

Tidig tillväxtstart för gran (*Picea abies* (L.) Karst) kan påverka andelen dubbeltoppar

Early growth initiation in Norway spruce may affect forking frequency



Till vänster: Höstskott på gran, till höger dubbeltopp p.g.a. höstskott året innan.

Foto: Andreas Helmersson, Skogforsk

Innehåll

Förord	3
Sammanfattning	4
Summary	5
Bakgrund	7
Allmänt om fenologistudier	7
Granens tillväxtstart	8
Granens tillväxtavslutning	9
Sensommarskott	9
Tillväxtrelaterade skador	12
Genetiska urval	13
Syfte	14
Material	14
Skottfenologi i plantskolemiljö	14
Skottfenologi i fältförsök	16
Metod	18
Mätningar i utvalda fenologiförsök	18
Mätningar i plantskolemiljö	20
Mätningar i fältförsök	20
Korrelation mellan mätningar i plantskola och i fältförsök	20
Statistisk bearbetning	21
Resultat	22
Utvalda fenologiförsök	22
Genetisk variation och arvbarhet för egenskaper i plantskola	29
Genetisk variation och arvbarhet för egenskaper mätta i fält	31
Korrelationer mellan egenskaper mätta på unga plantor respektive på äldre träd	32
Diskussion	36
Brister i studien, materialval	36
Temperaturklimatet i fältförsöken	36
Frystest (EL-test) av knoppar i fenologiförsöken	37
Genetisk variation och arvbarhet för egenskaper i plantskola	38
Genetisk variation och arvbarhet för egenskaper i fältförsök	38
Korrelationer mellan egenskaper mätta inom ett fältförsök	39
Korrelationer mellan egenskaper mätta på unga plantor respektive på äldre träd	40
Slutsatser	41
Referenser	42



Uppsala Science Park, 751 83 Uppsala
skogforsk@skogforsk.se
skogforsk.se

Redaktör: Cajsa Lithell, RedCap Design
©Skogforsk 2019 ISSN 1404-305X

Förord

Denna studie finansierades av Föreningen skogsträdsförädling. I studien undersöktes hur kvalité och tillväxt påverkas av granens tillväxtrytm. Författarna tackar Föreningen skogsträdsförädling för ekonomiskt stöd vid studiens genomförande.

Uppsala 2018-12-11

Andreas Helmersson och Johan Westin

Sammanfattning

I förädlingsprogram för gran (*Picea abies* (L.) Karst) är skottfenologin avgörande för långsiktig tillväxt, överlevnad och anpassning. Skottfenologin är också viktig vid modellering av materialens reaktion på framtida klimatförändringar. Skottfenologin kan påverkas medvetet eller omedvetet av genetisk selektion till exempel vid tidiga urval baserade på trädhöjd. För att på ett effektivt sätt kunna utvärdera skottfenologi behövs en ökad förståelse av de fenologiska reaktionerna, hur de påverkas av genetik och miljö och hur de samvarierar med andra egenskaper. För gran har skottfenologin historiskt använts för att beskriva skottets synbara yttre utveckling under året, vilken på art- och proveniensnivå ungefär överensstämmer med celldelningsaktivitetens varaktighet i knoppmeristemen. På familjenivå överensstämmer årsskottets tidigaste sträckningsfas väl med celldelningen. Däremot överensstämmer tillväxtavslutningen i meristemen bättre med knopparnas hårdighet än med egenskaper som är relaterade till skottsträckningens avslutning, till exempel förvedning av årsskottet och knoppsättning. Under vissa genetiska och miljömässiga förhållanden och utvecklingsstadier kan sensommarskott bildas som innebär en senarelagd skottutveckling och möjligen också med en ökad risk för skador.

Följande hypoteser testades i projektet:

- a) Finns det en genetisk korrelation mellan skottfenologi och antal dubbeltoppar?
- b) Är skottfenologin vid ung ålder i plantskolemiljö genetiskt korrelerad med skottfenologin i fält på äldre träd?

Skottfenologidata från plantskolemiljöer sammanställdes från inventeringar utförda i södra Sverige inom det Sydsvenska Klonskogsbruksprojektet (1975–90) samt inventeringar utförda i norra Sverige (1985–86) på plusträdsavkommor respektive avkommor från kontrollerade korsningar mellan plusträd. Motsvarande data sammanställdes för fältförsök i klonskogsbruksprojektet i södra Sverige efter 3–11 år i fält. I norra Sverige studerades ett fältförsök med kloner med ursprung från samma avkommor som under 1980-talet inventerades i plantskola. Försöket utgjorde det nordliga försöket av två yngre så kallade "fenologiförsök" där korrelationer mellan olika skottfenologiska egenskaper, tillväxtegenskaper och naturliga och artificiella skador utvärderades. På motsvarande sätt studerades ett "fenologiförsök" i södra Sverige. De skottfenologiska egenskaper som observerades i plantskolemiljö var skottskjutning, förvedning, knoppsättning och förekomst av prolepsis/syllepsis. Dessa egenskaper korrelerades sedan mot de i fält registrerade egenskaperna skottskjutning, prolepsis, syllepsis och förvedning (norra Sverige) samt skottskjutning och skador registrerade i fält (södra Sverige).

