter 1970.

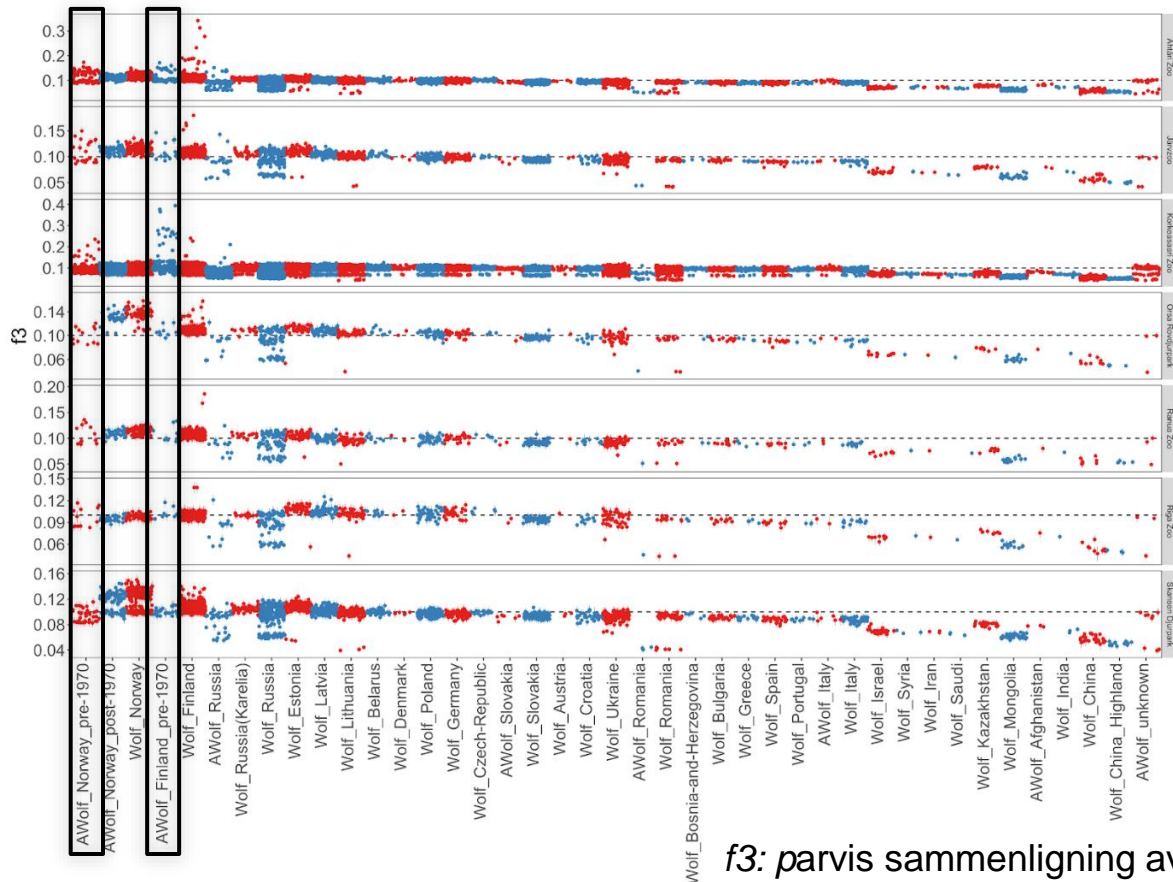
Oversikt

- Innsamling
- Genetisk struktur hos ulv
- Fitness hos ulv
- Utskifting av fennoskandiske ulver
- **Blandet avstamning av norsk-svensk ulv**
- Testing for lokal tilpasning

Blandet avstamning?

- Blandet avstamning med ulv fra dyrehager
- Blandet avstamning med hunder
- Blandet avstamning med historisk (pre-1970) bestand
- Blandet avstamning med ulvebestander utenfor Finland

Blandet avstamning fra dyrehager?

