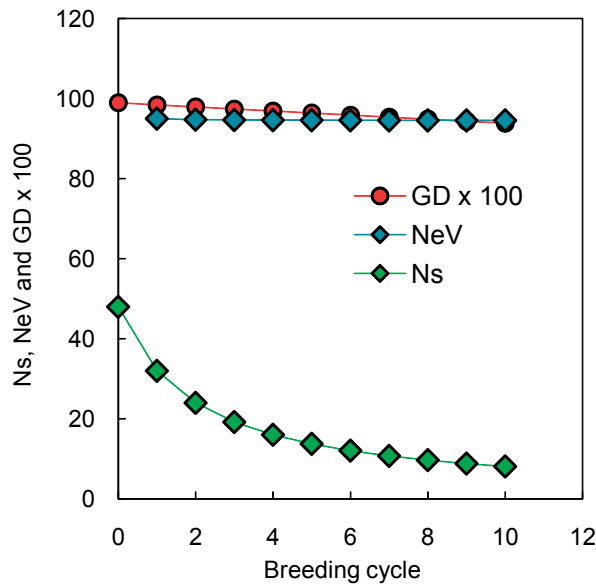
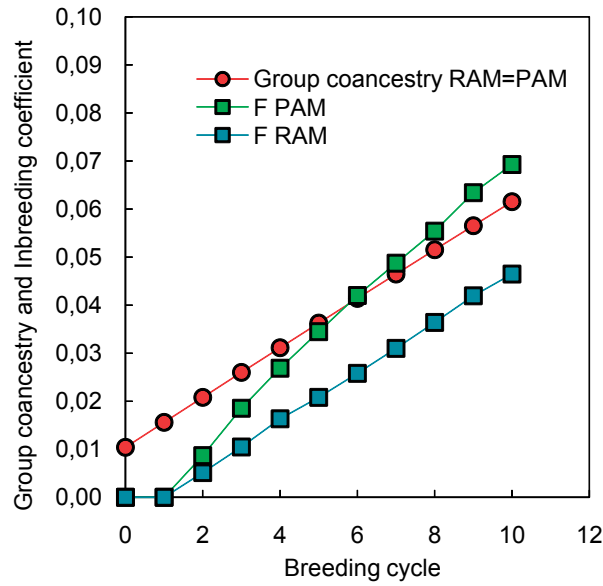


ARBETSRAPPORT

FRÅN SKOGFORSK NR 674 2009



Kompletterande strategier för det svenska förädlingsprogrammet

Ola Rosvall

Ämnesord: Effektiv populationsstorlek, förädlingsstrategier, förädlingspopulationer, genetisk diversitet, genetisk vinst, genetisk varians.

SKOGFORSK

– Stiftelsen skogsbrukets forskningsinstitut

arbetar för ett lönsamt, uthålligt mångbruk av skogen. Bakom Skogforsk står skogsföretagen, skogsägareföreningarna, stiftelsen, gods, skogsmaskinföretagare, allmänningar m.fl. som betalar årliga intressentbidrag. Hela skogsbruket bidrar dessutom till finansieringen genom en avgift på virke som avverkas i Sverige. Verksamheten finansieras vidare av staten enligt särskilt avtal och av fonder som ger projektbundet stöd.

FORSKNING OCH UTVECKLING

Två forskningsområden:

- Skogsproduktion
- Virkesförsörjning

UPPDRAG

Vi utför i stor omfattning uppdrag åt skogsföretag, maskintillverkare och myndigheter. Det kan gälla utredningar eller anpassning av utarbetade metoder och rutiner.

KUNSKAPSFÖRMEDLING

För en effektiv spridning av resultaten används flera olika kanaler: personliga kontakter, webb och interaktiva verktyg, konferenser, media samt egen förlagsverksamhet med produktion av trycksaker och filmer.

Förord

Den här arbetsrapporten sammanställdes ursprungligen år 2000 men förblev liggande i manuskriptform. Den var då en sammanfattning av Ola Rosvalls doktorsavhandling (Rosvall, 1999) som utvärderade det svenska förädlingsprogrammet med förslag att införa några nya moment i programmet. Efter diskussion i Skogforsks dåvarande förädlingsråd 2000-10-19 kompletterades rapporten med rådets synpunkter.

Nu år 2009, i samband med Skogforsks interna utvärdering av förädlingsprogrammet kompletterades rapporten ytterligare med resultaten av Milan Lstibüreks doktorsavhandling (Lstibürek, 2005). Det arbetet var en direkt fortsättning på Rosvalls doktorsavhandling. Under åren har en del ytterligare studier genomförts som kunnat rätta ut en del av frågetecknen från år 2000, vilket lett till några smärre modifieringar.

Sävar 2009

Ola Rosvall

Innehåll

Förord.....	1
Sammanfattning.....	3
Inledning.....	3
Diversitetsmått.....	3
Förädlingspopulationen.....	4
Förökningspopulationer.....	4
Korsningsstrategi – ”positive assortative mating” (PAM).....	4
Urvalsstrategi.....	5
Populationsstruktur och elitförädling.....	5
Uthållighet, robusthet, effektivitet.....	6
Bakgrundsmaterial.....	6
Syfte.....	6
Definition av genetisk diversitet för uppföljning.....	7
Nettovinsten beror på inavelsdepressionen.....	10
Korsningsstrategi för att förvalta variansen mellan familjer.....	11
Bulmereffekten sänker variansen mellan familjer.....	11
Positive assortative mating, PAM, ökar variationen mellan familjer.....	11
Motiv för att införa PAM i det svenska förädlingsprogrammet.....	12
Urvalsstrategi.....	13
Populationsstruktur.....	14
”Sub-lining”.....	14
Elitförädling.....	15
Ökad populationsstorleken för att kunna tillämpa obalanserat urval vid samma diversitet.....	16
Uthållighet, robusthet, effektivitet, etc.....	16
Selektionsintensitet i kommande generationer i tallprogrammet.....	16
Klontestning är effektiv genom hög precision trots ”bias”.....	17
Erkännande.....	17
Referenser.....	17

Sammanfattning

Utvecklingen av genetisk vinst och diversitet i det svenska förädlingsprogrammet har analyserats med datorsimuleringar under en rad olika förutsättningar. Dessutom har effekten av några olika förädlingsstrategier utvärderats. Resultaten visar att det svenska programmet är uthålligt, robust och effektivt. Därför är det viktigt att slå vakt om de grundläggande fundamenten, samtidigt som möjligheter till ytterligare förbättringar tas tillvara. I rapporten redovisas bakgrundsmaterialet samt de beslut som fattats om att införa en ny korsningsstrategi ”positive assortative mating”, PAM, och nya kompletterande mått på genetisk diversitet. Genom att korsa de utvalda träden i rangordningsföljd när nya förädlingsgenerationer skapas, kan vinsten i fröplantager och klonblandningar ökas utan att diversiteten i förädlingspopulationerna förbrukas.

Vidare beslutades att bibehålla strategin med ett näst intill balanserat urval, ursprungligt antal förädlingspopulationer samt i princip oförändrad populationsstorlek. Korsningssystem och populationsuppdelning ger sammantaget möjlighet till en hierarkisk populationsstruktur med en elit inom varje förädlingspopulation. Att dela upp varje population i två obesläktade sublinjer för att minimera inaveln i fröplantager, är mindre lämpligt för tall och gran med många förädlingspopulationer, men kan kanske övervägas för contortatall och björk med få populationer. Dessutom uppmärksammas det strategiska behovet av att kunna klonföröka unga tallplantor, att kunna tillämpa ”top-grafting” för att få avkommor från tallplantor samt för att kunna massföröka tallar från testplanteringar till plantagetrad.