Resultaten visar att tidsmässigt rätt utförda skottskjutningsinventeringar på familjenivå i plantskolemiljö samspelar väl med mätning av samma egenskap i fält. Mätningar på familjenivå har hög arvbarhet och starka korrelationer mellan mätningar vid olika åldrar. På klonnivå korrelerar mätning av skottskjutning i plantskola inte lika bra med mätning i fält och bör därför undvikas. Traditionella mätningar av tillväxtavslutning, som till exempel förvedning av årsskottet, är tveksamma att utföra i plantskolemiljö då de är svagt genetiskt korrelerade med motsvarande mätningar på äldre träd i fält. På äldre träd var dock skottskjutningstidpunkten väl korrelerad med förvedningen av årsskottet.

Resultaten antyder också att familjer med mycket sensommarskott har en tidigare tillväxtstart, senare tillväxtavslutning och större höjdtillväxt än familjer med låg andel sensommarskott. Individurval i förädlingen, baserat enbart på trädhöjd, kan därför innebära en förändrad tillväxtrytm.

Skador som dubbeltopp och sprötkvist förefaller vara starkt korrelerade med tidig skottskjutning/ tillväxtstart samt med hög andel sensommarskott (det är hög genetisk korrelation mellan tidig skottskjutning och sensommarskott). Andra möjliga orsaker som till exempel sen tillväxtavslutning i form av aktiva knoppar sent under hösten verkar ha mindre betydelse.

Summary

In a breeding programme for spruce (*Picea abies* (L.) Karst), shoot phenology is crucial for long-term growth, survival and adaptation of the materials. Phenology is also important when modelling materials in response to climate change scenarios. Shoot phenology may be influenced consciously or unconsciously by genetic selection, for example by early selection based on tree height. To effectively evaluate shoot phenology, a better understanding of the phenological responses is needed. Knowledge is also needed about how shoot phenology is influenced by genetics and environment, and its interaction with other traits.

In spruce, shoot phenology has historically been used to describe the visible external development of the bud. At species and provenance level, this corresponds well with the duration of cell division in bud meristems. At family level, the start of growth appears to correlate well with the earliest phase of bud burst. However, the ending of meristematic growth is more consistent with, e.g., bud hardiness than with traits related to the end of shoot growth, e.g., lignification of the current year shoot and bud set. Under certain genetic and environmental conditions, as well as developmental stages, late summer shoots are formed and expressed as a delayed shoot development, increasing the risk of frost damage.

The following hypotheses were tested in the project:

- a) Is there a genetic correlation between shoot phenology and frequency of double stem/forking?
- b) Is the shoot phenology at an early age in the nursery environment genetically correlated with the shoot phenology of older trees in the field?

Shoot phenology data from nurseries were compiled from surveys conducted in southern Sweden in the clonal forestry programme (1975-90) and from inventories carried out in northern Sweden (1985-86) on half-sib and full-sib plus tree progenies. Shoot phenology data from field trials were compiled from surveys conducted in southern Sweden in the clonal forestry programme, as no field tests younger than 15 years are currently available where shoot phenology data also has been recorded in nursery environments.

In northern Sweden, a field trial (Klippen) was studied with clones originating from the same progenies that were surveyed in the nursery in the 1980s. The trial was the northern field trial of two younger 'phenology trials' where different correlations between shoot

phenology traits, growth traits and natural and artificial damage were evaluated. A southern phenology trial (Rössjöholm) was carried out in southern Sweden. The shoot phenology traits observed in the nursery environment were bud burst, lignification, bud set and abundance of prolepsis/syllepsis. In northern Sweden, these traits could be correlated the traits bud burst, prolepsis, syllepsis and lignification recorded in field trials, while in southern Sweden the traits could be correlated with bud burst and damage recorded in field trials.

The results show that measuring bud burst at family level in nursery environments is a simple and relevant method for estimating phenology in field trials with high heritability and high age to age correlation. At the clonal level, the correlation with bud burst in field trials does not seem to be as high. Traditional assessments of wintering, e.g. lignification of the current shoot, seem doubtful from a growth termination aspect, as lignification is weakly genetically correlated with shoot phenology in older trees. Timing of bud burst in older trees was correlated with, e.g., the seasonally later lignification of the current year shoot. The results indicate that, for families belonging to a group with an abundance of late summer shoots compared with the normal group, growth started both earlier and ended later, and produced greater height growth. This indicates that individual selection based on tree height alone may result in a changed growth rhythm. Damage like double stems and spike knots appear to be correlated with early growth start, while other possible causes, such as late termination of growth and active buds late in the autumn, seem to be of relatively less importance.

Bakgrund

ALLMÄNT OM FENOLOGISTUDIER

Redan för mer än 100 år sedan gjordes deskriptiva studier av skottfenologin på gran (*Picea abies* (L.) Karst) (Späth 1912) och sedan dess har många andra studier utförts. Fenologistudierna har ofta varit föranledda av de uppenbara skillnader i skottfenologi som provenienser med skilda ursprung kan uppvisa vid odling på samma växtlokal. Skillnader i skottskjutning i kombination med ogynnsam väderlek kan resultera i stora skillnader i frekvensen vårfrostskador (Figur 1). De förväntade globala klimatförändringarna understryker behovet av ökad kunskap och bättre förståelse för skottfenologins betydelse för tillväxt, överlevnad och anpassning. I den här rapporten används termer som "knoppsprickning", "skottskjutning", "knoppsättning" och "invintring" för att beskriva skottets synbara yttre utveckling, det vill säga skottfenologin. Termen "knopphårdighet" används för att beskriva den "inre" tillväxtens säsongsmässiga förlopp, det vill säga "tillväxtavslutning" respektive "tillväxtstart" och i vilken utsträckning knoppen är i vila det vill säga utan pågående celldelningsaktivitet. Knopphårdigheten på hösten definierar relativt väl den inre tillväxtavslutningen.