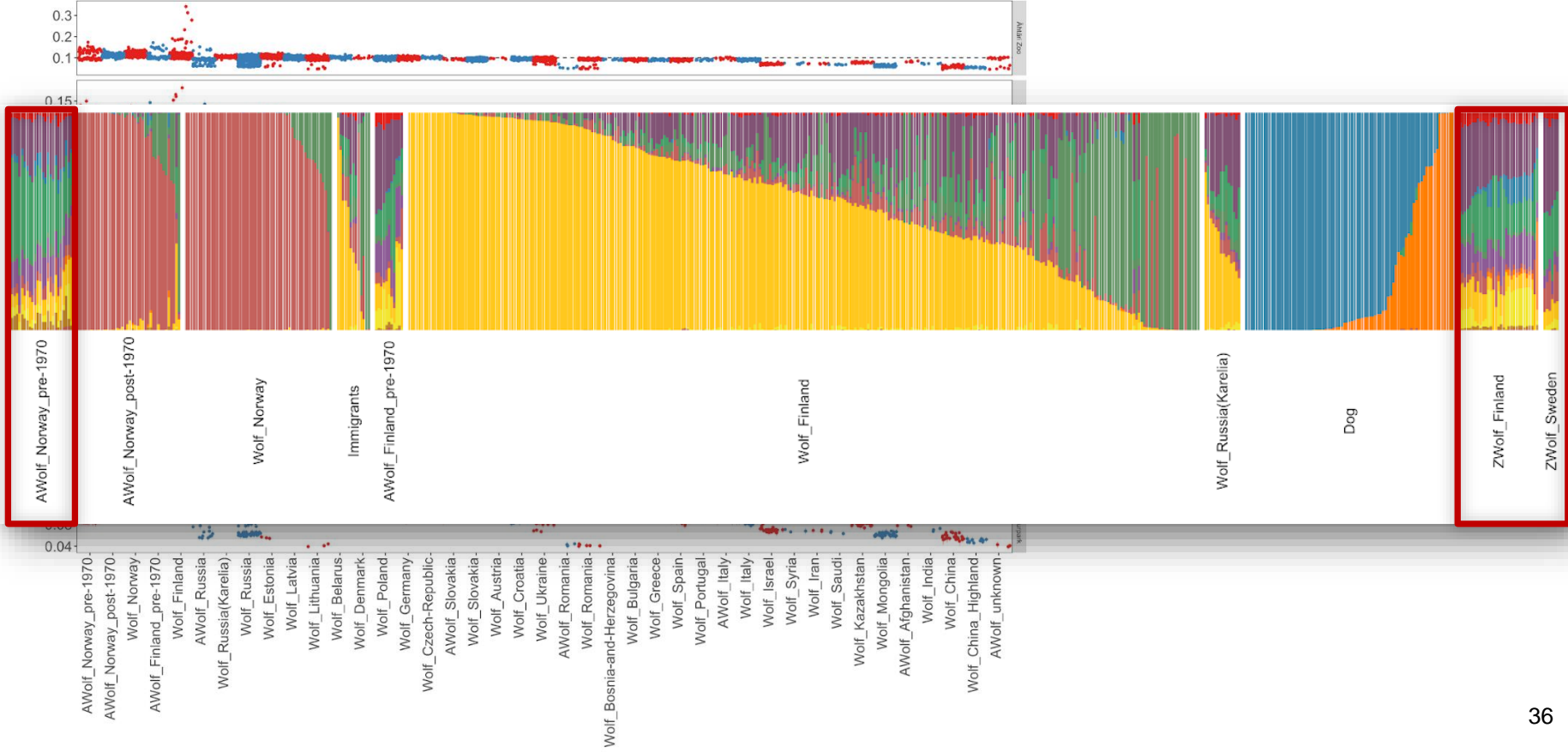


Korkeasaari Zoo

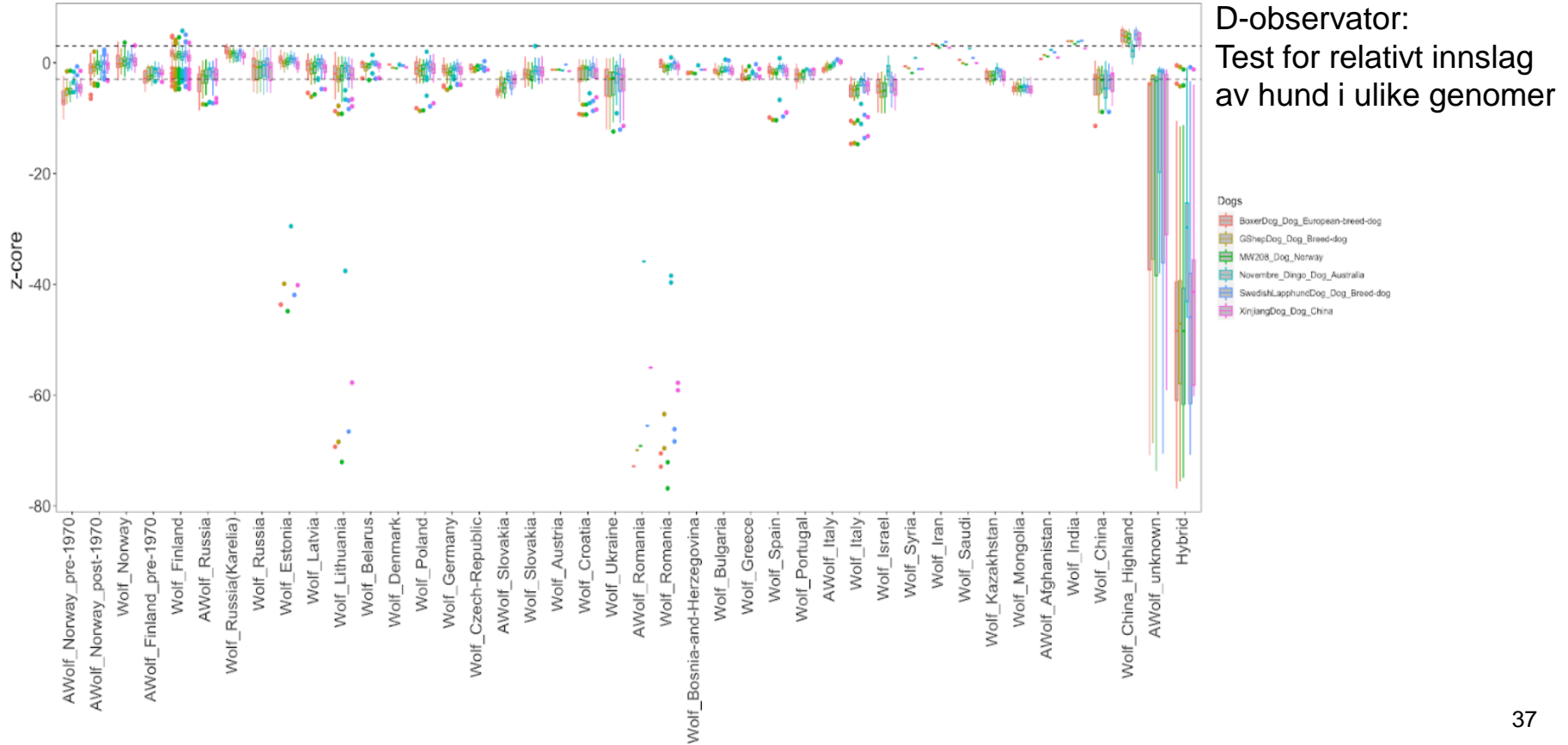
Ulv i ulike dyrehager har genetisk slektskap med opprinnelig (pre-1970) norsk-svensk ulv