Inledning

Det svenska förädlingsprogrammet (Danell, 1991; 1993) är ett ramverk som anger förädlingsprinciper, sätter generella mål och utvisar huvudstrategier för arbetet. Inom dessa ramar lämnas utrymme för taktiska överväganden. Utvecklingen av genetisk vinst och diversitet i det svenska förädlingsprogrammet har analyserats med datorsimuleringar under en rad olika förutsättningar (Rosvall, 1999). Dessutom har effekten av några olika förädlingsstrategier utvärderats både av Rosvall (1999) och Listburek (2005). I den här arbetsrapporten presenteras inledningsvis de kompletteringar till det svenska förädlingsprogrammet som diskuterades vid mötet med Skogforsks förädlingsråd 2000-10-19. I rapporten redovisas även det underlag som låg till grund för beslutet. En förädlingsplan är ett levande dokument. Syftet med denna rapport är inte bara att redovisa förändringarna utan att dokumentera de överväganden som låg bakom.

DIVERSITETSMÅTT

Olika typer av effektiv populationsstorlek, vilka är baserade på släktskap inom och mellan individer och populationer ger mått på den allelrikedom som finns och hur den förvaltas. De ger även mått på den potentiella kvantitativa variansen för trädens egenskaper i populationen.

FÖRÄDLINGSPOPULATIONEN

Antogs att använda nominellt antal träd N tillsammans med gruppsläktskap (Θ). N ger en uppfattning av diversiteten till följd av samplingen från naturpopulationen (skogen), och gruppsläktskapet uttrycker den genetiska driften vid generationsskiftena, (gruppsläktskapet uttrycker i och för sig också den första samplingen då dess referens är ursprungspopulationen). Gruppsläktskapet är ett tal mellan 0 och 1, men kan uttryckas som % gendiversitetsförlust efter starten av förädlingen, t.ex. 3 % gendiversitetsförlust. Det har en direkt koppling till inavel och förlust av genetisk varians. Proportionell GD är ett alternativt uttryckssätt och motsvarande GD blir 97 % av den ursprungliga. Måttet GD kan uppfattas undervärdera förlusten (Den relativa förändringen från 3 till 4 uppfattas annorlunda än motsvarande från 97 till 96).

FÖRÖKNINGSPOPULATIONER

Måttet bör anpassas till typ av förökningssystem, trädslag och valmöjlighet för skötseln. Generellt beskriver Statusnummer (N_s) kvaliteten hos genpoolen och den potentiella inavelsdepressionen hos avkomman (Föräldrarnas parvisa släktskap ($\bar{\theta}$), eller gruppsläktskap, Θ , om man inkluderar självpollinering, blir avkommans F).

Förslaget var att använda nominellt antal träd (kloner) N tillsammans med Θ eller $\bar{\theta}$ för plantageföräldrar och F för avkommor eller kloner. Vid beräkning av måtten tas hänsyn till om representationen är olika. Det är lämpligt att närmare utreda de pedagogiska konsekvenserna av att använda N_s som mått i förökningpopulationerna. Detta har senare gjorts bl.a. i samband med vinstberäkningarna för nya fröplantager och klonblandningar (Rosvall m.fl., 2001) samt vid genetisk gallring och särplockning av fröplantager (Wennström & Rosvall, 2006). N_s är användbart på kort sikt men så snart släktskap förekommer, uppkommer pedagogiskt små värden på N_s . Därför är det i vissa sammanhang bättre, särskilt i framtiden, att använd N tillsammans med Θ eller GD även för fröplantager.

KORSNINGSTRATEGI – ”POSITIVE ASSORTATIVE MATING” (PAM)

Positive assortative mating (PAM) d.v.s. korsning i rangordningsföljd i stället för i slumpmässigt (random mating) eller självbefruktning (RAM) föreslås, för att öka vinsten i produktionspopulationerna, utan att minska gendiversiteten i förädlingspopulationerna. PAM är en korsningsstrategi för att öka variansen mellan familjer, vilken sänks genom selektion (”Bulmereffekten”). Observera att detta är ökning och sänkningar av variansen till följd av ojämn fördelning av alleler och inte genom förlust av alleler. Det svenska programmet är särskilt lämpligt för PAM av två skäl: stort krav på genbevarande (balanserat föräldrabidrag till nya generationer) och hög testsäkerhet (genom avkommeprövning och klontestning). Valet av urvalsstrategi för att bibehålla hög diversitet: urval inom familjer (och därmed inte mellan familjer), innebär att uppbyggandet av en stor mellanfamiljevariation genom PAM inte motverkas av selektion. Mellanfamiljevariationen kan då tillgodosgöras vid urval till massförökning.

PAM öppnar vidare för tillämpning av nya resurskrävande metoder vars höga kostnader lättare motiveras om de bara tillämpas på en utvald elit:

- Helsyskonskogsbruk med vegetativ förökning.
- Somatisk embryogenes och konstgjorda frön.
- ”Marker assisted selection” (MAS).
- Genöverföring (GMO).
- Ökat värde av eventuellt ökat bidrag från de bästa i förädlingen.
- Ökat värde av fler av de bästa vid massförökning.

För bästa effekt av PAM skall korrelationen mellan par vara hög men anpassas så att släktskapsparingar undviks (mellan t.ex. hel- och halvsyskon). Om korrelationen är så låg som när en omgång single pair mating (SPM) SPM-PAM-korsningar kombineras med en omgång SPM-RAM-korsningar, d.v.s. totalt två korsningar per förälder.

Generellt ger korsningssystem med två korsningar i stället för en per förälder en bättre släktskaps/inavelsstruktur genom att bidra till nästa generation med halvsyskon i stället för med helsyskon.

Antogs att tillämpa PAM i det svenska programmet där det är möjligt. Det bör utredas närmare i vad mån PAM är tillämpligt när korsningarna för en förädlingspopulation sker i omgångar. Generellt kan sägas att det i och för sig är möjligt att tillämpa PAM på mindre populationer än en hel förädlingspopulation men att effekterna blir mindre.

URVALSSTRATEGI

Med målet om $N_e = 50$ (variance effective population size) finns utrymme för obalanserat föräldrabadrag eftersom N_e i dag är 100. ”Group Merit Selection” (GMS) är optimalt i en enstaka urvalsomgång. Det är bättre att optimera urvalet med hänsyn till framtida generationer, t.ex. genom att selektera i proportion 3:2:1 med hänsyn till avelsvärden eller att utveckla metodik för optimal contribution selection (Kerr et al., 1998, Hallander & Waldmann, 2009a). Nettovinstökningen av obalanserat urval är dock så låg att det är högst tveksamt om det är värt att tillämpas vid aktuella populationsstorlekar och övriga förutsättningar i det svenska programmet.

Antogs att bibehålla strategin med näst intill balanserat urval inom familj.

POPULATIONSTRUKTUR OCH ELITFÖRÄDLING

Med bibehållen effektiv populationsstorlek om $N_e = 100$ är det även möjligt att ändra populationsstrukturen. Populationerna kan antingen delas upp på två parallella sublinjer (sub-lining) eller i en hierarki som består av en elitpopulation som stöds av förädlingspopulationen (open nucleus breeding).

