

Namibiska vildhästar – faktorer som påverkat övergången från domesticerad till feral ökenhäst

The Feral Horses of Namibia – factors affecting the conversion from domesticated to a feral desert horse

Elin Wilén

Handledare: *Jens Jung, Institutionen för husdjurens miljö och hälsa*

Examinator: *Maria Löfgren, Institutionen för biomedicin och veterinär folkhälsovetenskap*

Omfattning: *15 hp*

Nivå och fördjupning: *Grundnivå, G2E*

Kurstitel: *Självständigt arbete i veterinärmedicin*

Kurskod: *EX0700*

Program/utbildning: *Veterinärprogrammet*

Utgivningsort: *Uppsala*

Utgivningsår: *2018*

Serienamn: *Veterinärprogrammet, examensarbete för kandidatexamen*

Delnummer i serien: *2018:86*

Elektronisk publicering: *<https://stud.epsilon.slu.se>*

Nyckelord: *Namibia, ferala hästar, bevarandearbete*

Keywords: *Namibia, feral horses, conservation biology*

INNEHÅLLSFÖRTECKNING

Sammanfattning	1
Summary	2
Inledning.....	3
Material och metoder	3
Litteraturoversikt.....	4
Den namibiska vildhästen och dess ursprung	4
<i>Teorier om ursprung</i>	4
<i>Genetiska resultat</i>	5
Överlevnad i öknen - en balanserad populationsstorlek.....	5
<i>Kartläggning av externa överlevnadsfaktorer</i>	6
<i>Näringsbehov och födopreferenser</i>	6
<i>Vätskebehov kopplat till vattenbesparande fysiologiska mekanismer</i>	7
<i>Att estimera en effektiv populationsstorlek, N_e</i>	7
<i>Beräknad populationsstorlek för de namibiska vildhästarna, N_e i förhållande till N</i>	8
<i>Beräkning av N_e för andra ferala hästuppopulationer</i>	8
Antropogena influenser	9
<i>Turism</i>	10
Dagens situation	10
Diskussion	12
Ursprung.....	12
Vilka faktorer har bidragit till att hästarna kunnat överleva i öknen i över 100 år?	12
Människans roll	13
<i>Turismens inverkan</i>	13
Dagens situation och hästarnas livsvillkor	13
<i>Etiska och sociala aspekter</i>	13
Förvaltning av populationen.....	14
<i>Åtgärder på lång sikt</i>	14
<i>Avels- och populationskontrollerande strategier</i>	14
<i>Åtgärder på kort sikt</i>	15
Litteraturförteckning	17

SAMMANFATTNING

Arbetet syftar till att undersöka de namibiska vildhästans ursprung och vilka faktorer som bidragit till att de överlevt i Namibias öken i mer än 100 år. Vidare har även hästarnas behov av människan, populationens livsvillkor samt hur populationen vidare bör förvaltas undersökts. Trots att teorierna om hästarnas ursprung är många har genetiska studier visat att den ferala flocken av namibiska vildhästar härrör från domesticerade hästar av arab-typ, eventuellt med sitt ursprung från ett stuteri en gång drivet av Emil Kreplin. Genom historiens förlopp har hästarna utvecklats i ett isolerat område under hårt selektionstryck från miljön, såsom påverkan av perioder av torka, svält och predatorer. Detta i kombination med deras genetiska bakgrund anser jag vara det som gett dem deras ökenadapterade beteende och fysiologiska mekanismer. På grund av sin unika bakgrund har hästarna blivit en populär population att studera på hög nivå, men även ett attraktivt turistresemål som genererar ekonomiska intäkter till Namibias turistindustri. Idag finns hästarna att beskåda i Naukluft Park i Namibia och besöks årligen av tusentals turister.

De senaste fem åren har det område i Namibia som hästarna lever i utstått en svår period av torka, vilket medfört att naturliga vattenkällor torkat ut och vegetationen försvunnit. Då hästarna stängslats in av staket och öken kan de inte heller vandra ut från nationalparken. Torkan har, i kombination med att antalet hyenor uppförökats i parken, orsakat en drastisk nedgång av antalet hästar, vilket fått till följd att en ny genetisk flaskhals i populationen inte längre går att undvika. Då problemet diskuterats under lång tid av olika grupper i samhället har lösningen blivit mer eller mindre komplicerad. De namibiska vildhästarnas egen officiella organisation, Namibia Wild Horses Foundation, vill flytta hästarna till säker betesmark till dess att regnet återkommit och hästarna har möjlighet att klara sig själva igen. Organiserade grupper från turistindustrin vill istället flytta antingen hästarna eller hyenorna från området, då inträde av nya flockar av hyenor skulle vara lättare att kontrollera samt påverka turismen i lägre grad.

Den ansvariga myndigheten Ministry of Environment and Tourism, står i limbo med ambitionen att fatta ett beslut som innebär det bästa för såväl hästarna som turistindustrin. Som en kortsiktig lösning har man stödfodrat hästarna såväl som hyenorna för att minska predationstrycket, vilket gett en viss positiv effekt. Beslutsfattandet för vad som skall göras för att rädda hästarna har dock dragit ut på tiden till den grad att läget idag är kritiskt och att antalet hästar är nere på cirka 80 individer med inte ett enda överlevande föl på fem års tid.

Den lösningen jag ser på problemet är att populationen av namibiska vildhästar behöver ett starkt stöd på myndighetsnivå för att ta sig ur denna svåra situation. Den behöver övervakas rent genetiskt och ha en god praktisk planering för den fortsatta överlevnaden. Flocken kommer också att behöva fortsätta stödfodras eller flyttas till bra betesmark för att kunna återhämta sig på populationsnivå.

Arbetet pryds även av bilder tagna av den professionella naturfotografen Scott Hurd som tillåtit mig att använda hans bilder.

SUMMARY

The purpose of this thesis is to investigate the origin of the feral wild horses of Namibia and the factors that have contributed to their survival in the Namib desert for more than a century. Even the horses need of human help, their living situation and further management of the population have been studied. Even though the theories of the horses origin are many, genetic studies have concluded that they origin from domesticated horses of arab-based breeds, eventually from the stud once owned by Emil Kreplin. Through the history of time, the horses have developed in an isolated area under difficult circumstances due to the environment, as periods of thirst, starving and predation. This, with the combination of their genetic background, is what I think have contributed to their desert adaption in a behavioral and physiological way. Because of their unique background the horses have for many years been a popular population for studies on a high level of science, but also a very popular tourist attraction that delivers economical profits to the tourist industry. Today the horses are to be seen in Naukluft Park in Namibia and is visited by thousands of tourists every year.

During the last five years the living area of the feral horses has gone through a severe drought, which has caused natural water sources to desiccate and the vegetation to disappear. Since the national park is surrounded by fences and desert, the horses can't migrate from the area of drought. This, with the combination of an increased amount of hyenas in the park has caused a drastically decreased number of horses, which now makes it impossible to prevent a genetic bottleneck of the population. As the problem has been discussed for a long period of time by different groups in the society, it is now clear that the solution is more or less complicated. The Namibian Wild Horses Foundation wants to relocate the horses to better grazing areas until the rain has fallen and the horses can take care of their own again. Organized groups from the tourist industry wants to relocate either the horses or hyenas, since it is easier by their opinion to manage new packs of hyenas entering the park and would affect the tourism in a lesser degree.

The responsible authority, Ministry of Environment and Tourism, has been stuck in limbo with their ambition to make a decision that will be the best for both horses and the tourist industry. As a short term solution they have started to feed both hyenas and horses to reduce the pressure on the horses, which has given a positive effect. But - the decision making about what has to be done to save the horses has taken too long. Today the situation is critical and there's only about 80 horses left, with no surviving foals in a five years period of time.