f3: parvis sammenligning av slektskap

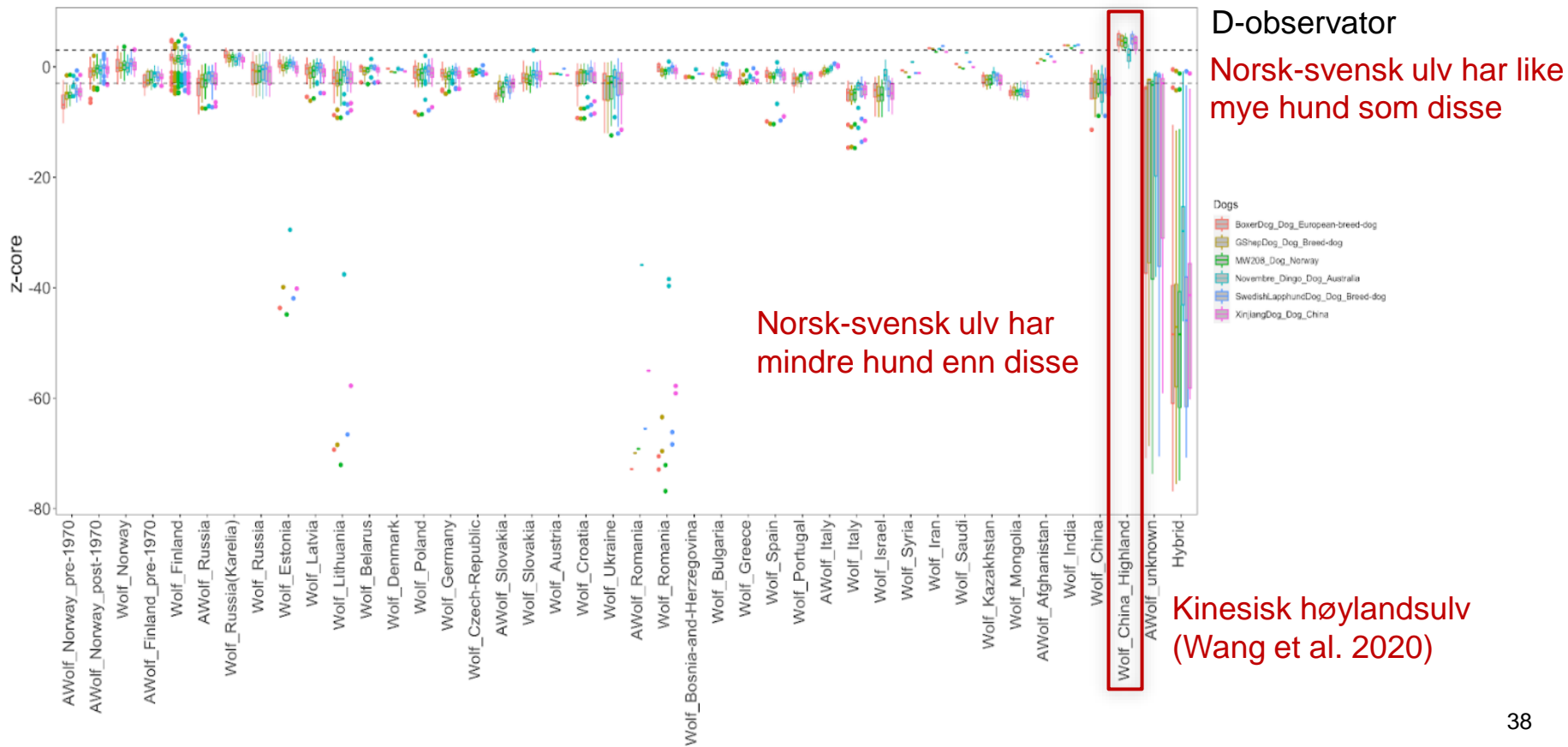
Blandet avstamning fra dyrehager?



Blandet avstamning med hunder?