Möjligheterna att utveckla en ”open nucleus” inom varje population har analyserats av Listburek, Lindgren & Rosvall (2004a och b). Det visade sig emellertid att PAM generellt och principiellt är ett bättre system än en hierarkisk utdelning av populationen. Införandet av PAM ger därmed upphov till en elitförädling för de generella förädlingsmålen utan extra resursinsatser. Det går på

så sätt att förena kortsiktig maximal vinst med långsiktigt maximal uthållighet utan separat elitförädling.

Antogs att bibehålla nuvarande populationsstruktur, d.v.s. oförändrad populationsstorlek för varje delpopulation (inte sublinjer) och antal populationer. Bibehållen storlek hos delpopulationerna möjliggör därmed en bättre substruktur till följd av PAM. Bibehållen storleken tillåter också ett något ökat genbidrag från de allra bästa träden och en viss variation i inavel mellan individer. Det stora antalet populationer fyller funktionen av ”sub-lining” för att undvika inavel vid massförökning.

Strategin med ”stratified lines” bör studeras närmare. Vidare bör möjligheterna att sätta samman förökningspopulationer från flera förädlingspopulationer tillämpas, samtidigt som konsekvenserna närmare utreds.

UTHÅLLIGHET, ROBUSTHET, EFFEKTIVITET

Konsekvensanalyserna av det svenska förädlingsprogrammet visade att det är uthålligt och robust för avvikelser i parametrar och för förädlarens handhavande. **Klontestning** är effektivt för att prediktera avelsvärden genom hög precision trots bias från icke-additiva effekter. För att effektivisera testningen i tallprogrammet, där avkommeprövning tillämpas, är det angeläget att utveckla **top-grafting och kloning** för att förkorta väntetiden vid framställning av testmaterial. Dessutom behövs en **förbättrad förökningsteknik** för att snabbt kunna tillverka många kopior av utvalda F1-träd till fröplantager. Selektionsintensiteten i kommande generationer i tallprogrammet bör kanske ökas genom testning av upp mot 20 avkommor per familj i stället för vanligt förekommande 10.

Bakgrundsmaterial

SYFTE

De datorsimuleringar som redovisades av Rosvall (1999) var direkt inriktat på att analysera och om möjligt, förbättra det svenska programmet även om målen var lite mer allmänt hållna:

- Utvärdera **uthålligheten** i långsiktiga förädlingsprogram med hjälp av nya kvantitativa analysmetoder (t.ex. simulering och gruppsläktskap) med speciell tonvikt på det svenska granförädlingsprogrammet.
- Utvärdera metoder för att förbättra förädlingsprogrammets **effektivitet** på lång och medellång sikt.
- Utvärdera korsnings- och urvalsstrategier som både ökar den genetiska responsen och bibehåller den genetiska variansen över generationer på sådana nivåer att största möjliga additiva och ickeadditiva **vinst kan realiseras i produktionspopulationer** med lämplig diversitet nu och i framtida generationer.

Avsikten med detta avsnitt är att summera de gjorda iakttagelserna samt att framföra några förslag till möjliga förändringar för att förbättra det svenska förädlingsprogrammet. I det följande görs litteraturhänvisningar endast i något fall. I stället hänvisas till avhandlingens sammanfattningen (Rosvall, 1999).

DEFINITION AV GENETISK DIVERSITET FÖR UPPFÖLJNING

Genetisk variabilitet kan beskrivas och förstås på olika sätt:

1. Allelrikedom, vilken kan uppskattas med biokemiska metoder för individer eller populationer (t.ex. proportion polymorfa loci, antal och frekvens av alleler i dessa loci, proportion heterozygota loci).
2. Kvantitativ variation i kontinuerliga egenskaper, som uppskattas med statistiska variansanalysmetoder.
3. Effektiv populationsstorlek, baserad på släktskap inom och mellan individer och populationer.

Betydelsen av dessa olika typer av genetisk diversitet och deras tillämplighet måste fastställas för olika typer av förädlings- och förökningspopulationer. Vilka måttstockar och nivåer är lämpliga på kort och lång sikt?

Den **genetiska diversiteten** i genpoolen uttryckt som allelfrekvenser bestämmer den kvantitativa ”**geniska variansen**” (genic variance) under antagande av perfekt Hardy-Weinberg (H-W) och ”gametic phase” eller ”linkage” jämvikt. Det skall skiljas från hur denna pool är fördelad på individerna i populationen (heterozygotigrad, inavelsnivå), vilket bestämmer den **genotypiska eller genetiska variansen**. Trots att det långsiktiga bevarandet av genetisk varians i populationen beror på **allelrikedomen**, så har antalet alleler i ett locus liten betydelse för **heterozygotigraden** och därmed den nuvarande variansen. Alleler som inledningsvis är sällsynta måste först öka i frekvens genom selektion eller av slumpskäl innan de påverkar variansen.

För att ett skogsbestånd skall klara av förändringar i miljön i tid och rum samt motstå biotisk stress är det individernas **heterozygotigrad**, eller framför allt förlust av heterozygoti p.g.a. **inavel**, och den genotypiska variationen mellan individer som är av primär betydelse. Endast vid klonskogsbruk kan extremt låga nivåer nås för den genotypiska variansen. Om beståndet skall självföryngas påverkas nästa generation även av kvaliteten hos själva genpoolen.

Givet en initial pool av grundargener, kan de potentiella förändringarna och förlusterna av genetisk diversitet mätas med hjälp av ökningen av släktskapet, d.v.s. ökningen i genetisk likhet genom att generna blir lika genom arv.

Gruppsläktskapet (Θ) är sannolikheten att två alleler i genpoolen, tagna slumpmässigt med återläggning, är lika genom arv. På liknande sätt är **parvis släktskap** (θ_{ij}) sannolikheten att alleler samplade från var och en av två individer i och j är lika genom arv. **Inavelskoefficienten** (F) är sannolikheten att två homologa alleler i en individ i är lika genom arv. **Släktskapet med sig själv** är $0.5(1+F_i)$ ($i=j$). Således är Θ i en population med N individer medeltalet av alla parvisa släktskap och släktskap med sig själv, inkluderande de reciproka värdena:

$$\Theta = \frac{N0.5(1+F) + N(N-1)\bar{\theta}}{N^2}$$

där $\bar{\theta}$ är medeltalet av alla parvisa släktskap och F den genomsnittliga inaveln. Efter slumpmässig parning (inklusive självbefruktning) blir Θ i en generation F i nästa.

Med utgångspunkt i släktskap och släktskapsökningen mellan generationer kan en rad mått skapas som beskriver olika aspekter på diversitetsförlusten (figur 1). Statusnummer, N_s , ”proportionella gendiversiteten” (proportional gene diversity), GD, och ”variance effective size”, N_{eV} , beräknas alla ur rådande grupp-släktskap, Θ , eller dess ökning i populationen. Följande samband råder, där t uttrycker antal generationer:

$$GD_t = 1 - \Theta_t = 1 - \frac{1}{2N_{st}} = \left(1 - \frac{1}{2N}\right) \left(1 - \frac{1}{2N_{eVt}}\right)^t$$

Trots den gemensamma utgångspunkten fokuserar måtten på olika aspekter av diversiteten. Den verkliga ”gene diversity”, GD, uttrycker variansen i genfrekvenser och är lika med den förväntade heterozygotin i en population med slumpmässig parning, d.v.s. i H-W jämvikt. Minskningen av GD är oberoende av ursprunglig GD och av genfrekvenserna. Om GD vid tiden 0 i källpopulationen (S), GD_{0S} , sätts till 1.0 blir proportionella GD_t i generation t