The solution as I see the problem is that the population of the feral horses of Namibia needs a resilient support on authority level due to the situation we see today. It needs to observes genetically and be provided with a suitable practical planning for further existence. The population will however need to be supplemented with feed or be relocated to better grazing areas to rehabilitate on a population level.

The thesis also contains photographs taken by the professional nature photographer Scott Hurd who kindly has given me permission to use his pictures.

INLEDNING

Ordet ”vildhäst” har alltid fascinerat mig. Sammansättningen av orden ”vild” och ”häst” ger en känsla av frihet, galopperande hovar och kanske en och annan indian - men även något som kanske inte riktigt passar in i dagens världsbild? Idag finns det bara en enda population av definitionsmässiga vildhästar kvar på jorden, *Equus ferus przewalskii*, przewalskihästen (IUCN Red List, 2015). Det finns dock även ett antal populationer av ferala hästar, vilka är hästar härrörande från en gång domesticerade hästar som av en eller annan anledning återgått till det vilda. Ferala djur har i vissa fall visat sig orsaka ett hot mot inhemsk flora och fauna då de invaderat områden och rubbat de ekosystem som tidigare varit. Finns det plats och resurser i vår industrialiserade värld för hundratals, ibland tusentals hästar att ströva fritt och vilt över markerna som människan idag anser sig äga?

Att lära sig mer om balansen mellan människor och naturen är både spännande och utmanande. Det finns idag många betydelsefulla aspekter som lätt glöms bort. Förutom ekonomi, geografiska områden, äganderätt och andra juridiska, mänskliga påhitt, finns också betydligt viktigare delar som ska fungera när naturen låter människan ta plats och bestämma.

Även fast vildhästar i sig alltid fascinerat mig väcktes en stor nyfikenhet då jag fick höra talas om de namibiska vildhästarna. En för de flesta okänd flock, men som genom åren visat sig klara av både tuffa tider av torka, genetiska begränsningar och framför allt, ett tufft samspel med människan. Teorierna om de namibiska vildhästarnas ursprung är många och det enda man vet säkert är att de inte fanns i området kring vattenhållet i Garub, utanför staden Aus i Namibia innan den tyska kolonialtiden med sitt slut år 1919 (Greyling, 1994; Pinnock, 2002).

Syftet med mitt arbete är att försöka besvara frågan om hästarnas ursprung och vilka faktorer som bidragit till att en grupp domesticerade hästar har klarat av att återgå till det vilda och överleva i Namibias ökenlandskap i över 100 år. Jag vill även undersöka hur stor betydelse människan haft för hästarnas överlevnad genom åren, vilka livsvillkor hästarna lever under idag samt vilka åtgärder som krävs för hästarnas fortlevnad i området.

MATERIAL OCH METODER

Materialet till detta kandidatarbete har samlats in via databasen Google Scholar, ScienceDirect och Primo via sökord såsom ”feral horses of Namibia”, ”feral horses”, ”namibs”, ”wild horses of Namibia”, ”arid animals”, ”horse genetics”, ”effective population size” och ”inbreeding”.

LITTERATURÖVERSIKT

Den namibiska vildhästen och dess ursprung

De namibiska vildhästarna är hästar av varmbloodstyp och är uteslutande bruna till färgen, antingen av färgtyperna svart, svartbrun, brun eller fux (Greyling, 1994). Många individer har en mörk rand, en så kallad ål, längs ryggraden och vita tecken förekommer. De har en ungefärlig mankhöjd på 1,42–1,47 meter och ligger därför på gränsen mellan storleksklasserna häst och ponny. De beskrivs som ädla, atletiska och välmusklade, med en korrekt exteriör innefattande raka ben av exceptionellt god kvalitet samt hårda hovar. Ryggen är kort, manken välmarkerad och skuldrorna sluttande med stark muskulatur. Ansiktet beskrivs som brett, öronen små och välplacerade och mulen liten (Hendricks, 2007).



Foto: Scott Hurd

I dagsläget finns det knappt 80 hästar som lever i en enda vild population utan kända metapopulationer. Antalet hästar har de senaste 50 åren fluktuerat mellan 50-276 hästar med ett genomsnitt på cirka 150 hästar (Greyling, 2005). Hästarna lever i flockar som antingen i hög grad är bestående eller mer eller mindre tillfälliga. De bestående flockarna leds av en hingst, i sällsynta fall två hingstar, som skyddar sitt harem av ston i varierande åldrar, deras föl och enstaka unghingstar. I sällsynta fall observerades även bestående grupper med upp till fem hingstar utöver den flockledande hingsten, vilka brukar kallas för outsiders. Dessa outsiders accepterades interagera med unghästar i flocken, men hindras från interaktion med fertila ston (Greyling, 2005). De mer tillfälliga flockarna består av unghingstar, så kallade ”ungkarlsgrupper”, vilka lever tillsammans i allt från timmar till månader i väntan på att få bilda egna harem (Greyling, 1994). De beskrivna sociala strukturerna skiljer sig inte nämnvärt från andra populationer av ferala hästar (Mills & McDonnell, 2005). Det finns dock andra sociala strukturer beskrivna hos exempelvis grevyzebran och asiatisk vildåsa, där hingstarna försvarar sina resursrika revir dit stona som lever i instabila grupper kommer på besök vid behov (Sundaresan, Fischhoff & Rubenstein, 2009).

Teorier om ursprung

Det finns många tänkbara förklaringar om var och från vem den idag kallade namibiska vildhästen har sitt ursprung. Enligt lokalbefolkningen i området kring Aus i Namibia har hästarna funnits i området sedan den tyska kolonitiden, d.v.s. innan år 1919 (Pinnock, 2002).

De namibiska vildhästarnas egen officiella organisation, Namibia Wild Horses Foundation, NWHF, föreslår två möjliga teorier gällande hästarnas ursprung. Den första föreslår att hästarna härstammar från ett stuteri som fanns i ett område söder om staden Aus mellan åren 1909–1914. Stuteriet födde upp arbetshästar till diamantgruveindustrin samt galopphästar till de framväxande galoppbanorna i de tyska kolonierna. Stuteriet gick dock i konkurs år 1914 i sviterna av den europeiska depressionen och stuteriägaren Emil Kreplin återvände till Tyskland utan att ta med sig sina hästar (NWHF, 2014). De raser Kreplin enligt fotobevis ska ha använt sig av i sin avel var shagya arab, hackney och trakehener (Grahl, 2016). Den andra teorin som organisationen föreslår är att hästarna kommer från förrymda krigshästar, härrörande från sydafrikanska trupper vid ett tyskt bombnedslag under första världskriget, daterat till den 27 mars år 1915 (NWHF, 2014).

Det finns även teorier om att hästarna ursprungligen härstammar från ett skepp lastat med fullblodshästar på väg från Europa mot Australien, som förläste utanför den namibiska kusten (Pinnock, 2002), eller att de kommer från ett stuteri som drevs av den tyske Hans-Heinrich von Wolf mellan åren 1907–1914. Då von Wolf flyttade tillbaka till Europa verkar han - då det inte finns några andra dokument som motbevisar det - ha lämnat sina hästar efter sig (Greyling, 1994). De hästraserna som von Wolf använde sig av i sitt avelsprogram var engelska fullblod, trakehner och hackney som importerades från Europa och sedan korsades med inhemska boerhästar (Sneddon, 1993). Slutligen finns det också en teori om att hästarna skulle kunna härröra från inhemska krigare från folkgrupperna khoikhoi, även kallade "Hottentots", som tros ha ridit korsade hästar härstammande från boerhäst och basutopony (Hendricks, 2007).