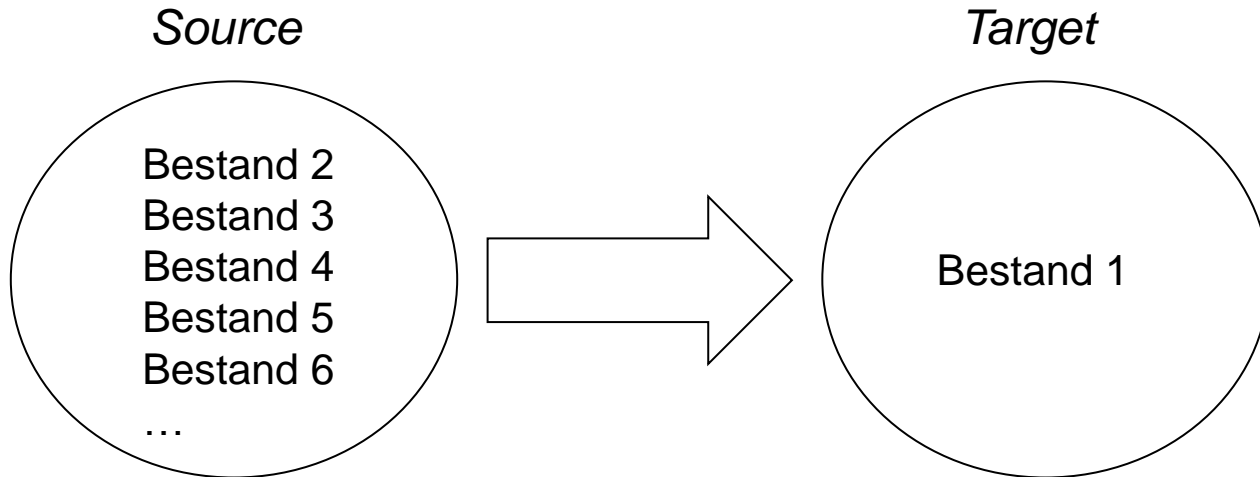


Blandet avstamning med hunder?



Blandet avstamning

qpAdm-modellering



Tester om ulike
modeller for
blandet avstamning
passer med data

Blandet avstamning med hunder?

Sources:

4 finske bestander

Hunder

Targets:

2 norsk-svenske bestander

Finland_2 er statistisk sannsynlig kilde

Ingen innblanding med hunder

Source	Source	df	chisq	Pop1 proportion	Pop2 proportion	Overfitting	p value
population 1	population 2						
Target population: Wolf_Norway_4							
Dog_1	Wolf_Finland_4	4	12.987	0.069	0.931		0.619
Dog_1	Wolf_Finland_1	4	19.597	0.02	0.98		
Dog_1	Wolf_Finland_2	4	13.931	0.05	0.95		
Dog_1	Wolf_Finland_3	4	16.395	0.084	0.916		
Wolf_Finland_4	Wolf_Finland_1	4	12.778	-0.352	1.352	unfeasible	
Wolf_Finland_4	Wolf_Finland_2	4	4.085	-1.806	2.806	unfeasible	
Wolf_Finland_4	Wolf_Finland_3	4	19.634	5.882	-4.882	unfeasible	
Wolf_Finland_1	Wolf_Finland_2	4	8.562	2.924	-1.924	unfeasible	
Wolf_Finland_1	Wolf_Finland_3	4	9.52	1.329	-0.329	unfeasible	
Wolf_Finland_2	Wolf_Finland_3	4	5.554	2.196	-1.196	unfeasible	
Dog_1		5	2723.101	1	0		
Wolf_Finland_4		5	36.515	1	0		
Wolf_Finland_1		5	22.817	1	0		
Wolf_Finland_2		5	13.294	1	0		
Wolf_Finland_3		5	40.94	1	0		
Target population: Wolf_Norway_3							
Dog_1	Wolf_Finland_4	4	13.391	0.066	0.934		0.135
Dog_1	Wolf_Finland_1	4	27.278	0.021	0.979		
Dog_1	Wolf_Finland_2	4	14.326	0.043	0.957		
Dog_1	Wolf_Finland_3	4	14.39	0.078	0.922		
Wolf_Finland_4	Wolf_Finland_1	4	14.551	-0.496	1.496	unfeasible	
Wolf_Finland_4	Wolf_Finland_2	4	4.775	-1.744	2.744	unfeasible	
Wolf_Finland_4	Wolf_Finland_3	4	20.44	5.856	-4.856	unfeasible	
Wolf_Finland_1	Wolf_Finland_2	4	11.339	9.893	-8.893	unfeasible	
Wolf_Finland_1	Wolf_Finland_3	4	13.101	1.425	-0.425	unfeasible	
Wolf_Finland_2	Wolf_Finland_3	4	5.973	2.149	-1.149	unfeasible	
Dog_1		5	2852.866	1	0		
Wolf_Finland_4		5	40.668	1	0		
Wolf_Finland_1		5	26.611	1	0		
Wolf_Finland_2		5	15.626	1	0		
Wolf_Finland_3		5	44.241	1	0		

Blandet avstamning med hunder?