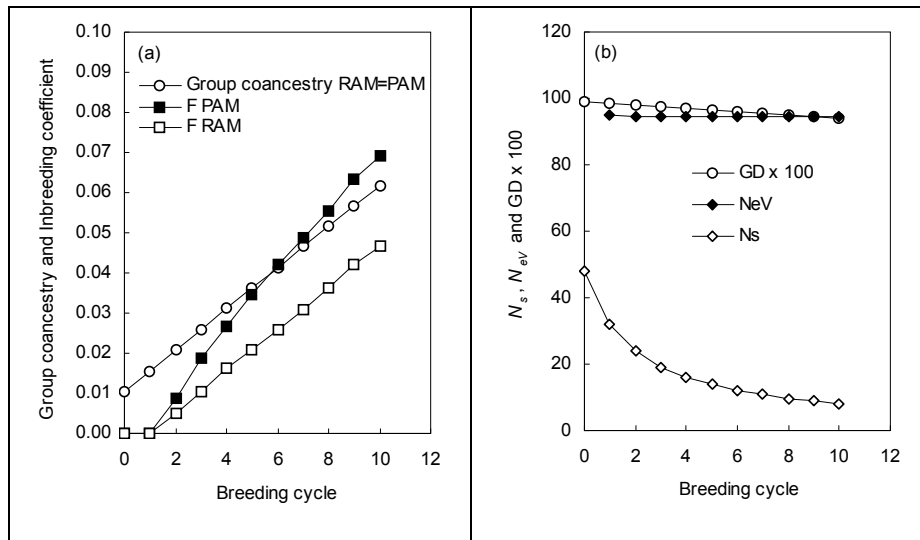
$$\frac{GD_t}{GD_{0S}} = GD_t = 1 - \Theta_t$$

GD_t kan också uttryckas i procent.

En minskning av GD sänker ”genic variance” medan en ökning av F sänker den genetiska variansen.

Skillnaden mellan F och $\bar{\theta}$ är lämpligt för att mäta graden av icke slumpmässig korsning. t.ex. över eller underskottet på inavel jämfört med genetisk drift. Det kan uttryckas med Wright's F_{IS} där I och S står för individ respektive subpopulation:

$$F_{IS} = \frac{F - \bar{\theta}}{1 - \bar{\theta}}$$



Figur 1.

Förändring av genetisk diversitet över 10 generationer för en population med två korsningar per förälder, antingen genom slumpmässig parning utan självbefruktning (RAM) eller "positive assortative mating" (PAM), och balanserat föräldrabidrag illustrerad med (a) gruppsläktskap (Θ) och inavelskoefficient (F) samt (b) statusnummer (N_s), variance effective size (N_{ev}) (räknat från grundarna) och proportionell gendiversitet i % ($GD \times 100$). RAM och PAM skiljer sig för F men inte för Θ p.g.a. att PAM bygger upp avvikelse från H-W jämvikt. $N = 48$; $h^2 = 0.2$; $V_D/V_A = 25/100$; ingen inavelsdepression; 100 kloner per förälder och 10 rameter per klon.

Den snabba minskningen av N_s i en typisk svensk population från 48 till 8 efter 10 generationer, antyder en inledningsvis snabb förlust av sällsynta alleler p.g.a. genetisk drift under de första generationerna. Bara ca 8/48 av de alleler som fanns i frekvens 1/96 (1/2N), d.v.s. en kopia, kommer att finnas kvar efter 10 generationer. N_s skall tolkas i termer av sampelstorlek. Efter 10 generationer av upprepad sampling innehåller populationen samma genetiska diversitet som stickprov om 8 obesläktade, ej inavlade grundare med lika genbidrag och utan genetisk drift. Samtidigt har **proportionella GD**, d.v.s. den förväntade heterozygotin vid slumpmässig parning utan självbefruktning, sjunkit från 1.00 till 0.94, vilket innebär att förlusten av "genisk varians" är 6,2 %. Således innehåller ett sampel om 8 grundare, 94 % av den ursprungliga variansen jämfört med 99 % för ett sampel om 48. Eftersom mutationer kommer att bidra med nya alleler bör skötseln av ett förädlingsprogram hellre vägledas av förlusten i GD än av förlusten i N_s .

Om korsning och urval görs på ett likformigt sätt över generationerna ökar gruppsläktskapet med samma takt medan N_{ev} förblir oförändrat. Storleken på N_{ev} skall tolkas så att en liten population har mer genetisk drift än en stor. Vid balans mellan mutation och drift i stora populationer ($N_{ev} = \text{ca } 500$, t.ex. Franklin, 1980) är det konstanta N_{ev} det lämpligaste diversitetsmättet. Det indikerar en "verklig" uthållighet.

Inbreeding effective population size N_{ef} är mindre lämpligt under de första generationerna eftersom förädlaren kan välja att styra korsningarna så att inaveln ökar långsammare eller snabbare än släktskapet. Genom att t.ex. undvika självpollinering kommer F att uppnå samma värde som Θ efter tre generationer i stället för en (figur 1).

En fördel med att uttrycka effektiv populationsstorlek med N_e består i att det uttrycker ett aktuellt tillstånd för diversiteten och inte en förändringstakt såsom N_{eV} och N_{eI} . En annan fördel med N_e är just att framhäva den initiala snabba driftförlusten av lågfrekventa alleler t.ex. när man arbetar med utrotningshotade populationer. N_e uppvisar en avsevärt långsammare minskningstakt i populationer med redan uppbyggt släktskap. Där är också effekten av genetisk drift mindre.

Sammanfattningsvis föreslås att använda proportionella GD tillsammans med det fysiska antalet N för att mäta den kontinuerliga förlusten av diversitet i **förädlingspopulationerna**. Valet av diversitetsmått och lämplig diversitetsnivå för en **förökningspopulation** måste ta hänsyn till typ av föröknings-system, trädslag och krav på framtida valmöjlighet för skötseln av förädlade skogsbestånd. Generellt beskriver N_e kvaliteten hos genpoolen och $\bar{\theta}$ den potentiella inavelsdepressionen hos avkomman (Föräldrarnas $\bar{\theta}$, eller Θ om man inkluderar självpollinering, blir avkommans F). I en klonblandning beskrivs dess inavel av F . Även om N_e ofta är ett lämpligt mått för diversiteten i en förökningspopulation, så kan de låga talen medföra pedagogiska problem. Fysiskt antal träd (kloner) N tillsammans med $\Theta, \bar{\theta}$ för föräldrar och F för avkommor eller klonskogsbrukskloner är enklare diversitetsmått för olika typer av förökningspopulationer.

NETTOVINSTEN BEROR PÅ INAVELSDEPRESSIONEN

Inavel minskar den additiva variansen på lång sikt och kan påverka trädens egenskaper negativt på kort sikt genom **inavelsdepression**. I tillägg till den minskade produktiviteten hos plantageavkommor och kloner så försåras den genetiska testningen, selektionsarbetet och fröproduktionen av inavelsdepression. Vilken betydelse har detta på urvalseffektiviteten, förädlingsstrategin och effektiva populationsstorleken?

Simuleringarna visade som väntat att sänkningen av den additiva variansen till följd av inavel (minskad heterozygoti) är försumbar vid de populationsstorlekar och balanserade urvalsstrategier som är aktuella, d.v.s. $N = 24$ eller fler. I små elitlinjer (eller vid starkt obalanserat urval i större populationer) i kombination med säkra urval byggs dock inaveln upp snabbt, vilket sänker variansen och vinstökning inom några få generationer.