Genetiska resultat

Genom genetiska studier har man konstaterat att de namibiska vildhästarna troligen kommer från en liten population av hästar, men som vid start hade en god genetisk spridning (Cothran *et al.*, 2001). Dessa hästar har sedan genomgått perioder av genetiska flaskhalsar, d.v.s. perioder när enbart ett begränsat antal individer bidragit med genetiskt material till nästkommande generation. Den första flaskhalsen tros ha skett redan vid hästarnas löskommande och den namibiska vildhästens start av rasbildning. I studien av Cothran *et al.* (2001) kunde de via blodanalys av 30 namibiska vildhästar konstatera att det inte fanns någon specifik ras eller rasgrupp som den namibiska vildhästen direkt kunde kopplas till, men att den rasgrupp de liknade mest var hästar av arab-typ. Man kunde inte heller hitta något nära släktskap med de sydafrikanska hästraserna nooitgedacht, boerhäst och basutopony (Cothran *et al.*, 2001).

Överlevnad i öknen - en balanserad populationsstorlek

En viltlevande hästflock står inför komplexa utmaningar på många sätt, inte minst vad gäller sin populationsstorlek. En till ekosystemet sett för stor flock löper risk att svälta i områden där tillgången på vatten och bete begränsas i och med de varierande årstiderna, instängsling och konkurrens med övrig fauna (Greyling, 1994). En för liten flock löper å andra sidan risk för en genetisk depression (Griffiths *et al.*, 2015), vilket kan ge en vitalitets-sänkning i populationen (Nationalencyklopedin, 2018a) då risken för genetisk homozygoti av recessiva, sjukdomsalstrande anlag ökar (Hartl & Clark, 2007). Inavelsdepression har också konstaterats kunna ha en negativ effekt på djurens reproduktionsförmåga (Hartl & Clark, 2007). Ibland kan

det vara svårt att upptäcka en hög inavelsgrad, då vissa typer av homozygotier är letala redan under embryonalstadiet och således medför att enbart heterozygota individer överlever och föds (Keller & Waller, 2002).

Kartläggning av externa överlevnadsfaktorer

Näringsbehov och födopreferenser

Dr. Telané Greyling studerade de namibiska vildhästarnas livsförhållanden under perioden december 1993 till och med juli 1994 för att bl.a. klarlägga hur stort antal individer som det studerade området klarade av. Detta i syfte att undersöka hur hästarnas födosöksbeteende och växtpreferenser påverkade den inhemska floran och faunan (Greyling, 1994).



Foto: Scott Hurd

Områdets beteskapacitet beräknades genom en ekvation som tog hänsyn till växtens nettoproduktion (den andel av växtmassan som hästarna faktiskt äter) samt vad en vildhäst antogs äta per dygn. Mängden växtmaterial som krävdes för att täcka hästarnas energibehov estimerades till 7 kg per dag och häst av gräs med en ungefärlig smältbar energimängd på 8–9 MJ/kg. Man tog vid beräkningen av den dagliga energikonsumtionen hänsyn till att det fanns både dräktiga ston med upp till 70% högre energikonsumtion än normalt, samt att det fanns ett antal föl och unghästar med en lägre energikonsumtion i flocken. Man tog också hänsyn till de andra betande djuren i området. De grässorterna hästarna föredrog och som betades året om var *Eragrostis nindensis*, *Stipagrostis obtusa*, *Stipagrostis ciliata* och *Centropodia glauca*, medan andra grässorter sågs betas mer intensivt under bestämda perioder under året. Det fanns även ett fåtal buskar som hästarna sågs äta delar av, främst efter regnfall (Greyling, 1994).

Hästarna betade även upp sin torra avföring, ett beteende som kallas koprofagi och är ett jämförelsevis vanligt beteende hos föl. De vuxna hästar sågs aldrig äta av färsk faeces medan fölen å andra sidan ofta sågs äta av sin moders faeces med Greylings (1994) förklaring att det förmodligen beror på att fölen ska berika sin essentiella tarmflora. Beteendet har också föreslagits som ett sätt för fölet att under sina första veckor i livet bl.a. lära sig om vilka födokällor det digivande stoet väljer att äta (Marinier & Alexander, 1995). Koprofagi hos vuxna hästar har även studerats hos infångade przewalskihästar, den idag enda kvarlevande definitionsmässiga vildhästen, och beskrivs som ett mycket ovanligt beteende vid tillgång på föda (Lee, 1991). I studien av Greyling (1994) observerades koprofagi hos majoriteten av hästarna, oavsett ålder, kön och kroppskondition. Under den intestinala digestionen av växtmaterial koncentreras växterna och hästarnas faeces kan på så vis ha ett högre näringsinnehåll än själva växten. Koprofagin tros därför spela en viktig roll för det totala näringsintaget hos de namibiska vildhästarna, oavsett hur tillgången på föda såg ut i omgivningen (Greyling, 1994).

Vad Greyling kom fram till var att det rekommenderade antalet hästar för att undvika överbetning och ett hot för övrig, betande fauna i det studerade området i Naukluft Park i Namibia, bör ligga mellan 80–100 individer. I perioder av goda betesförhållanden kan det accepteras med upp till 150 individer på en yta av minst 36 000 hektar.

Vätskebehov kopplat till vattenbesparande fysiologiska mekanismer

Förutom ett kargt växtklimat medför ökenmiljö också ett starkt selektionstryck för vattensparande mekanismer hos djur som ska adapteras (Taylor, 1968 se Sneddon, 1991). De namibiska vildhästarna har sedan den tyska kolonitiden främst fått sitt vätskebehov tillgodosett genom att människor låtit hästarna dricka från artificiella vattenkällor. Dessa vattenkällor i Garub har legat i anslutning till det skyddade diamantområdet Sperrgebiet, där hästarna kunnat leva utan påverkan av jägare och hästfångare (NWHF, 2014). Det har under de senaste decennierna gjorts ett antal studier på hästarnas förmåga att anpassa sig till ökenklimat med begränsad vattentillgång. Vattensparande fysiologiska mekanismer är den viktigaste egenskapen för ökenlevande djur och är välutvecklad hos exempelvis kameler och gaseller (Sneddon, 1993). Ökenlevande djur tolererar i högre grad dehydrering utan att det påverkar vitala funktioner i kroppen och kan inta stora mängder vätska vid ett och samma tillfälle (Wilson, 1990).

Det finns indikationer på att de namibiska vildhästarna har en bättre förmåga att reglera sin vätskebalans jämfört med domesticerade hästar. I en studie visades att de namibiska vildhästarna under akut dehydrering, hade en 8 % större vätskeförlust från interstitiet och en 8 % lägre vätskeförlust från det transcellulära utrymmet jämfört med den domesticerade boerhästen (Sneddon, van der Walt & Mitchell, 1993). Vid rehydrering såg man att de namibiska vildhästarna också hade ett snabbare vätskeupptag, vilket snabbt balanserade upp vätskeförlusterna från blodplasman (Sneddon, van der Walt & Mitchell, 1993). Man har också konstaterat att de namibiska vildhästarna under en period av 72 timmars dehydrering hade en signifikant högre utsöndring av det blodtryckshöjande hormonet vasopressin jämfört med boerhästar (Sneddon *et al.*, 1991 se Sneddon, 1993). De konstaterades även att de namibiska vildhästarna efter 48 timmars dehydrering hade en signifikant lägre koncentration av hormonet aldosteron, som reglerar återtagandet av natrium i njuren. Aldosteronkoncentrationen ökade sedan efter 48 timmar och höll sig på en högre koncentrationsnivå jämfört med kontrollgruppen av boerhästar (Sneddon *et al.*, 1993). Hur lång tid det tar mellan vätskeintagen är starkt korrelerad med temperaturen och varierade under Greylings (1994) studie från 8 timmar till 4 dygn. Man har sett att de namibiska vildhästarna kunnat vandra upp till 40 kilometer 5-6 gånger i veckan för att finna vatten (van der Merwe, 1984 se Sneddon, 1993) i och med att de ständigt måste röra sig från de permanenta vattenkällorna för att beta (Sneddon, 1993). Man har också gjort liknande studier på australienska ferala hästar levande i halvökenmiljö, som även de anses ha genomgått en fysiologisk adaptering genom naturligt urval av de genetiskt bäst anpassade hästarna (Hampson *et al.*, 2010).