Sources:

4 finske bestander

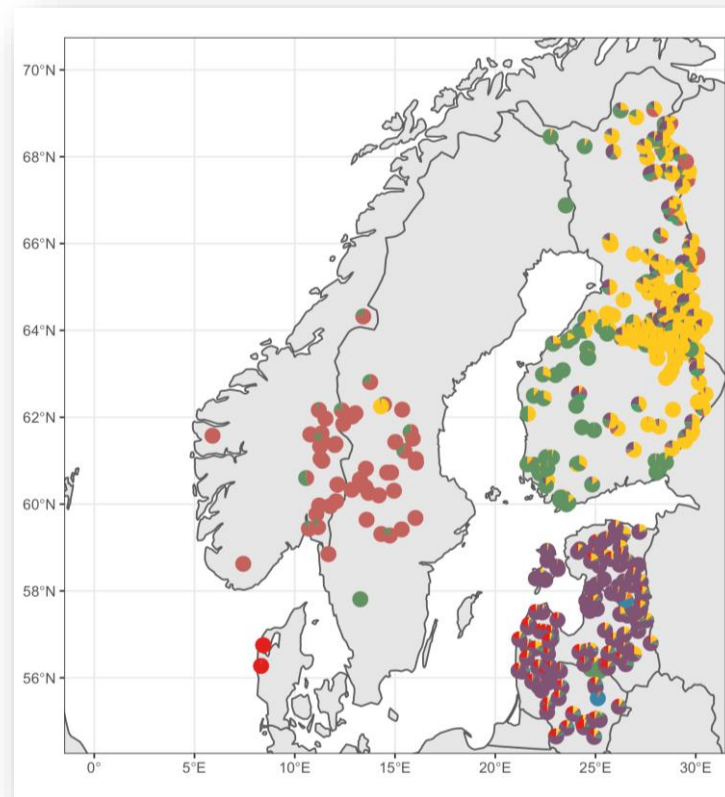
Hunder

Targets:

2 norsk-svenske bestander

Finland_2 er statistisk sannsynlig kilde

Ingen innblanding med hunder



Blandet avstamning med pre-1970 ulv?

Sources:

4 finske bestander

Pre-1970 norsk-svensk ulv

Targets:

2 norsk-svenske bestander

Finland_2 er statistisk sannsynlig kilde

Ingen innblanding med pre-1970 ulv

Source	Source	df	chiq	Pop1 proportion	Pop2 proportion	Overfitting	p value
population 1	population 2						
Target population: Wolf_Norway_3							
AWolf_Norway_1	Wolf_Finland_4	4	16.833	0.175	0.825		
AWolf_Norway_1	Wolf_Finland_1	4	20.094	0.036	0.964		
AWolf_Norway_1	Wolf_Finland_2	4	9.352	0.103	0.897		0.0823
AWolf_Norway_1	Wolf_Finland_3	4	13.943	0.206	0.794		
Wolf_Finland_4	Wolf_Finland_1	4	10.889	-0.568	1.568	unfeasible	
Wolf_Finland_4	Wolf_Finland_2	4	2.112	-1.688	2.688	unfeasible	
Wolf_Finland_4	Wolf_Finland_3	4	5.831	5.304	-4.304	unfeasible	
Wolf_Finland_1	Wolf_Finland_2	4	5.185	2.625	-1.625	unfeasible	
Wolf_Finland_1	Wolf_Finland_3	4	9.234	1.436	-0.436	unfeasible	
Wolf_Finland_2	Wolf_Finland_3	4	1.83	2.076	-1.076	unfeasible	
AWolf_Norway_1		5	383.54	1	0		
Wolf_Finland_4		5	36.518	1	0		
Wolf_Finland_1		5	21.902	1	0		
Wolf_Finland_2		5	12.371	1	0		
Wolf_Finland_3		5	39.134	1	0		
Target population: Wolf_Norway_4							
AWolf_Norway_1	Wolf_Finland_4	4	14.393	0.182	0.818		
AWolf_Norway_1	Wolf_Finland_1	4	14.167	0.042	0.958		
AWolf_Norway_1	Wolf_Finland_2	4	7.131	0.114	0.886		0.0616
AWolf_Norway_1	Wolf_Finland_3	4	16.712	0.209	0.791		
Wolf_Finland_4	Wolf_Finland_1	4	8.833	-0.421	1.421	unfeasible	
Wolf_Finland_4	Wolf_Finland_2	4	1.807	-1.744	2.744	unfeasible	
Wolf_Finland_4	Wolf_Finland_3	4	6.248	5.275	-4.275	unfeasible	
Wolf_Finland_1	Wolf_Finland_2	4	4.449	2.336	-1.336	unfeasible	
Wolf_Finland_1	Wolf_Finland_3	4	7.156	1.347	-0.347	unfeasible	
Wolf_Finland_2	Wolf_Finland_3	4	1.746	2.119	-1.119	unfeasible	
AWolf_Norway_1		5	372.681	1	0		
Wolf_Finland_4		5	32.997	1	0		
Wolf_Finland_1		5	16.81	1	0		
Wolf_Finland_2		5	10.625	1	0		
Wolf_Finland_3		5	36.466	1	0		