Konsekvenserna av inavelsdepression är däremot mer påtagliga även i större populationer. Inavelsdepression simulerades genom att tillväxten hos en individ reducerades med en faktor proportionell mot dess inavelskoefficient. Genom att inkludera inavelsdepression i simuleringarna kunde effekterna studeras av att inavelsdepressionen ökar dominans effekterna, och dominansvariansen minskar urvalssäkerheten och ändrar urvalsmönstret, vinsten och populationsstrukturen.

En påtaglig effekt var att selektion mot inavelsdepression minskar inaveln när familjeselektion tillåts. I den förenklade simuleringsmodellen studerades dock inte effekter av selektion på varierad grad av inavelsdepression inom familj. Det planeras i kommande studier. I analogi kan man dock dra slutsatsen att selektion mot inavelsdepression orsakad av starkt skadliga gener kommer att vara mycket verksamt i ett program med klontestning.

Det viktigaste resultatet berör dock de negativa effekterna av inavelsdepression i avkomman från en fröplantage med besläktade föräldrar. Det är denna vinstförlust som blir avgörande för utformningen av **populationsstruktur** samt **urvals-** och **korsningsstrategier** för en förädlingspopulation.

Sammanfattningsvis föreslås att låta nettovinsten med hänsyn till potentiell inavelsdepression i produktionspopulationerna vägleda vid utformningen av en förädlingsstrategi. Då ställs andra krav på populationsstruktur och genetisk diversitet än om det är vinsten i förädlingspopulationen som styr utformningen av strategierna.

KORSNINGSTRATEGI FÖR ATT FÖRVALTA VARIANSEN MELLAN FAMILJER

Långsiktiga framsteg i förädlingspopulationen är framför allt beroende av variansen inom familjer eftersom den återställs genom omkombination (Mendelian sampling) i varje ny generation. Selektion mellan familjer innebär diversitetsförlust och förlust av långsiktig förädlingspotential. Vid urval till en förökningspopulation kan däremot variationen mellan familjer i förädlingspopulationen utnyttjas utan att den långsiktiga förädlingspotentialen påverkas.

Idén i Rosvalls avhandling var att studera möjligheten att tillämpa ”positive assortative mating”, PAM, tillsammans med olika grad av begränsad familjeselektion för att öka variansen i förädlingspopulationen och därmed den extra vinst som kan erhållas genom familjeselektion när ett mindre antal träd väljs ur förädlingspopulationen till förökningspopulationen.

Inledningsvis bör det uppmärksammas att aktuella korsningssystem i sig inte påverkar gendiversiteten (lika genetisk drift om inte inavelslinjer tillämpas) men kan påverka den genetiska variansen. Selektionen däremot påverkar både gendiversiteten och variansen. Selektionsmöjligheterna kan dock påverkas av korsningsstrategin som därmed indirekt påverkar diversiteten.

Bulmerefekten sänker variansen mellan familjer

Särskilt vid den första omgången urval minskar familjevariationen som en konsekvens av att de utvalda föräldrarna är varandra mer lika, den s.k. ”Bulmerefekten” (Bulmer, 1971). Därför minskar urvalseffekten i förädlingspopulationen över de första generationerna och framför allt den ytterligare vinst som kan fås i förökningspopulationerna. För en kvantitativ egenskap uppkommer Bulmerefekten genom en temporär kopplingsobalans, ”gametic phase disequilibrium”, utan andra förändringar av gendiversiteten än oundviklig genetisk drift. Om urvalstrycket upphör halveras obalansen för varje generation.

Positive assortative mating, PAM, ökar variationen mellan familjer

När varje träd korsas slumpmässigt med ett annat träd halveras variansen mellan familjer (variansen av föräldraparens medelvärden). Vid de populationsstorlekar som är aktuella, orsakar korsning i rangordning PAM, ett ”gametic-phase disequilibrium” mellan loci av liknande typ som det vid selektion. Korrelationen mellan loci i den förenade gameten resulterar i en

positiv varianskomponent som ökar familjevariansen. Ökningen av variansen är större ju säkrare avelsvärdena är bestämda, och ju större korrelationen är mellan korsningspartners i populationen. Den ökade variansen är alltså effekten av en temporär obalans som återställs vid återgång till slumpmässig parning helt utan att genfrekvenserna ändrats (annat än av normal genetisk drift). Den största effekten på variansen uppkommer vid låga selektionsintensiteter eftersom selektionen motverkar variansökningen (Bulmereffekten). PAM är den principiella grunden för förädlingsystem med kärnpopulationer ("nucleus breeding") och andra typer av elitlinjer.

Motiv för att införa PAM i det svenska förädlingsprogrammet

Det svenska programmet med hög testsäkerhet och stort krav på genbevarande (balanserat föräldrabadrag) är särskilt lämpat för PAM. **Det beror på att den höga urvalssäkerhet som tillämpas (klontestning eller avkommeprövning) möjliggör en hög genetisk korrelation mellan korsningspar och att obefintlig familjeselektion vid inomfamiljeurval inte motverkar uppbyggandet av en stor mellanfamiljevariation med PAM.** Därvid uppnås den största möjliga ytterligare vinsten vid urval till förökningspopulationer. Om i stället den förhöjda variansen används för vinst i förädlingspopulationen, genom en större grad av familjeurval, överförs även denna vinst till vinst i produktionspopulationerna men i mindre grad och till priset av förlorad diversitet och ökad inavel. Med PAM och balanserat urval produceras således större vinst i produktionspopulationer med mer effektivt utnyttjande av både genetisk varians och diversitet än vid obalanserat urval.

Eftersom variansen byggs upp under flera generationer av PAM erfordras att selektionskriteriet bibehålls under längre perioder. Vid stark PAM, d.v.s. hög korrelation mellan par, är dock effekten avsevärd redan efter två förädlingscykler, och det sker utan några extra långsiktiga diversitetsförluster. PAM ger en elitsatsning utan några extra resurser eller kostnader. Så länge det inte sker en resursomfördelning mellan en elitdel och resten av en förädlingspopulation ger PAM den högsta möjliga vinsten i olika typer av förökningspopulationer. PAM fungerar lika bra för ett index uppbyggt av flera egenskaper som för enskilda egenskaper och kan kombineras med "negativ assortative mating" för att korrigera egenskapskombinationer.

Genom att tillämpa korsning i rangordning med PAM påverkas inte vinsten i förökningspopulationerna av urvalsintensiteten/populationsstorleken när populationen skapades. Givet en viss populationsstorlek minskar den genomsnittliga vinstnivån i förädlingspopulationen ju fler träd som väljs ur en viss mängd testade kandidater. Men under PAM är det alltid samma bästa träd som korsas och som produktionspopulationen sedan väljs från.

Eftersom PAM lyfter fram den bästa delen av populationen bäddar det för **tillämpning av nya resurskrävande teknologier** som bara kan motiveras av höga vinster i förökningspopulationerna: helsyskonsbruk med vegetativ förökning (bulkförökning), somatisk embryogenes och konstgjorda frön, selektion med hjälp av genetiska markörer (MAS) och genöverföring. Insatta gener i elitdelen kan nå förökningspopulationen snabbt innan de successivt sprids i förädlingspopulationen. (Genöverföring kan testas i en klonad kopia av elitdelen av populationen innan de transformerade träden överförs till den

verkliga förädlingspopulationen). PAM förhöjer värdet av en **svag överrepresentation** av de allra bästa föräldrarna när nya generationer skapas. Annars innebär ökat bidrag från de bra träden också ökat bidrag från en slumpmässig partner. PAM passar också ihop med strategin för vinstökning genom att ha fler kopior av de bästa i en fröplantage eller klonblandning.