Att estimerar en effektiv populationsstorlek, N_e

Att beräkna en effektiv populationsstorlek kan vara komplext. Variabeln, N_e , kan beräknas med olika variabler beroende på populationens genetiska status, tillväxt och beroende på vilken aspekt av populationens genetiska hälsa som skall bedömas (Harmon & Braude, 2009). Definitionen av N_e kan variera. Vissa beskriver värdet som det antal individer i en teoretiskt ideal population, som ger upphov till samma hastighet av genetisk drift som populationen i fråga (Hartl & Clark, 2007). Enligt Nationalencyklopedin (2018b) bygger värdet på hur många individer i en generation som ger upphov till avkomma i nästa generation och påverkas av bl.a. könkvot, populationsvariation och parningssystem.

Äldre studier av Franklin (1980) anger riktlinjer för effektiva populationsstorlekar med avseendet att undvika de negativa effekterna som uppstår p.g.a. inavelsdepression på kort sikt och förhindra förlorad genetisk diversitet på lång sikt. Enligt Franklins (1980) teori bör en art baseras på minst 50 avelsdjur för att undvika inavelsdepression, vars effekter har setts vid ca 2–3% ökad inavelskoefficient per generation, då i form av ex. påverkad reproduktions- och prestationsförmåga (Jamieson & Allendorf, 2012). Med en population på 50 individer undviker man inavelsdepressionen som uppstår p.g.a. genetisk drift och en därav låg grad av heterozygoti. Detta i och med att förlusten av heterozygoti sker med en hastighet av $\frac{1}{2N_e}$ i en s.k. ideal population av N individer (Jamieson & Allendorf, 2012). Dessa 50 individer ska sedan avlas upp till en populationsstorlek på 500 individer, för att på lång sikt ha potential att överleva rent evolutionärt (Franklin, 1980 se Harmon & Braude, 2009). Kriterierna resulterar i den inom bevarandebiologin kända ”50/500-regeln”. Denna regel har sedan dess uppkomst diskuterats vitt och brett de senaste 30 åren (Jamieson & Allendorf, 2012).

Vid antagandet att man har en ökad inavelsgrad på 1% för varje generation kan man beräkna antalet individer som krävs för att undvika inavelsdepression ($\Delta F < 2\%$) genom att ställa upp följande ekvation: $\Delta F = \frac{1}{2N_e}$, där ΔF står för ökningen av inavelsgrad per generation och N_e står för den effektiva populationsstorleken. Vid antagandet att inavelsgraden ökar med 1% per generation erhåller man alltså den effektiva populationsstorleken $N_e = 50$ (Jamieson & Allendorf, 2012). Det är dock mycket få, om ens någon, population som uppfyller kriterierna för den ideala populationen (Gordon *et al.*, 1990).

Beräknad populationsstorlek för de namibiska vildhästarna, N_e i förhållande till N

Den basala effektiva populationsstorleken man talar om gällande de namibiska vildhästarnas fall, är alltså den populationen av domesticerade hästar som la grund för den populationen som lever vilt idag. I de genetiska studierna av Cothran *et al.* (2001) bedöms denna basala N_e ha legat på under 100 hästar. Greyling (2005) beskriver den aktuella effektiva populationsstorleken som svår att egentligen beräkna ett bra värde på, i och med hästarnas sociala strukturer och individuella reproduktionsförmågor. Den tros dock ha legat under rekommendationen om 50 hästar ett antal tillfällen under de namibiska vildhästarnas historia (Greyling, 2005). Under generationsintervallet om 10 år mellan år 1994-2004 låg den effektiva populationsstorleken på 55 hästar vilket motsvarade 48 % av den dåvarande totala populationen om 115 hästar ($N_e / N = 0,48$). De riktlinjerna som anses gälla idag är att flocken bör bestå av minst 100 hästar, med könskvoten 1,2:1,0 vad gäller hingstar och ston för att den effektiva populationsstorleken ska ligga på en lämplig storlek (Greyling, 2005).

Beräkning av N_e för andra ferala hästuppopulationer

I andra populationer av ferala hästar har man gjort liknande studier för att uppskatta N_e och fått varierande resultat.

De ferala hästarna på Sable Island

Vid beräkning av N_e för de ferala, isolerade hästarna på Sable Island utanför Kanada, med liknande bakgrundshistoria som de namibiska vildhästarna fick man ut ett medelvärde på 48 individer (Uzans *et al.*, 2015). Denna flock hade vid studiens gång inte interfererats med på 50

år och har haft en populationsstorlek på mellan 150 till drygt 500 hästar. Generationsintervallet som beräknades låg på 4 år (till skillnad från Greylings studie år 2005, där generationsintervallet istället låg på 10 år). Generationsintervallet motsvarar den genomsnittliga åldern som avelsdjuren har vid bildandet av den nya generationen (Nationalencyklopedin^c, 2018).

Svenskt gotlandsruss

Vid studier av det svenska gotlandsrusset beräknades N_e till mycket varierande värden mellan de olika generationerna, vilket krävde att man gjorde mer komplicerade beräkningar. Dessa resulterade i ett N_e -värde på 67 individer och ett generationsintervall på drygt 10 år (Andersson, 2010), likt de namibiska vildhästarna. År 2017 var 111 gotlandsruss stambokförda i Sverige (Svenska Russavelsföreningen, 2018).

Przewalskihäst

Przewalskihästarna har även de varit en studerad population vad gäller populationsstorlek och genetik. Hästarna finns idag spridda över världen, både i djurparker samt fritt levande på den mongoliska stäppen. Under åren 2006-2008 hade man i den Nordamerika ex situ-populationen en effektiv populationsstorlek på 11 hästar (Collins *et al.*, 2011). Hela den globala populationen av przewalskihästar har dock sitt ursprung från 12 stycken przewalskihästar som under bevarandearbetet under 1900-talet korsades med fyra domesticerade hästar, varav två var till hälften av ursprung från przewalskihäst (Wakefield *et al.*, 2002). Tack vare att man tilltog en välplanerad bevarandebiologiplan räddade man przewalskihästen från att utrotas (IUCN, 2015).

Mustang

I ett antal av USA:s stater har man andra problem med den kanske mest kända gruppen av ferala hästar, mustangerna, härrörande från de domesticerade hästar Christopher Columbus förde med sig vid kolonialisering av Nordamerika år 1493 (Loch, 1986 se Conant, Juras & Cothran, 2011). Mustangerna har ökat sin populationsstorlek till den grad att Bureau of Land Management (BLM) har tvingats fundera över hur man ska reglera antalet hästar för att inte överbetning ska ske. Detta utan att tappa för mycket genetisk diversitet i populationen (BLM, 2018). Då antalet hästar är så högt att man riskerar överbetning har man fått sätta in avelskontrollerande resurser för att minska den effektiva populationsstorleken och därmed populationens tillväxthastighet. Detta främst genom användning av s.k. porcine zona pellucida-vaccin som gör ston infertila i cirka ett år (BLM, 2018).