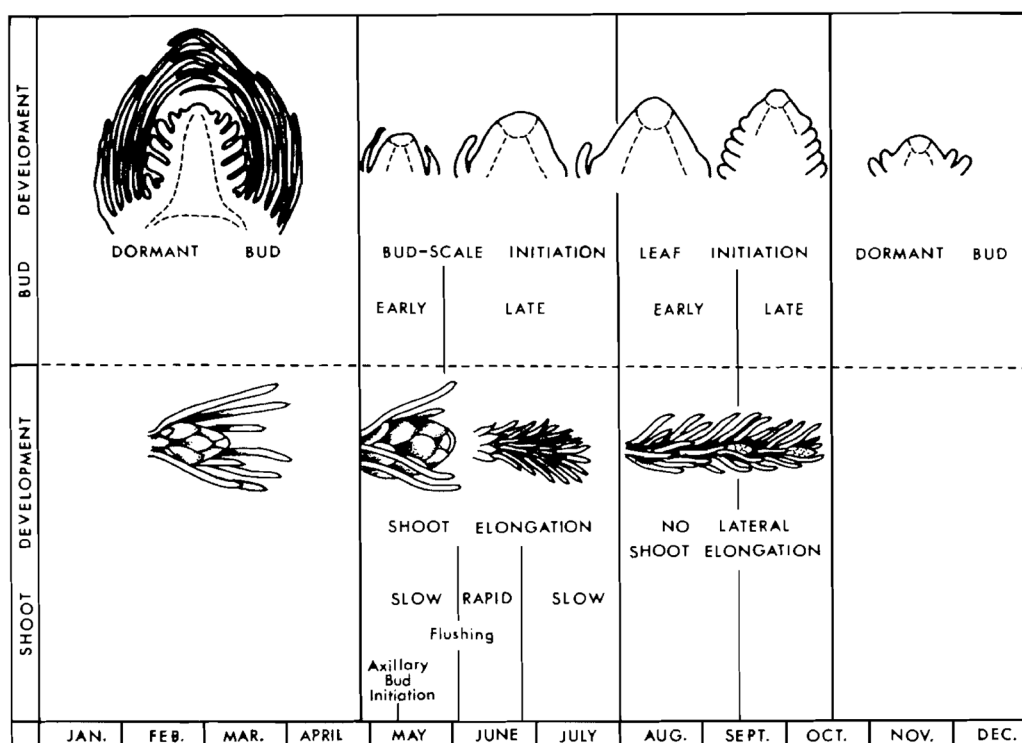


Figur 1. I förgrunden en vårfrostskadad gran, i bakgrunden syns ett oskadat träd med normal tillväxt (foto: Bo Karlsson).

GRANENS TILLVÄXTSTART

Granens tillväxtstart är en aktiv process med några distinkta och successiva faser från knoppar helt i vila till aktiv skottsträckning. När knoppvilan brutits och celledningen i tillväxtzonerna kommit igång, ofta ungefär vid vårdagjämningen, inleds en oåterkallelig och temperaturberoende process i form av celledning och cellsträckning. Processen kompliceras av att olika delprocesser sker ungefär samtidigt men i olika tillväxtzoner i knoppen (Figur 2). Sträckning av i förväg (hösten innan) bildade anlag resulterar inom någon eller några veckor i knoppsprickning och skottskjutning. Samtidigt påbörjas celledning och bildning av knoppfjäll till innevarande års knopp överst på det sträckande skottet. Även om antalet barr- och skottanlag i det först sträckande skottet är bestämt under hösten året innan ligger den på våren synbara skottskjutningsstarten tidsmässigt nära celledningsstarten. Skottskjutningsstarten definierar därför relativt väl den faktiska tillväxtstarten. Hur långt det sträckande skottet därefter sträcker beror förutom av tillväxtstarten också på antalet förväg bildade barranlag och den genomsnittliga internodlängd som uppnås under sträckningen. Internodlängden är beroende av tillväxtförhållandena under innevarande år.

I den överst belägna tillväxtzonen på det sträckande skottet nybildas anlag av olika slag. Normalt utvecklas de första anlagen till knoppfjäll och de senare till barranlag, ibland med en kort övergångsfas emellan. På barrträd kan inledningsvis, i vissa miljöer och för vissa genotyper, tajmingen av de olika faserna ändras och varianter på övergångsformer bildas som till exempel knoppfjällsliknande barr (Apple m.fl. 1998, Krasowski & Owens 1990, MacDonald & Owens 1993) (se även avsnittet om sensommarskott nedan). En slutsats är att skottsträckningsfasens tidigaste del, jämfört med dess senare del, är bättre lämpad för att skatta tillväxtstarten och att avvikande knoppar kan bildas under den första tiden av knoppbildningen vilket kan påverka den för ögat synliga skottutvecklingen under sensommaren.



Figur 2. Översikt över de vegetativa utvecklingsfaserna på knoppens apex för vitgran (*Picea glauca* Moench), i förhållande till motsvarande utvecklingsfaser för det samtidigt sträckande skottet (Owens m.fl. 1977).

GRANENS TILLVÄXTAVSLUTNING

Tillväxtavslutningen liknar tillväxtstarten genom att även den är en aktiv process med några distinkta och successiva faser inkluderande skottsträckning och knoppbildning. Under sensommar och tidig höst bildas i knoppen alla barr- och skottanlag för nästa års tillväxt, det vill säga den förutbestämda tillväxten. Traditionella metoder att bestämma "invintring" genom mätning av förvedad andel av årsskottet eller bedömning av knoppsättningsklass, det vill säga baserade på skottfenologin, är således beroende av 1) vilken fas av tillväxtförloppet som studeras, 2) antalet anlag som bildats året innan och 3) skottsträckningen tidigare under innevarande år.