Även om en ”renodlad” PAM i sig inte påverkar gendiversiteten, så höjs inaveln i förädlingspopulationen genom att sannolikheten ökar för att nära släktingar skall korsas, eftersom de tenderar att hamna i närheten av varandra på rangordningslistan. Rent teoretiskt höjer detta gendiversiteten genom en ”inavelslinjeeffekt” som minskar den genetiska driften, samtidigt som inaveln klyvs ut i förädlingspopulationen med sänkt inavel som följd. En ökad utrensning av skadliga depressionsgener kan också ske. Den ökade inaveln och därmed de positiva effekterna är små, medan de negativa effekterna av förhöjd och framför allt ojämnt fördelad inavelsdepression i förädlingspopulationen försvårar testningen. Genom att undvika korsning av nära släktingar sänks vinsten av PAM något men de negativa effekterna kan helt undvikas. Dessa effekter kommer att analyseras ytterligare i det fortsatta simuleringsprojektet.

En taktisk fråga som återstår är: Vid vilken släktskapsnivå skall man börja korsa släktingar, kusiner eller sysslingar?

Sammanfattningsvis föreslås att PAM får en allmän tillämpning i det svenska programmet. För bästa effekt av PAM skall korrelationen mellan par vara hög och inte så låg som när en enkel omgång PAM-korsningar (SPM PAM) kombineras med en enkel omgång korsningar i slumpordning (SPM RAM) för att få de två korsningar per individ som eftersträvas.

URVALSSTRATEGI

Med målet om $N_e = 50$ finns utrymme för obalanserat föräldrabidrag. Det nominella antalet om 50 träd per population och balanserat urval i det svenska programmet ger en effektiv populationsstorlek om 100 ($N_{eV} = N_{eI}$ vid slumpmässig parning), vilket är dubbelt upp mot 50 som satts till miniminivå. I jämförelse med helt balanserat bidrag till följd av renodlat inomfamiljeurval kan takten i släktskapsökningen därmed i princip fördubblas. Det kan jämföras med en halvering av populationsstorleken till 25 vid fortsatt balanserat urval. Även om vinsten på mycket lång sikt blir större vid strikt inomfamiljeurval är vinstökningen ändå uthållig vid denna grad av diversitetsförlust i 10-tals generationer.

Om en viss del av diversiteten skulle kompromissas mot vinst genom obalanserat urval, kommer det ökade bidraget från bättre föräldrar att höja vinstnivån i förädlingspopulationen men samtidigt sänka variansen, ur vilken förökningspopulationerna skall väljas samt öka släktskap och inavel. **Vinsten av en eventuell obalans blir således också mindre** när den mäts som realiserad vinst i de slutliga produktionspopulationerna. Det beror på att den höga urvalssäkerhet som tillämpas (klontestning eller avkommeprovning), både ger hög effekt av inomfamiljeurvalet och en kraftig minskning av familjevariationen (Bulmereffekten) om obalans tillåts. Med inomfamiljeurval bibehålls däremot maximal familjevariation, vilket ger den största möjliga ytterligare vinsten vid urval av förökningspopulationer. Den effekten förstärks av att PAM höjer variansen mest när dess effekt inte motverkas av familjeselektion.

Inomfamiljeselektion bibehåller också högst gendiversitet och därmed varians samt den potentiellt lägsta inaveln. Låg inavel medför låg effektivitetsförlust i förädlingen och låg nedsättning av produktivitet i bestånden till följd av låg inavelsdepression. (Vid fröproduktion kan inaveln utkorsas).

Om obalans skall tillämpas i de svenska förädlingspopulationerna, så är det bara vinsten från träden med de allra bästa avelsvärdena, som kan bära kostnaden av minskad gendiversitet och ökad inavel. (Om mer ovanliga gener bidrar till de bästa trädens egenskaper minskar driften bland dessa alleler, om de bästa träden får bidra mer till nästa generation).

Metodiken för hur obalanserat urval skapas har stor betydelse för nettovinsten. **”Group merit selection”, GMS**, är ett dynamiskt selektionskriterium i form av ett index där en individs avelsvärde och dess släktskap (gruppsläktskap) med den selekterade populationen vägs samman. Givet värderelationen mellan vinst och diversitet är GMS optimalt för en viss rekryteringspopulation i en enstaka selektionsomgång. Sett över flera generationer och med andra mål, t.ex. nettovinsten i produktionspopulationen, är andra strategier bättre. Sådana strategier bygger på att optimera urvalet i förväg med hänsyn till framtida generationers varians och populationsstruktur. Det är strategier som bygger på principen optimum contribution selection, och som Jon Hallander (Hallander & Waldmann 2009a; 2009b) vidareutvecklat med utgångspunkt i modeller som ursprungligen utvecklats för husdjursförädling, och som anpassats till skogsträd (Kerr et al., 1998).

Vid den bästa obalanserade urvalsstrategi som prövades i simuleringsstudierna, användes ett korsningsschema med i genomsnitt två korsningar per träd men med fler korsningar bland de bästa träden, i utbyte mot färre bland de sämre (3:2:1) och **obalanserat urval i proportion till antalet korsningar**. I jämförelse med GMS skapas en mer balanserad populationsstruktur med en elitdel med mindre släktskap som kan generera förökningspopulationer, som ger produktionspopulationer med mindre inavel och högre nettovinst.

Sammanfattningsvis blir nettovinstökningen så låg av obalanserat urval att det är högst tveksamt om det är värt att tillämpas vid aktuella populationsstorlekar och övriga förutsättningar i det svenska programmet.

POPULATIONSTRUKTUR

Den initiala målsättningen om 50 obesläktade grundare till en förädlingspopulation och målet om $N_e = 50$ ger möjlighet att antingen frångå principen om exakt balanserat inomfamiljeurval, vilket diskuterats ovan, att dela populationerna på sublinjer, eller att bygga upp en hierarki med en elitdel och en huvuddel inom varje förädlingspopulation.

”Sub-lining”

Det svenska programmet är dimensionerat för att på lång sikt kunna hålla så lågt släktskap i varje förädlingspopulation att inaveln i en plantageavkomma, vilket är bland det mest kritiska för dimensioneringen av populationsstorleken, inte blir besvärande. Som diskuterats ovan skulle det dock gå att halvera populationsstorleken med bibehållen målsättning utan allvarliga långsiktiga problem. Troligen kommer emellertid varje procents vinst att vara av intresse för

de förädlare som vart tjugonde år skall göra det bästa vid urval till en förökningspopulation. Uppdelning av varje population i två sub-lining skulle då medge att det alltid är möjligt med fullständig utkorsning mellan sublinjer.

En uppdelning av i två sublinjer minskar dock vinstökningen i respektive sublinje p.g.a. att den mindre populationsstorleken ger högre inavel med mindre varians som följd. Ökad grad av inavel försvårar också klontestningen p.g.a. inavelsdepression även om klontestning skulle fungera också vid en halverad populationsstorlek, samt försvårar fröproduktionen p.g.a. sänkt vitalitet hos utvalda träd. Den effektiva populationsstorlek som behövs för att förhindra en minskande vitalitet och fitness är vanligtvis större än den som behövs för att upprätthålla vinsten. Ökad inavel exponerar de mest skadliga generna för att selekteras bort, men detta kan åstadkommas utan att minska populationsstorleken, t.ex. genom en enstaka generation självpollinering. Sub-lining skulle minska den genetiska driften något men det är väl tillfredsställt på annat sätt i det svenska programmet.