Hva er opphavet til norsk-svensk ulv?

Finsk ulv er genetisk mest lik norsk-svensk ulv.

Hva er grad av hybridisering med hund i norsk-svensk ulv?

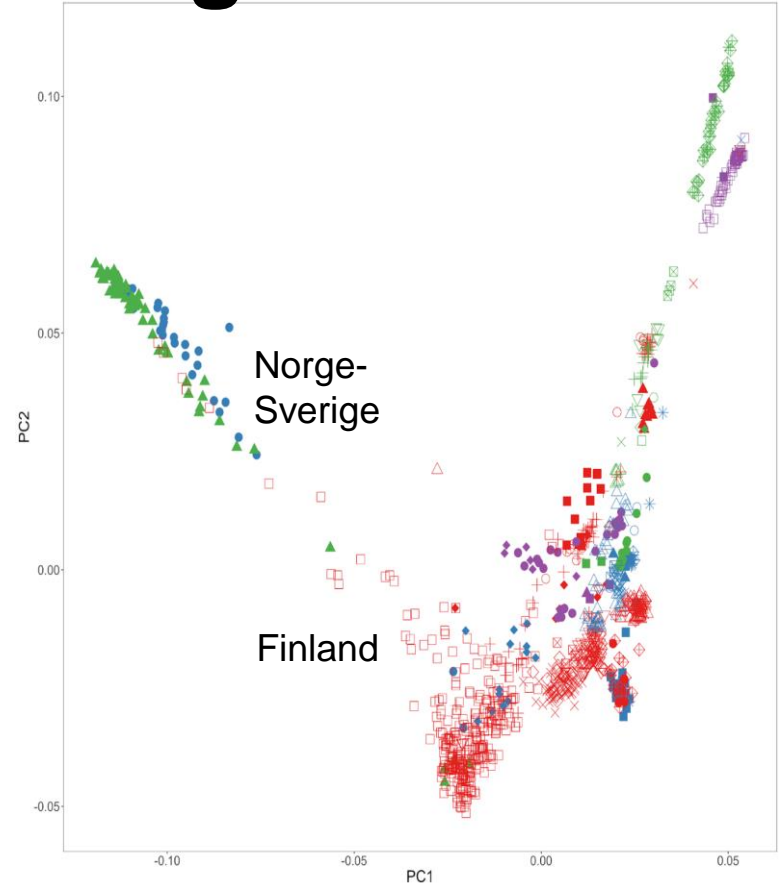
Ingen andre ulvebestander i verden har mindre hund i genomene enn norsk-svensk ulv (med mulig unntak av kinesisk høylandsulv). Ingen indikasjoner på nylig hybridisering med hund.