Innebörden av tillväxtavslutning baserad på skottfenologi kan därför vara otydlig även om arvbarheten, det vill säga heritabiliteten, är hög. Bedömning av knoppsättningsklass har ofta en tydlig genetisk komponent på proveniensnivån medan den är lägre på familjenivån (Skrøppa 1991, Skrøppa & Magnussen 1993). Mellan och inom familjer med liknande ursprung och mellan provenienser med liten skillnad i breddgradsursprung är det osäkert hur väl skottfenologin på hösten, bestämd med traditionella metoder, relaterar till den faktiska tillväxtavslutningen. När skottsträckningsfasen avslutats och en tydlig knopp bildats är knoppen synbarligen i vila ("dormancy"). En knopp i vila har en "spärr" som, mer eller mindre, förhindrar att skottsträckning kan återupptas innan vissa villkor är uppfyllda, även om plantan under tiden utsätts för tillväxt drivande förhållanden. Verklig knoppvila, det vill säga knoppar utan pågående celldelningsaktivitet, anses vara en förutsättning för att knoppar ska kunna klara sträng kyla utan skador. Knopphårdigheten på hösten är en egenskap som relativt väl definierar den verkliga tillväxtavslutningen, det vill säga i vilken utsträckning celldelningen är avslutad och hela skottet är i vila. De metoder som i dagsläget är tillgängliga för att bestämma knopphårdighet är antingen med hjälp av frystester och bestämning av ledningstal (elektrolytisk konduktivitet) eller via ett molekylärbiologiskt test ColdNSure™ (Stattin m.fl. 2012) vilken är en dyr metod och används kommersiellt för test av plantpartier vid fryslagring. Att bestämma ledningstal genom frysning är en destruktiv metod och dessutom mer resurskrävande än till exempel inventering av knoppsättning. En slutsats är att det med skottfenologiska egenskaper är svårt att skatta verklig tillväxtavslutning, annat än på proveniensnivå, och att destruktiva eller resurskrävande metoder ännu behövs för att bestämma knoppvila.

SENSOMMARSKOTT

Unga granar på sensommaren efter att den förutbestämda tillväxten har avslutats kan skjuta nya skott. Fenomenet finns tidigt dokumenterat (Späth 1912) och har över tiden fått flera olika benämningar. All skottsträckning är ett resultat av celldelning i apikala och axillära tillväxtzoner som ger upphov till nya barr och skottanlag. Ibland kan bildade skottanlag under innevarande säsong antingen sträcka omedelbart efter sträckning av i förväg (året innan) bildade anlag, utan tydliga knoppfjäll i gränssonen, eller efter knoppsprickning och då med tydliga knoppfjäll i gränssonen. I båda fallen synliggörs detta under sensommaren som "sensommarskott". Vid längre fördröjning sker sträckningen av anlagen först efter en period av inaktivitet, till exempel veckor eller månader, under vilken skottanlagen ligger skyddade av knoppfjäll i en knopp.

Övergångsformer mellan förutbestämd tillväxt, där knoppfjäll först bildas, och fri tillväxt, där inga knoppfjäll bildas, har tidigare observerats (Wuhlich 1986). I övergångsformerna kan t.ex. knoppfjäll först bildas som vanligt, därefter bildas barranlag och sedan

knoppfjäll igen. Träds tillväxtsätt kan definieras som omedelbar, sylleptisk tillväxt (Hallé 1978); (Wu & Hinckley 2001) respektive fördröjd, proleptisk tillväxt (Barthelemy & Caraglio 2007). Ett fördröjt proleptiskt växtsätt inkluderar enligt den definitionen ett växtsätt som alla träd har. Däremot har bara en del träd både sylleptisk och proleptiskt växtsätt. Äldre granars växtsätt, det vill säga förutbestämd tillväxt, är egentligen ett exempel på proleptisk tillväxtsätt, att knoppen färdigbildas under hösten året innan och ett förutbestämt antal barr- och skottanlag sträcker ut våren därpå (Pollard & Logan 1974). Benämningen prolepsis har i litteraturen framförallt kommit att användas för knoppar som både bildas och bryter under innevarande sommar. Senare har termen kommit att användas specifikt för skotttillväxt från laterala knoppar belägna intill och nedanför toppknoppen (terminala knoppen). Detta i kontrast till den skotttillväxt som sker från själva toppknoppen och som kallas för "Lamma's shoot" (Wuhlish & Muhs 1986).