Eftersom de svenska programmen för tall och gran omfattar ett stort antal populationer för att upprätthålla det övergripande diversitetsmålet i hela metapopulationen, kan och bör förökningspopulationerna rekryteras från fler än en förädlingspopulation. Då försvinner motivet för sub-lining.

Kanske kan sub-lining övervägas för björk och eventuellt också för con-tortatall, där antalet populationer är betydligt färre. Det bör dock övervägas om det finns några oönskade effekter på diversiteten i produktionspopulationerna av att på detta sätt blanda materialen i produktionspopulationerna (α - och β -diversitet).

För och nackdelar med sub-lining skall ställas mot möjligheterna att alternativt skapa en hierarkisk struktur med en elitdel inom varje förädlingspopulation. Med t.ex. ett system för PAM eller en "open nucleus" ökar släktskapet i elitdelen, vilket kan motverkas genom att bibehålla den något större populationsstorleken.

Elitförädling

Det svenska förädlingsprogrammet är öppet för en intensiv, mer kortsiktig förädling i s.k. elitlinjer för att t.ex. nå andra förädlingsmål än i det långsiktiga programmet och för att exploatera den bästa delen av en eller flera förädlingspopulationer till en speciell massförökning. Här är diversitetsmålet reducerat till att säkerställa tillräcklig genetisk variation hos de massförökade plantorna.

En elitlinje kan startas med de allra bästa träden i en eller flera förädlingspopulationer och successivt förnyas. Eftersom den långsiktiga förädlingen är säkrad av huvudprogrammet kan elitförädlingen drivas med stor flexibilitet vad gäller storlek, livslängd och hur de komponeras (Danell, 1993). Eftersom förädling är dyrbar och varje framsteg värdefullt, vill man emellertid inte att elitträd av olika typ skall hamna i en återvändsgränd, utan kunna förädlas vidare på ett effektivt sätt. Därför studerades det i vad mån intensiv elitförädling kan tillämpas som en integrerad del av den långsiktiga förädlingen.

Möjligheterna att utveckla en "open nucleus" inom varje population har analyserats av Listburek, Lindgren & Rosvall (2004a och b) samt beskrivits av

Mullin m.fl. (2005). Det visade sig emellertid att PAM generellt är ett bättre alternativ än en hierarkisk tu-delning av populationen. Införandet av PAM ger därmed upphov till en elitförädling för de generella förädlingsmålen utan extra resursinsatser. Det går på så sätt att förena kortsiktig maximal vinst med långsiktigt maximal uthållighet utan separat elitförädling.

Separat elitförädling som det beskrivs i det svenska programmet kan ändå ha sin plats i olika sammanhang. Det gäller speciellt där man inte behöver ta hänsyn till stora skillnader i klimat utan kan diversifiera förädlingsmålen på annat sätt. Klimatskillnaderna i Sverige tvingar oss att ha många delpopulationer. Om omloppstiden är kort, kan man välja mer kortsiktiga förädlingsmål med osäker framtida betydelse. Elitförädling kan också motiveras om man spenderar avsevärt större resurser på träden i elitlinjen än på träden i baspopulationen.

Ökad populationsstorleken för att kunna tillämpa obalanserat urval vid samma diversitet

(Rosvall, Ruotsalainen & Lindgren (1999) diskuterar möjligheterna att nå högre vinst med bibehållen diversitet genom att kombinera obalanserat urval enligt principen 3:2:1, och ett ökat antal grundare när förädlingspopulationerna bildas. Med rådande marginaler i effektiv populationsstorlek är det något tveksamt att ta den principen som utgångspunkt för att nu öka antalet grundare. Principen är riktig men den skulle kunna tillämpas inom rådande ramar för populationsstorleken och något sänkt diversitet.

Sammanfattningsvis föreslås att slå vakt om förädlingspopulationernas antal och storlek samt att utveckla och utreda konsekvenserna av att sätta samman förökningspopulationer från flera förädlingspopulationer. Aktuella populationsstorlekar tillåter därmed också ett något ökat bidrag från de bästa träden och en begränsad variation i inavel.

Generellt ger korsningssystem med två korsningar en bättre släktskaps/inavelsstruktur genom att bidra med halvsyskon i stället för helsyskon till nästa generations urval.

UTHÅLLIGHET, ROBUSTHET, EFFEKTIVITET, ETC.

Det är förstås ingen överraskning att simuleringarna bekräftar att förädlingsprogrammet ger en uthålligt hög vinst och diversitet samt är effektivt och robust. Detta framkommer även när förädlingsprogrammet testas för avvikelser i parametrar och i handhavande. Nedan följer några reflexioner.

Selektionsintensitet i kommande generationer i tallprogrammet

Det har föreslagits att testa 10 träd per familj genom avkommeprövning. Vid ett konstant antal testplantor är sambandet mellan genetisk vinst och olika fördelning mellan antalet testade träd (helsyskon) och antalet testplantor per träd (polycrossavkommor) tämligen flackt, men optimum ligger snarare vid 20 än vid 10 (Danell, 1995). Selektionsintensiteten är tämligen låg vid 1/10. Det bör övervägas att satsa på 20 i stället. Då måste samtidigt beaktas de tämligen låga h^2 som nu framkommit i vissa testserier vid en sammanställning av genetiska parametrar (Rosvall m.fl., 2001).

Det är möjligt att variera selektionsintensiteten genom att variera familjestorleken i relation till föräldrarnas avelsvärden, d.v.s. testa fler kandidater från de bästa föräldrarna i utbyte mot färre från de mindre bra och därmed nå en högre vinst vid selektion till en fröplantage. Lstibürek m.fl., 2004b (Lstibürek, 2005, se även Mullin m.fl., 2005), studerade varierad familjestorlek för SPM där lika fördelning av avkommor innebar 30 individer per familj varav 2 valdes. Vid den mest extrema omfördelningen av avkommor mellan familjer, fick det mest lågrankade föräldraparet 2 avkommor, vilka båda valdes medan det högst rankade paret fick ca 55 avkommor av vilka 2 valdes. Den här mest extrema obalansen gav 20 % högre genetisk vinst i en fröplantage medan en mer modest obalans med familjestorlekar i intervallet ca 20–40 avkommor gav 10 % högre vinst. Trots den lägre vinsten var slutsatsen att den mer moderata obalansen kan tillämpas till dess alla konsekvenser är utredda.

Fördelen med att variera selektionsintensiteten är att öka den genetiska vinsten i produktionspopulationen utan att förändra förädlingspopulationens genetiska diversitet. Men för förädlingspopulationen innebär förfaringssättet inte någon förbättring av vinstnivån. Ökad vinst i ena änden av rankingen tas ut av minskad vinst i den andra änden.

Klontestning är effektiv genom hög precision trots ”bias”

Den **högre selektionsintensiteten** som kan tillämpas vid klontestning (många testade kloner) till följd av hög testprecision redan vid ett fåtal rameter per klon kompenserar för den lägre säkerheten i avelsvärdesskattningen, även vid tämligen stort inslag av icke additiva effekter eller c-effekter. Klontestning är således bra även om klonerna aldrig skall massförökas. Klontestning ger vidare så många fördelar genom **tidsvinst, materialtillgänglighet, låga kostnader** etc. att det bör utvecklas för alla trädslag. För många egenskaper är klontestning också en bättre metod än urval med hjälp av genetiska markörer (MAS).

Erkännande

Tack till Dag Lindgren och Curt Almquist som lämnat värdefulla synpunkter på manuskriptet.