Oversikt

- Innsamling
- Genetisk struktur hos ulv
- Fitness hos ulv
- Turnover i fennoskandiske ulver
- Modellering av blandet avstamning av norsk-svensk ulv
- **Testing for lokal tilpasning**

Testing for lokal tilpasning

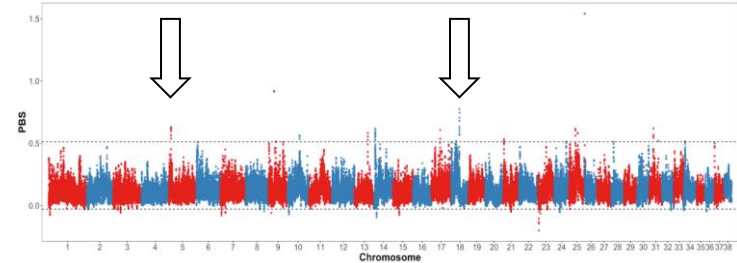
- Genetisk differensiering skyldes ikke innblanding fra andre kilder
- Genetisk differensiering skyldes dermed drift som følge av ekstrem innavl
- Har norsk-svensk ulv unike genetiske tilpasninger?



Testing for lokal tilpasning

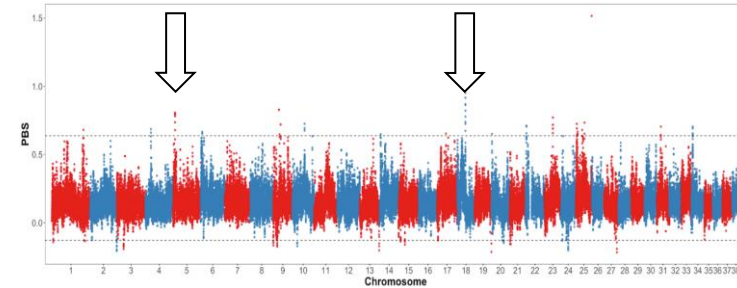
Manhattan plots
Population branch statistic (PBS)

Norsk-svensk ulv vs. alle finske og kinesisk lavland

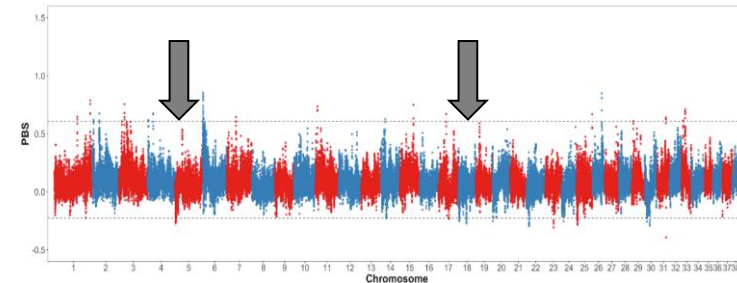


Ingen unike genetiske tilpasninger hos norsk-svensk ulv

Norsk-svensk ulv vs. spansk-italiensk og kinesisk lavland



Norsk-svensk ulv vs. ancestral finsk_2 og kinesisk lavland



Oppsummering

- Opprinnelig norsk-svensk ulvebestand ble utryddet, men rester av bestanden kan finnes i noen nordiske dyrehager.
- Moderne norsk-svensk ulv er genetisk mest lik ulv som lever i Finland. Det er ingen genetiske innslag fra andre bestander i verden, hverken fra ville dyr eller dyr i fangenskap.
- Det er ingen indikasjoner på nylig hybridisering med hund, og ingen andre ulv i verden har mindre hund i genomene enn de norsk-svenske.

Hans K. Stenseth, Xin Sun, Michel D. Martin, Camilla H. Scharff-Olsen, Germán Hernández-Alonso, Nuno Filipe Gomes Martins, Liam Lanigan, Marta Maria Ciucani, Mikkel-Holger S. Sinding, Shyam Gopalakrishnan og M. Thomas P. Gilbert

Genetisk opphav til den norske-svenske ulvestammen (*Canis lupus lupus*)

NTNU Vitenskapsmuseet
naturhistorisk rapport 2021-11