Sylleptisk och proleptisk tillväxt (under innevarande säsong) skiljer sig från förutbestämd tillväxt genom att inte vara bestämd av ett givet antal barr- eller skottanlag eftersom dessa nybildas så länge miljöförhållandena är gynnsamma (och inga genetiska restriktioner finns). Enligt tidigare tillväxtstudier på poppel av sylleptisk respektive av förutbestämd typ (Wu & Hinckley 2001), påverkas mängden sylleptisk tillväxt av tillväxtmiljön, utvecklingsstadium och genetiska faktorer. Tillväxtmiljön anses vara viktig och det går att skapa förutsägbara miljöer som gynnar uppkomsten av sylleptisk tillväxt (Wu & Hinckley 2001). I den studien var de mest betydelsefulla faktorerna för sylleptisk tillväxt temperatur, fuktighet och fotoperiod. Eventuella samspelseffekter med olika miljöfaktorer rapporterades inte. Som tidigare nämnts kan på barrträd, i vissa miljöer och för vissa genotyper, olika övergångsformer av knoppar bildas. Till exempel verkar förhöjd temperatur under de utvecklingsmässigt mest plastiska första 10 veckorna av knoppbildningen (Allen & Owens 1972) kunna förändra utvecklingsmönstret och bidra till bildning av avvikande knoppar och skott. Trädets utvecklingsstadium kan också vara viktig för uppkomsten av sylleptisk tillväxt (Wu & Hinckley 2001). Bland annat var "vigören" hos huvudstammen positivt korrelerad med förekomst av sylleptis på många arter, inkl. några barrarter. En negativ (fenotypisk) korrelation mellan sylleptisk och vanlig tillväxt har rapporterats men samtidigt förekommer plantor som både har lite vanlig tillväxt och lite sylleptisk tillväxt. Resultaten indikerar att det finns en stark konkurrens om fotosyntesresurser mellan de olika tillväxtsätten. Genetiska faktorer förefaller också vara viktiga för förekomsten av sylleptisk tillväxt. Den sylleptiska tillväxtens större känslighet för miljövariation har föreslagits vara genetisk betingad (Wu & Hinckley 2001). Med ökad ålder minskar dessutom förekomsten av sylleptisk tillväxt (Ununger m.fl. 1988).

Sammanfattningsvis förefaller sensommarskott i huvudsak vara ett uttryck för skeenden på våren samma år och inte av skeenden under sensommaren och faktorer som tillväxtmiljö, utvecklingsstadium och genetik påverkar förekomsten av sensommarskott. I den här rapporten används termerna sylleptis och prolepsis både var för sig respektive sammanslagna till en gemensam variabel benämnd höstavslutning (HAVS). En anledning att slå ihop dem är att båda egenskaperna egentligen är uttryck för samma fysiologiska fenomen och att den extra skottskjutning som sensommarskott innebär kan misstänkas innebära svårigheter för plantan att invintra i tid.



Figur 3a. Exempel normal invintring av skott respektive olika typer av sensommarskott på moderplantor i Ekebos plantskola 2012: a) normal invintring av skottet, b) prolepsis från både toppknopp och sidoknopp, c) prolepsis sidoknopp, d) sylleptisk tillväxt.



Figur 3b. Exempel på proleptisk tillväxt i fältförsök 1390-Knutstorp, september 2012. a) Proleptisk tillväxt vid ca 4 meters trädhöjd, där endast sidoknoppar skjutit på nytt. b) Dubbeltoppar, troligtvis en följd av 2011 års proleptiska tillväxt, vid ca 3 meters trädhöjd.

TILLVÄXTRELERADE SKADOR

Stammar med kraftiga klykor innebär allvarliga defekter som kraftigt minskar virkeskvaliteten och det ekonomiska värdet, speciellt på sågtimmer. Klykor är en tillväxtrelaterad skada som kan ha uppstått av grenar med liten vinkel mot stammen, så kallad sprötkvist. Sprötkvistar har ofta, relativt andra grenar i grenvarvet, hög tillväxt och ger upphov till grova kvistar, vilket minskar möjligheten för naturlig stamkvistning och övervallning (Barber 1964). Sprötkvistar minskar även vedens konstruktionsstyrka och likformighet. Dubbeltoppar och sprötkvistar kan uppstå till följd av utebliven skottsträckning av toppknoppen och genom svag apikal dominans så att t.ex. två laterala grenar samtidigt tagit över och gett upphov till två konkurrerande stammar. Orsaken till en utebliven skottsträckning av toppknoppen kan variera och inträffa vid olika tidpunkter och tillväxtstadier. Sprötkvistar och dubbelstammar behöver inte vara tillväxtrelaterade utan kan vara orsakade av t.ex. blåst, betande djur eller frost. Sammantaget innebär detta att en genetisk analys av skadorna kan vara missvisande eftersom de bakomliggande orsakerna kan vara så varierande.

Under de senaste åren har flera skogsägare inom vissa områden av södra Sverige rapporterat en ökad frekvens av dubbeltoppar (Segerstedt 2010a och 2010b) där många planterat material från förädlad material (fröplantage 45 Saleby). En ökad frekvens av dubbeltoppar skulle kunna bero på frostsador orsakade av en alltför sen invintring, till exempel på grund av sensommarskott, men skulle också kunna vara orsakade av frostsador på grund av en tidig skottskjutning. Ett förändrat klimat och/eller en förändrad skottfenologi i de förädlade skogsodlingsmaterialen med högre tillväxt kan möjligen påverka skottfenologin (Figur 3a och b). Det är oklart om det finns ett orsakssamband mellan förekomst av sensommarskott och skador som till exempel dubbeltoppar. I en norsk studie har man påvisat att gran som växer på bättre boniteter hade en högre andel dubbeltoppar än gran på sämre boniteter (Kang m.fl. 1994). De fann vidare att 40-50 procent av träden på de bättre boniteterna hade skjutit sensommarskott (Søgaard 2010). Någon ökad genetisk frekvens av skador av liknande typ (till exempel sprötkvistförekomst) har dock inte observerats i Skogforsks fältförsök. Det har rapporterats att andelen träd med sprötkvistar, dubbelstammar eller allvarliga frostsador hos plusträdsavkommor är lägre än för beståndsfrö-avkommor (Hannerz & Langvall 2000). Direkta observationer i avkommeförsök eller klontester av skottfenologin på hösten saknas dock i stor utsträckning. Om det finns ett samband mellan sensommarskott och dubbeltoppar förefaller genetiska urval för låg andel sensommarskott att vara möjliga. Till exempel har lettiska fältförsök visat att det finns familjer som kan väljas för både hög förutbestämt tillväxt och låg andel sensommarskott (Jansons m.fl. 2011). Utgallring av familjer med hög andel sensommarskott har gjorts de senaste åren för fröplantager i Norge (personlig kommentar Ragnar Johnskås, Norska Skogfrøverket, 2016).