Antropogena influenser

År 1986 ville den dåvarande ansvariga myndigheten för Nauklufft Park att hästarna skulle föras bort från parken i och med att de av vissa ansågs exotiska och därav inte höra hemma i en nationalpark. Detta beslut mötte stora protester från såväl allmänheten som forskare och högt uppsatta inom diamantgruveindustrin och medförde att hästarna fick stanna kvar i nationalparken (Greyling, 2005). Dessa olika ställningstaganden som fanns medförde dock att man tillsatte resurser för att skapa riktlinjer för hur hästarna och dess fortlevnad skulle förvaltas (Greyling, 2007).

Hästarna är likt många andra djur i Nauklufft Park instängda av öken och stängsel som förhindrar dem att vandra till betesmarker och naturliga vattenhål (Swilling, 2015; Hurd, S., professionell

naturfotograf, pers. medd., 2017-12-28). Då tillgången på naturliga vattenhål i parken varierar mellan perioder av torka och regn, har hästarna liksom andra djur i området sökt sig till pumpstationer och andra av människan framtagna vattenkällor (Greyling, 2005). År 1992 slog en torka till i Namibia efter år av goda regnperioder, vilket fick som medföljd att den dåvarande hästflocken om 276 individer började svälta ihjäl som följd av försämrade betestillgång (Greyling, 2005). Den namibiska miljö- och turistmyndigheten, Ministry of Environment and Tourism, MET, beslutade om att man skulle sälja av hästar för att underlätta för de som blev kvar. Detta medförde att 104 hästar valdes ut helt slumpmässigt och såldes till intresserade köpare – dessvärre utan större framgång, då minst hälften av hästarna dog inom en femårsperiod p.g.a. adaptationssvårigheter (Greyling, 2005), afrikansk hästpest eller skador i samband med att de blivit instängda (NWHF, 2014). En liknande aktion ägde rum år 1997, då infångade hästar under de sex veckor de hölls fångade konstaterades utveckla starka beteendeförändringar – ff.a. en ökad aggressionsnivå hos hingstarna. Dessa hästar som infångades år 1997 släpptes dock fria igen p.g.a. politiska omständigheter (Greyling, 2005).

Turism

Turismen är en viktig ekonomisk inkomstkälla för Namibia (MET, 2016) och stod år 2016 för 14,9 % av Namibias totala BNP, vilket motsvarade en summa på 1,6 miljarder US-dollar (Knoema, 2018). Turismen kring hästarna startade på allvar då man år 1993 tillsatte en utkiksplats i anslutning till hästarnas vattenhål för att tillåta allmänheten att ta del av de namibiska vildhästarna (Greyling, 2005). De är idag klassade som ett av Namibias topp tio populäraste resmål och har ett högt betyg som besöksmål på sidor som exempelvis Tripadvisor (Tripadvisor, 2018).

Dagens situation

Idag finns det knappt 80 hästar kvar i Naukluft Park (Swiegers, C., sekreterare NWHF, pers. medd., 2018-02-10). Sedan år 2013 har det området i Namibia som hästarna lever i genomgått en svår period av torka, vilket krävt att det satts in extra vattenkällor samt att NWHF sedan oktober 2015 stödutfodrat hästarna (Swiegers, C., sekreterare NWHF, pers. medd., 2017-12-31). Fodret är dock kostsamt att köpa in, då torkan i området också påverkar böndernas skörd (Namibia Economist, 2016).

Torkan i kombination med att antalet hyenor uppförökats i parken har bidragit till att inte ett enda föl har överlevt sedan år 2013. Detta då fölen blivit ett lätt byte vid vattenhål (Hurd, S., professionell naturfotograf, pers. medd., 2017-12-28) samt att stona inte varit tillräckligt starka för att kunna livnära sina föl. Att hästarna finns kvar beror till stor del på att människan vägrat ge upp hoppet om att rädda dem från dessa externa faktorer, samt allmänhetens välvilja att donera pengar till NWHF. Enligt en färsk artikel i tidningen *Namibia Economist* står MET inför ett tufft val gällande hästarnas framtid medan tiden rinner iväg. Beslutet som skall fattas gäller om hästarna ska flyttas från parken och - om så blir fallet - hur många hästar som ska flyttas (Namibia Economist, 2018). Detta beslut



har dock skjutits på under lång tid p.g.a. den ekonomiska kostnaden av 2,1 miljoner euro, som den marken som finns tillgänglig för försäljning kostar (Namibia Economist, 2018).

MET har som en kortsiktig lösning istället matat hyenorna för att minska deras jakt på svaga hästar och föl, vilket gett ett positivt resultat (Swilling, 2017). Förslagen om att omlokalisera hyenorna istället för hästarna har tagit upp av organiserade grupper från turistindustrin, men blir en kontroversiell fråga då hyenorna är ett mer självklart inhemskt djurslag i området.

DISKUSSION

Ursprung

Att veta mer om hästarnas ursprung anser jag vara relevant för att kunna dra slutsatser om vad för betydelse deras genetiska bakgrund kan ha för de egenskaper man ser hos hästarna idag. Baserat på de genetiska testerna Cothran *et al.* (2001) utförde konstaterades att de namibiska vildhästarna är mest lika arabiska fullblodshästar. Arabiska fullblod är en ökenhäst med ursprung från Mellanöstern och har goda fysiologiska egenskaper för att överleva i varma och torra klimat (Sneddon, 1993). De arabiska fullbloden tillhör likt andra domesticerade hästar klassificeringen *Equus ferus caballus*, ett hästdjur med ursprung från den centralasiatiska stäppen likt przewalskihästen, *E. ferus przewalskii* (Grubb, 2005). Man har genom genetiska undersökningar med bl.a. DNA-markörer säkerställt att arabiska fullblod har ett nära släktskap med przewalskihästen (Allison *et al.*, 2008). Trots att araben är känd som en ”ökenhäst” har den alltså inte sitt egentliga ursprung från öknen. Vid analys av de teorier som finns gällande de namibiska vildhästarnas ursprung finner jag teorin om att hästarna härstammar från Emil Kreplins stuteri som mest sannolik. Detta då de raser som användes på stuteriet, shagya arab, hackney och trakehner, stämmer bäst överens med de genetiska resultaten av Cothran *et al.* (2001) jämfört med raserna som förekommer i de andra ursprungsteorierna. Troligtvis är detta dock bara en del av sanningen – jag tror personligen att hästar från annat håll genom åren också anslutit sig till flocken.

Vilka faktorer har bidragit till att hästarna kunnat överleva i öknen i över 100 år?

De namibiska vildhästarna har en intressant bakgrund med många bidragande faktorer som gjort det möjligt för dem att överleva under så lång tid i det tuffa klimatet. Det tar tusentals år för djur att bli fysiologiskt adapterade till ökenmiljö (Wilson, 1990). Exempelvis var det cirka 4000 år sedan zebu-korna introducerades i Östafrika – dessa har med tidens förlopp utvecklat god förmåga att överleva i ett varmt och framförallt torrt klimat (Payne, 1964 se Wilson, 1990). Förutom de fysiologiska egenskaperna är också djurens beteende och anatomi viktiga för att ett djur ska överleva i ökenklimat (Wilson, 1990). Det är därför inte rimligt att tro att de namibiska vildhästarna på 100 år utvecklat dessa ökenadapterade egenskaper, utan där anser jag att Sneddon (1993) för ett rimligt resonemang om att hästarna besitter sina egenskaper tack vare sin genetiska bakgrund. Förmodligen har de hästarna som en gång kom lösa i området kring Aus i början av 1900-talet och i samband med första världskriget, i hög grad bestått av hästar med ursprung från det arabiska fullblodet som redan då hade en viss ökenkompatibilitet. Att de sedan genomgått en kraftig genetisk selektion i och med perioderna av torka i Namibia, exempelvis år 1992, 1998 och den torkan som pågår i nutid, har förmodligen också påverkat de egenskaperna hästarna har idag.