Referenser

- Danell, Ö. 1991a. Survey of past, current and future. Swedish forest tree breeding. *Silva Fennica*. 25: 241–247.
- Danell, Ö. 1991b. Possible gains in initial stages of a national tree improvement programme using different techniques. *Forest. Tree Improve* 23. (Proceedings from the Nordic Tree Breeders Meeting, September 1990, Hørsholm, Denmark): 11–30.
- Danell, Ö. 1993a. Breeding programmes in Sweden. 1. General approach. In *Progeny testing and breeding strategies: Proceedings of the Nordic Group of Tree Breeders*, Edinburgh, 6–10 Oct 1993. Edited by S. J. Lee. Forestry Authority, Scotland. pp. 128 (i–v).
- Danell, Ö. 1993b. Tree breeding strategy: Are we too concerned conservationists but inefficient breeders. In *Progeny testing and breeding strategies: Proceedings of the*

- Nordic Group of Tree Breeders, Edinburgh, 6–10 October 1993. Edited by S. J. Lee. Forestry Authority, Scotland. pp. 80–94.
- Danell, Ö. 1994. Skogsträdsförädlingsverksamheten inom Skogforsk – Uppläggning och resursbehov. Intern rapport. Skogforsk Uppsala, 1994. 70 s.
- Franklin, I.R. 1980. Evolutionary changes in small populations. In Conservation biology – an evolutionary ecological perspective. Edited by M.E. Soulé and B.A. Wilcox. Sinauer, Sunderland, Massachusetts, USA. pp. 135–149.
- Hallander, J. & Waldmann, P. 2009a. Optimum contribution selection in large general tree breeding populations with an application to Scots pine. Theoretical and Applied Genetics (in press).
- Hallander, J. & Waldmann, P. 2009b. Optimization of selection contribution and mate allocation in tree breeding populations (manuscript).
- Kerr, R.J., Goddard, M.E. & Jarvis, S.F. 1998. Maximising genetic response in tree breeding with constraints on group coancestry. *Silvae Genetica* 47, 165–173.
- Lstibürek, M. 2005. Population response to positive assortative mating in forest tree breeding. PhD dissertation. North Carolina State University, Raleigh. USA.
- Lstibürek, M., Mullin, T.J., Lindgren, D. & Rosvall, O. 2004. Open-nucleus breeding strategies compared with population-wide positive assortative mating I. Equal distribution of testing effort. *Theor Appl Genet* 109: 1196–1203.
- Lstibürek, M., Mullin, T.J., Lindgren, D. & Rosvall, O. 2004. Open-nucleus breeding strategies compared with population-wide positive assortative mating II. Unequal distribution of testing effort. *Theor Appl Genet* 109: 1169–1177.
- Mullin, T.J., Lstibürek, M., Rosvall, O. & Lindgren, D. 2005. Korsa utvalda träd i rangordning – och låt dessutom de bästa få fler avkommor. I: Årsbok 2004. Föreningen Skogsträdsförädling s 2–12. Uppsala.
- Rosvall, O. 1999. Enhancing gain from long-term forest tree breeding while conserving genetic diversity. Doctoral thesis. *Acta Universitatis Agriculturae Sueciae. Silvestria* 109. pp. 65.
- Rosvall, O., Jansson, G., Andersson, B., Ericsson, T., Karlsson, B., Sonesson, J., & Stener, L.-G. 2001. Genetiska vinster i nuvarande och framtida fröplantager och klonblandningar. (Redogörelse nr 1, 2001, Skogforsk), 41 s. Uppsala.
- Wennström, U. & Rosvall, O. 2006. Högre tillväxt med offensivt utnyttjande av tallfröplantager, Skogforsk, Resultat nr 16, 2006. 4s.

Arbetsrapporter från Skogforsk fr.o.m. 2008

År 2008	
Nr 652	Löfgren, B., Nordén, B. & Lundström H. 2008. Fidelitystudie av en skogsmaskin-simulator. 30 s.
Nr 653	Norén J., Rosca, C. & Rosengren, P. 2008. Riktlinjer för presentation av apterings-information i skogsskördare. 70 s.
Nr 654	Sonesson, J. 2008. Analys av potentiella mervärden i kedjan skog-industri vid användning av pulsintensiv laserscanning.
Nr 655	Jönsson, P. & Nordén B. 2008. Skotare med ALS och tredelade stöttor – Studier av prestation och helkropps vibrationer i gallring. 14 s.
Nr 656	Persson, T., Almqvist, C., Andersson, B., Ericsson, T., Högberg, K.-A., Jansson, G., Karlsson, B., Rosvall, O., Sonesson, J., Stener, L.-G. & Westin, J. 2008. Lägesrapport 2007-12-31 för förädlingspopulationer av tall, gran, björk och contortatall. 21 s.
Nr 657	Stener, L.G. 2008. Study of survival, height growth, external quality and phenology in a beech provenance trial in southern Sweden. 11 s.
Nr 658	Almqvist, C. & Eriksson, M. Ökad produktion i plantage 501 Bredinge – försök med rotbeskäring och gibberellinbehandling. 13 s.
Nr 659	Rytter, R.M. 2008. Detektion av röta i bok med 4-punkters mätning av resistivitet. 14 s.
Nr 660	Bergkvist, I., Iwarsson Wide, M., Nordén, B. & Löfroth, C. 2008. Jämförande prestationsstudier – Röjsåg med klinga kontra kedjeröjsåg. 21 s.
Nr 661	Johansson, K. Snytbaggen – kunskapsläget 2008. 18 s.
Nr 662	Österman. Öd. D., Rimquist, L. & Hanson, M. 2008. Geststyrning för engreppsskördare – en första undersökning – Projektarbete Ergonomi och Design VT-2008. 64 s.
Nr 663	Westlund, K. & Andersson, G. 2008 Vägstandardens inverkan på skogsnäringens transportarbete. 58 s.
Nr 664	Hannrup, B. 2008. Slutrapport för projekt ”Mätteknik för avverkningsrester”. 52 s.
Nr 665	Rosvall, Ola., Wennström, U. 2008. Förädlings effekter för simulering med Hugin i SKA 08. 38 s.
Nr 666	Barth, A., Hannrup, B., Möller J. J. & Wilhelmsson, L. 2008. Validering av FORAN SingleTree® Method. 44 s.
Nr 667	Baez, J. 2008. Vibrationsdämpning av skotare. 67 s.
Nr 668	Björklund, N., Hannrup, B. & Jönsson, P. 2008. Effekter av förhöjt knivtryck i skördaraggregat på barkskadorna hos massaved och följeffekter på produktionen av granbarkborrar. 34 s.
År 2009	
Nr 669	Almqvist, C., Eriksson, M. & Gregorsson, B. 2009. Cost functions for variable costs of different Scots pine breeding strategies in Sweden. 12 s.
Nr 670	Andersson, M. & Eriksson, B. 2009. HANDDATORER MED GPS. För användning vid röjningsplanläggning och röjning. 25 s.
Nr 671	Stener, L.G. 2009. Study of survival, growth, external quality and phenology in a beech provenance trial in Rånna, Sweden. 12 s.
Nr 672	Lindgren, D. & Almqvist C. 2009. Number of pollen in polycross mixtures and mating partners for full sibs for breeding value estimation. 15 s.
Nr 673	Bergkvist, I. 2009. Integrerad avverkning av grotbuntar. 21 s.
Nr 674	Rosvall, O. 2009. Kompletterande strategier för det svenska förädlingsprogrammet. 26 s.