GENETISKA URVAL

Förekomst av frostsador på våren och tidig invintring med sensommarskott som följd är exempel på skador som understryker vikten av att göra rätt urval av genotyper till förädlingspopulationerna. Skottfenologi är en mycket viktig egenskap i ett förädlingsprogram och är dessutom en av de viktigaste egenskaperna för att kunna modellera hur förädlingsmaterialet reagerar på klimatförändringar i framtiden. För att bättre förstå de fenologiska reaktionerna behöver den mekanistiska bakgrunden tydliggöras och i vilken utsträckning genetik och miljö påverkar reaktionerna. För att göra bra urval behövs även mer information om hur skottfenologin samvarierar med andra egenskaper som t.ex. höjdtillväxt. Sorter med tidig skottskjutning drabbas mer frekvent av frostsador vilket i sig skulle kunna vara ett motiv till att välja sent skjutande sorter.

Höjdtillväxten påverkas dock inte tillräckligt mycket av enbart måttliga vårfrostsador för att motivera val av mer senskjutande sorter som samtidigt har sämre långsiktig tillväxt (Karlsson 2009).

Om genetiska skillnader i skottfenologi kan kopplas till mätbara klimatfaktorer kan de användas för att dela upp förädlingsmaterialet i grupper som är anpassade till olika klimat/temperaturområden. Olika behov av uppnådd temperatursumma för t.ex. skottskjutning skulle kunna användas för att dela upp förädlingsmaterial i olika grupper beroende på hur stor de genetiska skillnaderna i skottfenologi är och kostnaden för att mäta egenskapen. En bra referens för arbete inom detta område är Hannerz (1999) som utrett och föreslagit olika sätta att använda fenologiska data inom förädlingen av gran.

Korrelationer mellan observationer av skottfenologi utförd i plantskolemiljö respektive i fältförsök saknas, något som är avgörande för att veta var observationerna kan göras på det mest effektiva sättet. Kostnaden för att mäta skottfenologi i plantskolan är betydligt lägre än att göra motsvarande mätning i fältförsök, dessutom kan materialet i plantskolan överblickas bättre än i fält och mätningar kan lättare utföras vid rätt tidpunkt och med större precision. Nackdelen är att man inte får lika god randomisering i plantskolan då alla familjer står radvis och att det endast fås ett mätvärde per genotyp (moderplanta).

Syfte

Projektets syfte var att testa följande hypoteser:

- a) Finns det en genetisk korrelation mellan skottfenologi och dubbeltoppsfrekvens?
- b) Är skottfenologin vid ung ålder i plantskolemiljö genetisk korrelerad med skottfenologin i fält på äldre träd?

Material

SKOTTFENOLOGI I PLANTSKOLEMILJÖ

Klonskogsbruksprojektet i södra Sverige

Från södra Sverige användes data från registrering av skottfenologi som utfördes inom det så kallade klonskogsbruksprojektet under åren 1975–90. Data finns för tillväxtstart (skottskjutning) och tillväxtavslutning (förvedning) registrerade på moderplantor och sticklingar samt för upprepade sticklingsomgångar (≤ 2 år) (Tabell 1). På moderplantorna utfördes fenologiregistreringen i plantsängarna på respektive plantskola och på sticklingar i odlingskassetterna. Sedan dess har det inte skett någon registrering av skottfenologi för det sydsvenska förädlingsmaterialet i plantskola på moderplantor eller sticklingar förrän sommaren 2012 då skottskjutning registrerades i plantskolorna i Ekebo och Kolleberga (Tabell 2). Under hösten 2012 registrerades tillväxtavslutning i Ekebo men endast för ett urval av materialet.

Tabell 1. Registrering av skottfenologi för kloner utvalda inom klonskogsbruksprojektet under åren 1975–90 i de sydsvenska plantskolorna (Ekebo och Kolleberga). Urvalsår och plantålder då olika egenskaper registrerats.

Urval	Skottskjutning (Skottskj)	Förvedning (Forved)	Höjd (Hjd)	Diameter (Dia)
År	Ålder	Ålder	Ålder	Ålder
1975	-	-	-	-
1976	2	2	2	-
1977	-	-	-	-
1978	2,4	2	-	-
1979	2	2	2	-
1980	2	-	2	-
1981	2	-	5	-
1982	2	2	2	-
1983	2	2	2	-
1984	2	2	2	2
1985	2	2	2	-
1986	2	2	-	-
1987	2	2	-	-
1988	-	-	-	-
1989	-	-	-	-
1990	2	3	-	-

Tabell 2. Sammanställning över sydsvenska förökningsnummer för vilka fenologiska egenskaper har registrerats vid ung ålder i plantskola 2012–2014. Ålder anges från sådd (moderplantor) alt. från stickning (sticklingar). A=Skottskjutning, B=Förvedning, C=Prolepsis, D=Temperatursumma (dag-grader) vid registrering, S=Stickningsomgång X från moderplanta X, O=stickningsomgång. Fornr. = Förökningsnummer i plantskolan.