Hästarnas relativt låga mankhöjd föreslås av Sneddon (1993) som en av de egenskaperna som påverkar hästarnas vätskebehov och förmåga att överleva i öknen. De namibiska vildhästarna har med sin mankhöjd om 1.42-1.47 meter (Hendricks, 2007) en lägre genomsnittlig mankhöjd än de arabiska fullbloden, vars mankhöjd enligt rasbeskrivningen oftast ligger mellan 1.45-1.55 meter (Svenska Arabhästföreningen, 2014). Detta skulle kunna vara en effekt av den inavel som skett under de 100 åren hästarna levt fritt, då inavel ofta påverkar individens fitnessegenskaper och däribland dess tillväxt (Cummings & Klug, 2005). I och med att de namibiska vildhästarna

också utövar koprofagi på ett sätt som skiljer sig från andra hästar verkar de också ha en effektiv strategi för att få i sig näring. Det är ovanligt att vuxna hästar ses beta upp sin torra avföring vid tillgång på föda (Lee, 1991), medan detta var ett observerat beteende hos de vuxna namibiska vildhästarna oavsett tillgången på föda (Greyling, 1994). Att de dessutom vandrar långa sträckor mellan betesområden och vattenkällor samt har en vattenmetabolism som skiljer sig från domesticerade hästar tyder på en viss beteende- och fysiologisk ökenadaptation. Hästarna har dock inga revolutionerande skillnader med avseende på de vattensparande fysiologiska egenskaperna jämfört med andra domesticerade raser. Jag drar därför slutsatsen att de förmodligen inte heller skulle klarat sig länge i öknen utan människans tillåtelse att dricka från den artificiella vattenkälla som vattenhållet i Garub är.

Människans roll

Man ska inte underskatta människans interfererande i hästarnas historia. Under tider av torka har människan varit känslomässigt engagerad vilket gjort att myndigheter och djurvälståndorganisationer mobiliserat sig och anordnat hjälp till hästarna genom att säkerställa tillgång på vatten samt donerat pengar till stödutfodringar. Människan har också aktivt reducerat populationsstorleken vid minst ett tillfälle i historien för att undvika överbetning p.g.a. en rubbad balans i ekosystemet. Å andra sidan är det också människan som stänglat in hästarna och minimerat deras chanser att vandra för att finna nya betesmarker under perioder av torka. Det är också människan som fört hästarna till det område i världen de befinner sig i idag. Av den anledningen anser jag att människan också står ansvarig för att på ett etiskt och hållbart sätt förvalta hästarna såväl som övrigt ekosystem.

Turismens inverkan

Vad en ökad turism runt hästarna skulle kunna innebära är bland annat en ökad inkomst att använda till fördel för hästarnas fortlevnad. Pengar skulle exempelvis kunna användas för att säkerställa att stödutfodringar alltid ska kunna ske vid behov – eller för att bekosta en eventuell flytt av hästarna till säkra betesområden.

Hur vida en ökad turism skulle påverka hästarnas naturliga beteenden tänker jag till stor del beror på hur utkiksplatser och humana beteenderestriktioner utformas. Hästarna är nyfikna i sin natur och det finns bildbevis på att åtminstone ett antal individer i dagsläget självmant kommer fram till människor. Att hästarna skulle bli mer vana vid människor kan såklart ha både för- och nackdelar. Det som jag personligen dock tror gör hästarna till en spännande turistattraktion är till stor del deras vilda natur och frihet, vilket lätt försvinner om turister får möjlighet att ”mata en vildhäst” eller liknande, mot en summa pengar. Att hästarna skulle bli mer vana vid människor kan dock ha en positiv effekt då det skulle minska eventuella stresspåslag vid behov av mänsklig hantering, men skulle samtidigt öka risken för eventuella personskador.

Dagens situation och hästarnas livsvillkor

Etiska och sociala aspekter

De namibiska vildhästarna lever under konstaterat hårda livsförhållanden och har ett behov av människans engagemang för att överlevna. Om det är rätt av människan att lägga sig i naturens gång kan vara värt att diskutera. Fördelarna med att vi hjälper från början domesticerade djur

att överleva i det vilda kan vara sådana som att vi följer vår etiska moral. Vi vill inte se djur svälta, vara törstiga och i allmänt behov av det vi människor vill kalla "hjälp". Hästarna tjänar dessutom ett ekonomiskt syfte då de blivit en populär turistattraktion och anses ha ett kulturellt värde i området. Utöver dessa aspekter har hästarna utvecklats i en isolerad miljö under många år vilket gjort dem högt värderade ur forskningssynpunkt. Nackdelarna med att människan interfererar i naturens gång och hjälper ferala djur i det vilda, blir å andra sidan sådana som att man riskerar att påverka ekosystemets balans av inhemsk flora och fauna. Genom att hålla antalet individer i populationen inom de angivna gränserna minskar dock denna risken. Sätter man in resurser till hästarna påverkas också den för forskningen intressanta livsmiljön, vilket jag, som tidigare nämnt, även tror riskerar att minska sensationen hos allmänheten då hästarna inte längre lever ett fritt liv i öknen. För att maximera chanserna gällande hästarnas fortlevnad krävs att resurser av varierande karaktär vidtas vid förvaltningen av populationen.

Förvaltning av populationen

För att effektivt förvalta hästarnas fortsatta existens i Naukluft Park krävs det en god överblick av hästarnas livsvillkor. Det akuta problemet vi ser idag är den extrema torkan i hästarnas levnadsområde samt det starka predationstryck hyenorna utövar mot de föl som fötts. Ett mer långsiktigt problem är populationens låga genetiska diversitet.

Åtgärder på lång sikt

Enligt studierna som genomfördes av Greyling på 90-talet så konstaterades att hästuppopulationen flertalet gånger varit större än det rekommenderade antalet hästar om 80-100 individer, sett till belastningen på ekosystemet. Greyling (1994) poängterade dock att dessa rekommendationer gäller för de förhållandena då människan inte interfererade genom att exempelvis tillföra foder till hästarna. Enligt Greylings senare studie år 2005 diskuteras också problematiken med den effektiva populationsstorleken, N_e , som vid ett flertal tillfällen legat under lägsta rekommenderade gränsen om 50 reproduktiva individer. Detta då populationen av olika anledningar genomgått genetiska flaskhalsar där bara ett begränsat antal individer exempelvis överlevt en torka och fört sina gener vidare. Detta har medfört att populationen idag har en liten genetisk variation och av den anledningen bör, enligt min mening, ha en välplanerad avel för att minimera risken för en vitalitetssänkning i populationen. Det krävs alltså en balans av antalet hästar i Naukluft Park. Den satta rekommendationen om minst 100 hästar anser jag är ett rimligt antal, då detta skulle gå att åstadkomma med relativt små medel då klimatet är någorlunda normalt.

Avels- och populationskontrollerande strategier

För att effektivisera aveln i populationen kan man ta lärdom av hur planeringen genomförts i andra populationer runt om i världen. Den skandinaviska vargstammen har exempelvis avlats upp på ett effektivt sätt genom att man DNA-typat vargarna och därefter utgått från de genetiska släktråden för att skydda vissa individer från jakt. Detta skedde för att i längden åstadkomma en minskning av den i populationen höga inavelskoefficienten (Laikre *et al.*, 2013).