Population alt. zon	Familj (moderplantor)				Klon (sticklingar)					
	Egenskaper	A	B	C	D	A	D	A	D	
	Fornr.					Fornr. SO1		Fornr. SO2		
Gran Zon 7	S21F072A	4	-	-	221	S21S092D	-	-	S21S102F	2 295
Gran Zon 9	S21F082C	4	-	-	288	S21S102D	2 285	-	-	-
Gpop 11	S21F082E	4	-	-	293	S21S102E	2 290	S21S112B	2 237	
Gran Zon 7	S21F092A	3	3	3	211	S21S112D	-	-	S21S122A	2 279
Gpop 14 & Gpop 13	S21F092B	3	3	3	233	S21S112C	-	-	S21S122B	2 279
Gran Zon 9	S21F112A	3	-	-	168	S21S142A	-	-	-	-

Klontestning i norra Sverige

Inom det norra förädlingsprogrammet gjordes under 1980-talet tillväxtrytmstudier på plusträdsavkommor från fri avblomning (halvsyskon) respektive avkommor från kontrollerade korsningar mellan plusträd (helsyskon). Varje ingående sort i såddprojekten såddes med sju frön i tre upprepningar. Mätningarna utfördes i plantskolan i Sävar på ett- respektive två-åriga plantor under åren 1985–1986 och data för varje enskild planta registrerades (Tabell 3). I plantskolan valdes plantor ut i alla familjer baserad på planthöjd och tillväxtrytm-egenskaper. De utvalda plantorna fungerade därefter som moderplantor, orteter, för vegetativ förökning av genotyper (kloner) och för etablering av ett häckarkiv. Från häckarkivet har sticklingar producerats för etablering av två serier med klontester (se fält avsnittet). I häckarkivet gjordes en skottskjutningsinventering på samtliga levande kloner våren 2000.

Tabell 3. Registrering av skottfenologi på moderplantor utvalda inom hel- och halvsyskonfamiljer i Sävar plantskola under åren 1985–88. Förökningsnummer (Fornr.) i plantskolan, urvalsår och plantålder då olika egenskaper registrerats. Forved=Förvedningsgrad i % av årsskottet, Hjd=Höjd, Fri tillv. = Fri tillväxt (sylleptisk tillväxt), Prol=Prolepsis, Dia=Diameter.

Förökningsprojekt Fornr.	Urval År	Skottskj Ålder	Forved Ålder	Hjd Ålder	Knopp Ålder	Fri tillv. Ålder	Prol Ålder	Dia Ålder
S23F852G	1986	2	1-2	1-2	2	2	2-3	2-3
S23F862C	1987	2	1-2	1-2	1-2	2	2	2
S23F862D	1987	2	1-2	1-2	1-2	2	2	2

SKOTTFENOLOGI I FÄLTFÖRSÖK

Klonskogsbruksprojektet i södra Sverige

Inom ramen för det tidigare klonskogsbruksprojektet finns utvalda plusplantor som förökats genom sticklingar och planterats i klonförsök för testning. För i stort sett samtliga genotyper i materialet registrerades i plantskolan skottskjutning, invintring alternativt förekomst av sensommarskott. Fältförsöken planterades under 1980-talet i Sydsverige och mättes under 1990-talet. Bland annat registrerades skottskjutning och höjd samt förekommande skador.

För att möjliggöra beräkning av korrelationer mellan skottskjutning i plantskola och mätningar i fält matchades plantskoledata från tidigare urval i klonskogsbruksprojektet med mätningar av samma genotyper i fältförsök. De försök som i det sammanhanget valdes ut tillhörde serie S21S812B1-B4, S21S812C1-C5 samt S21S8521007-09. Totalt sex av försöken hade tillräckligt med material och mätdata sammanställdes från årsvisa urval i plantskola (Tabell 4). Motsvarande klonförsök var sedan tidigare sammanställda i TREEPLAN® (McRae m.fl. 2003). Matchning av genotyper mellan plantskola och klonförsök skedde genom att matcha genotyperna i klonförsöken med tillgängligt data i plantskolan.

Tabell 4. Skottskjutningsregistrerade kloner vid urval av 1978 och 1982 års klonskogsbruksprojekt för vilka skottskjutningsregistrering återfanns i fältförsök. VC2=Vegetativ cykel 2, VC3=Vegetativ cykel 3.

Urvalsmaterial		Egenskaper		Antal	
Plantskola	Försök	Plantskola	Försök	Kloner	Familjer
Urval78	S21S812B2	Skottskjutning VC2	Skottskjutning 5 år i fält	258	22
		4 år, VC3 2år			
	S21S812B4	"-	"-	255	22
	S21S812C3	"-	"-	310	21
Urval82	S21S812C4	"-	"-	310	21
	S21S8521007	Skottskjutning 2 år	Skottskjutning 6 år i fält	222	9
	S21S8521009	"-	"-	252	7
Totalt	6 försök			1607	102

Klontestning i norra Sverige

I det norra förädlingsprogrammet etablerades en serie med totalt 10 klontester under åren 1991–92. I serien ingick alla kloner som tidigare tillväxtrytmstuderats under 1980-talet och som gick att föröka genom rotade sticklingar i plantskolan. Vid mätning av klontesterna vid 10–11 års ålder (år 2001) registrerades bland annat trädhöjd men däremot inte skottfenologi-egenskaper. Efter ett urval av de höjdmässigt bästa klonerna i den äldre klontestserien från 1990-talet etablerades år 2002 en andra serie med sex klontester. Ett av 2002 års klontester var försöket i Klippen som i den här rapporten valts ut för fördjupade fenologistudier (se "Utvalda fältförsök för fenologistudier" s. 16).