Laikre *et al.* (2013) har också poängterat vikten av nya individer tillkommer i små populationer, då dessa på kort tid reducerar inavelsgraden. Detta är dock svårt att applicera på de namibiska vildhästarna, då det idag enbart finns en enda säkerställt existerande population. Enligt studien

av Cothran *et al.* (2001) ska de genetiska studierna ha genomförts på blod från delvis hästar födda i öknen, men även från en besättning född i fångenskap. Denna senare besättning bildades år 1987 och var tänkt som en avelsbesättning på Onderstepoort Veterinary Institute. Vissa blodprover ska också ha tagits från hästar som såldes i samband med torkan år 1992 och vid studiens gång år 2001, ägdes av privatpersoner (Cothran *et al.*, 2001). Några uppgifter om att dessa namibiska vildhästar i fångenskap skulle ha fortsatt hållas i metapopulationer och avlats på, har inte förekommit i senare publicerad litteratur jag har läst. Om det trots allt finns en genetisk resurs i form av dessa hästar som lever än idag, så hade de kunnat bidra med goda genetiska resultat för att stärka den nuvarande, frilevande populationen. Alternativet man har är annars att avla in domesticerade hästraser i populationen - likt man gjort vid bevarandearbetet av przewalskihästen. Förslagsvis genom att avla in hästar av rasen arabiskt fullblod med en låg inavelsgrad. Detta kallas för *genetic rescue* och har visat sig ge en ökad fitness i populationer av ett antal olika djurslag, vilket köper tid för återhämtning (Hedrick & Garcia-Dorado, 2016).

Skulle antalet hästar överstiga det rekommenderade gränsvärdet skulle man kunna effektivisera aveln på samma sätt som Bureau of Land Management i USA gjort med mustangerna och använda fertilitetskontrollerande vaccin för att bromsa populationstillväxten (BLM, 2018). Man skulle också kunna genotypa hästarna utefter vilka hästar som är värdefullast ur avelssynpunkt, likt man gjort i den skandinaviska vargstammen (Laikre *et al.*, 2013). Hästarna finns då kvar som en genetisk resurs, men man bromsar populationstillväxten.

Åtgärder på kort sikt

Det akuta problemet för de namibiska vildhästarna är alltså den pågående torkan samt det starka predationstrycket från hyenorna i området. Som en kortsiktig lösning har MET valt att utfodra hyenorna samtidigt som NWHF stödutfodrat hästarna (Namibia Economist, 2017). Detta har gett ett positivt resultat men även en stor ekonomisk kostnad för alla parter. De föreslagna alternativen om att flytta antingen hästar eller hyenor har båda sina för- och nackdelar. Att flytta hästarna från nationalparken till privat betesmark är det alternativ som troligtvis kommer att ske, vilket även jag anser vara det minst problematiska för samtliga parter. Enligt NWHF (2018) övervägs nu att flytta hästarna tillbaka till betesmark som en gång i tiden tillhörde Emil Kreplins stuteri som citerat från deras facebookside ”är den plats hästarna en gång härrörde från”. Trots faktaosäkerheten i det uttalandet tror jag det kan vara ett smart drag att i denna situation marknadsföra flytten på så sätt sett till turismen runt hästarna. Att flytta hästarna är även fördelaktigt sett till vegetationens återhämtning efter torkan – att låta djur beta direkt då vegetationen börjat komma tillbaka är riskfyllt då växterna till en början är få och sköra och marken därmed lätt att överbeta (Lamalfa, E. forskare inom ekologi, pers. medd. 2018-02-26).

Mina slutsatser är att man i det akuta skedet idag bör flytta hästarna eller via fortsatt stödutfodring av hästarna hålla ned belastningen av ekosystemet samtidigt som den effektiva populationsstorleken upprätthålls på en rekommenderad nivå för en hållbar avel. Detta har dock i praktiken visat sig vara lättare sagt än gjort. Trots att stödutfodring sker så är antalet hästar i parken lägre än det rekommenderade antalet om 100 hästar och ytterligare en genetisk flaskhals kommer i och med dagens situation att drabba populationen. I vilket fall kan jag inte se någon annan lösning än att människan måste göra vad hon kan för att denna population av hästar ska

överleva ens på kort sikt och hästarna behöver ett starkt stöd på myndighetsnivå. Flocken måste snarast få återgå till högre nivåer av fitness så att en ny generation får se dagens ljus.

LITTERATURFÖRTECKNING

- Allison, N. L., Peng, L., Goto, H., Chemnick, L., Ryder, O. A., Makova, K. D. (2008). Horse domestication and conservation genetics of Przewalski's Horse inferred from sex chromosomal and autosomal sequences. *Molecular Biology and Evolution*, 26: 199-208. doi: 10.1093/molbev/msn293 [2018-02-05]
- Andersson L. (2010). *Analysis of inbreeding in the Swedish Gotland pony using pedigree information and microsatellite markers*. Uppsala: Sveriges Lantbruksuniversitet. [2017-12-31]
- Bureau of Land Management (2018). *Herd Management*. <https://www.blm.gov/programs/wild-horse-and-burro/herd-management> [2018-02-05]
- Collins C. W., Songsasen, N. S., Vick, M. M., Wolfe, B. A., Weiss, R. B., Keefer, C. L., Monfort. S. L. (2011). Abnormal reproductive patterns in Przewalski's mares are associated with a loss in gene diversity. *Biology of Reproduction*, 86(2):28, 1-10. doi: 10.1095/biolreprod.111.092676 [2018-02-04]
- Conant, E. K., Juras, R., Cothran, E. G. (2011). A microsatellite analysis of five Colonial Spanish horse populations of the southeastern United States. *Animal Genetics*, 43: 53-62. doi: 10.1111/j.1365-2052.2011.02210.x [2018-01-01]
- Cothran E. G., van Dyk E., van der Merwe F. J. (2001). Genetic variation in the feral horses of the Namib Desert, Namibia. *Journal of the South African Veterinary Association*, 72(1): 18-22. doi: 10.4102/jsava.v72i1.603 [2017-12-23]
- Gondwana Collection, Bernd Grahl (2016-10-21). *Why the Namib Wild Horses are fighting for their survival*. <http://www.gondwana-collection.com/blog/why-the-namib-wild-horses-are-fighting-for-their-survival/> [2018-02-04]
- Greyling, T. (1994). *The Behavioural Ecology of The Feral Horses in The Namib Naukluft Park*. MSc Thesis. University of Pretoria. [2017-12-25]
- Greyling, T. (2005). *Factors affecting possible management strategies for The Namib Feral Horses*. Diss. North-West University. [2017-12-29]
- Greyling, T., Cilliers, S. S., van Hamburg, H. (2007). Vegetation studies of feral horses habitat in the Namib Naukluft Park, Namibia. *South African Journal of Botany*. 73(2): 328. doi: 10.1016/j.sajb.2007.02.161 [2018-02-12]
- Griffiths, A., Wessler, S., Carroll, S., & Doebley, J. (2015). *Introduction to genetic analysis* (11.th ed.). New York, W. H. Freeman and Company. [2018-01-09]
- Grubb, P. (2005). Order Perissodactyla I: Wilson, D. E. & Reeder, D. M. (red). *Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference*, 3 uppl. Baltimore: The John Hopkins University Press, 630-631. Tillgänglig: <http://books.google.se/books> [2018-02-05]

- Hampson, B. A., De Laat, M. A., Mills, P. C., Pollitt, C. C. (2010). Distances travelled by feral horses in 'outback' Australia. *Equine Veterinary Journal*. 42(38): 582-586
doi: 10.1111/j.2042-3306.2010.00203.x [2018-01-31]
- Harmon, L. J., Braude, S. (2009). Understanding the multiple meanings of 'inbreeding' and 'effective size' for genetic management of African rhinoceros populations. *African Journal of Ecology*, 47: 546-555. [2017-12-28]
- Hartl, D., Clark, A. (2007). *Principles of population genetics*, 4 uppl. Sunderland, Mass.: Sinauer Associates. [2018-01-09]
- Hedrick, P. W., Garcia-Dorado, A. (2016). Understanding inbreeding depression, purging and genetic rescue. *Trends in Ecology & Evolution*, 31(12): 940-952.
doi: 10.1016/j.tree.2016.09.005 [2018-02-15]
- Hendricks L., Bonnier (2007). *International Encyclopedia of Horse Breeds*. University of Oklahoma Press. Tillgänglig: <http://books.google.se/books> [2017-12-23]
- IUCN Red List (2015), *The IUCN Red List of Threatened Species™, Equus ferus ssp. przewalskii*. <http://www.iucnredlist.org/details/7961/0> [2018-01-31]
- Jamieson, I. G., Allendorf, F. W. (2012). How does the 50/500 rule apply to MVPs?. *Trends in Ecology & Evolution*. 27: 578-584.
doi: 10.1016/j.tree.2012.07.001 [2017-12-29]
- Keller, L. F., Waller, D. M. (2002). Inbreeding effects in wild populations. *Trends in Ecology & Evolution*, 17: 230-241.
doi: 10.1016/S0169-5347(02)02489-8 [2018-01-09]
- Klug, W. S., Cummings, M. (2005). *Essentials of genetics*. 5. Uppl. Upper Saddle River, NJ: Pearson Education. [2018-04-05]
- Knoema (2018). *World Data Atlas, Namibia, Contribution of travel and tourism to GDP in current prices*. <https://knoema.com/atlas/Namibia/topics/Tourism/Travel-and-Tourism-Total-Contribution-to-GDP/Contribution-of-travel-and-tourism-to-GDP> [2018-02-09]
- Laikre, L., Jansson, M., Allendorf, F. W., Jakobsson, S., Ryman, S. (2013). Hunting effects on favourable conservation status of highly inbred Swedish wolves. *Conservation Biology*. 27(2): 248-253.
doi: 10.1111/j.1523-1739.2012.01965.x [2018-02-13]
- Lee, E. Boyd (1991). The behaviour of Przewalski's horses and its importance to their management. *Applied Animal Behaviour Science*, 29: 301-318. [2017-12-26]
- Marinier, S.L., Alexander, A.J. (1995). Coprophagy as an avenue for foals of the domestic horse to learn food preferences from their dams. *Journal of Theoretical Biology*, 173: 121-124.
doi: 10.1006/jtbi.1995.0049 [2017-12-26]

- Mills, D. S., McDonnell, S. M. (2005). *The Domestic Horse: The Origins, Development and Management of Its Behaviour*. Cambridge: Cambridge University Press.
Tillgänglig: <http://books.google.se/books> [2018-02-04]
- Ministry of Environment and Tourism (2016). *National Sustainable Tourism Growth and Investment Promotion Strategy 2016-2026: Executive Summary*. Namibia. [2018-02-07]
- Namibia Economist (2016-05-13). *Namib Horses Face Extinction*.
<https://economist.com.na/17057/extra/namib-horses-face-extinction/> [2018-02-12]
- Namibia Economist (2017-03-24). *Desert Horses On Their Way Out As Hyenas Kill All New Offspring*. <https://economist.com.na/23412/environment/desert-horses-on-their-way-out-as-hyenas-kill-all-new-offspring/> [2018-02-12]
- Namibia Economist (2018-01-29). *Fate of Namib's Wild Horses Still in Limbo*.
<https://economist.com.na/32317/environment/fate-of-the-wild-horses-still-in-the-limbo/>
[2018-02-12]
- Namibia Wild Horses Foundation (2014). *Origin*. <http://www.wild-horses-namibia.com/19-2/>
[2017-12-24]
- Nationalencyklopedin (2018a). *Inavelsdepression*.
<http://www.ne.se/uppslagsverk/encyklopedi/lång/inavelsdepression> [2018-01-31]
- Nationalencyklopedin (2018b). *Effektiv populationsstorlek*.
<http://www.ne.se/uppslagsverk/encyklopedi/lång/effektiv-populationsstorlek> [2018-01-31]
- Nationalencyklopedin (2018c). *Generationsintervall*.
<https://www.ne.se/uppslagsverk/encyklopedi/lång/generationsintervall> [2018-02-09]
- Orians, G. H., Brown, G. M., Kunin, W. E., Swierzbinski, J. E. (1990). *The Preservation and Valuation of Biological Resources*. Seattle: University of Washington Press.
Tillgänglig: books.google.se/books [2018-02-09]
- Pinnock, D. (2002). *Natural Selections: The African Wanderings of a Bemused Naturalist*. [2018-02-07]
- Sneddon, J. C. (1991). Water homeostasis in desert-dwelling horses. *Journal of Applied Physiology*. 71(1): 112-117. [2018-01-31]
- Sneddon, J. C. (1993). Physiological effects of hypertonic dehydration on body fluid pools in arid-adapted mammals. How do Arab-based horses compare?. *Comparative Biochemistry and Physiology*. 104A: 201-213. [2017-12-26]
- Sneddon, J. C., Van der Walt, J., Mitchell, G. (1993). Effect of dehydration on the volumes of body fluid compartments in horses. *Journal of Arid Environments*. 24: 397-408. [2018-01-31]
- Sundaresan, S. R., Fischhoff, I. R., Rubenstein, D. I. (2009). Male harassment influences female movements and associations in Grevy's zebra (*Equus grevyi*). *Behavioral Ecology*. 18(5): 860–865. <https://doi.org/10.1093/beheco/arm055> [2018-01-31]

- Svenska Arabhästföreningen (2014). *Arabhästen, rasbeskrivning*.
<http://www.sahf.net/index.php/arabhasten/rasbeskrivning.html> [2018-02-04]
- Svenska Russavelsföreningen (2018). *Stambokförda russ, 2017*.
<http://www.gotlandsruss.se/wp-content/uploads/2017/01/Stbf-2017.pdf> [2018-02-04]
- Swilling, R. (2015-06-05). From Domesteticity to Freedom In the Desert. *Africa Geographic Magazine*. <http://magazine.africageographic.com/weekly/issue-49/wild-horses-of-the-namib-desert-namibia/> [2018-02-09]
- Swilling, R. (2017-10-24). Namib wild horses: the struggle for survival. *Daily Southern & East African Tourism Update*. <http://www.tourismupdate.co.za/news/column/127690/Namib-wild-horses-the-struggle-for-survival> [2018-02-12]
- Uzans, A.J., Lucas, Z., McLeod, B. A., Fraiser, T. R. (2015). Small Ne of the Isolated and Unmanaged Horse Population on Sable Island. *Journal of Heredity*. 106: 660-665.
doi: 10.1093/jhered/esv051 [2017-12-29]
- Wakefield, S., Knowles, J., Zimmermann, W., van Dierendonck, M. (2002). Status and action plan for the Przewalski's horse (*Equus ferus przewalskii*) I: Moelman, P. D. (red), *Equids: Zebras, Asses and Horses: Status Survey and Conservation Action Plan*. Gland, Switzerland, 82–92. Tillgänglig: books.google.se/books [2018-02-09]
- Wilson, R. T. (1990). *Ecophysiology of the Camelidae and Desert Ruminants*. Berlin: Springer. [2018-02-06]