Utvalda fältförsök för fenologistudier

Två försök valdes ut för fördjupade fenologistudier – ett i södra Sverige och ett i norra Sverige. Försöken kallas i den här rapporten för ”Fenologiförsök”.

I södra Sverige valdes försök Rössjöholm ut där fenologi, tillväxt och skador mättes för att skatta genetiska korrelationer mellan tillväxtavslutning och ev. skador i förädlingsmaterialet (Tabell 5 plus bilaga). Försök **Rössjöholm** är ett klontest med hög överlevnad och där t.ex. dubbeltoppar finns registrerade. Materialet i klontestet består av 32 familjer och totalt 1412 kloner.

I norra Sverige valdes försök **Klippen** ut för analys av skottfenologin och för att undersöka korrelationer mellan skottfenologi registrerad i plantskola respektive i fält vid 11–12 års ålder (Tabell 5) och förekomst av eventuella dubbeltoppar. Försök Klippen är ett klontest med ett urval av de höjdmässigt bästa klonerna i en äldre klontestserie från 1990-talet. Materialet i klontestet består till största delen av norrländska halvsyskonkloner (166 st.) samt 36 helsyskonkloner, 11 mellansvenska kloner (varav 5 Hilleshögskloner), samt som referens 10 beståndsmätarsorter.

Tabell 5. Översiktlig beskrivning av de två utvalda försöken, Rössjöholm och Klippen.

Material	Sydsvenskt	Nordsvenskt
Försöksnummer	S21S0721389	S23S0220662
Namn	Rössjöholm	Klippen
Planteringsår	2007	2002
Försökstyp	Klontest	Klontest
Antal försöksled	1412	223
Antal familjer	32	184
Korsningstyp	Helsyskon	Huvudsakligen halvsyskon
Antal upprepningar	1-4	1-13
Antal plantor	4843	1620

Metod

MÄTNINGAR I UTVALDA FENOLOGIFÖRSÖK

Temperaturmätning

Dygnsmedeltemperaturen i fältförsöken beräknades dels av timvisa mätningar från april/maj månad 2013 med TinyTag™ loggers (1,2m höjd i försökens mitt) samt där data saknades från de närmst belägna SMHI klimatstationerna för respektive försök (Rössjöholm, Barkåkra SMHI klimatnummer 62180 respektive Klippen, Fredrika A SMHI klimatnummer 148040). För respektive år (2013/14) summerades därefter alla dygnsmedeltemperaturer över +5°C från 1 januari och temperatursumma för respektive fältförsök beräknades.

Tillväxtstart

Tillväxtstart bedömdes i fält genom skottskjutningsinventering våren 2013 (Tabell 6). I Rössjöholm utfördes inventeringen den 28 maj och i Klippen den 24 maj. Avsikten var att registrera skottskjutningsklass vid en tidpunkt då ungefär hälften av sorterna i respektive försök påbörjat skottskjutning, definierad som stadie fyra enligt Krutzsch-skalan (Krutzsch 1975).

Tillväxt, tillväxtavslutning och skador

Vid den första inventeringen i april (Rössjöholm) respektive juni-augusti (Klippen) 2013 mättes historisk höjdtillväxt, typ av tillväxtavslutning och skadevariabler (Tabell 6). I försöken inventerades respektive års toppskottslängd, förekomst och längd av sensommarskott samt vilken typ av höstavslutning det vill säga normal, sylleptisk eller proleptisk tillväxtavslutning. Höstavslutningen bedömdes i en skala där 1=normal tillväxt, 2=Proleptisk < 3 cm, 3=Proleptisk > 3 cm, 4=Sylleptisk < 3 cm, 5=Sylleptisk > 3 cm. Skador som dubbla toppar, sprötkvist och andra skador inkluderades i bedömningen av skadevariabler. Sluthöjden det vill säga totalhöjden för år 2013 mättes i den andra inventeringen den 21–23 juli i Rössjöholm samt 21–23 juli 2014 i Klippen. Den sista och tredje inventeringen gjordes på sensommaren 2014, då mättes förvedning, knoppsättning och höstavslutning samt registrerades eventuell förekomst av dubbla grenvarv och skador på respektive årsskott (Rössjöholm den 10 juli och i Klippen den 8 augusti). Förvedningen av toppskottet bedömdes enligt en 10 gradig skala där 1 motsvarade 10–19 procent förvedning, 9=90–99 procent samt 10=100 procent förvedad. Knoppsättning bedömdes på toppskottet i tre klasser: 0= ingen tydlig knopp, 1=antydning till knopp, 2=tydlig knopp. Vid den efterföljande databehandlingen summerades årsvisa mätvärden från tre till fem år i en ny variabel med ändelsen ”*_tot”.

Knopphärdighet

Tillväxtavslutningen i fältförsöken bedömdes under hösten 2013 genom att mäta knopphärdigheten på ett urval av träd som tillhörde några utvalda familjer. I Klippen utfördes knoppinsamlingen den 18:e september medan den i Rössjöholm utfördes den 14:e oktober. Urvalet av familjer baserades på tidigare i försöken registrerad förekomst av sensommarskott. Försöksleden grupperades efter frekvensen sensommarskott i grupperna normal, proleptisk eller sylleptisk. Inom respektive grupp och försök valdes därefter 4 respektive 7–9 familjer slumpmässigt ut för analys av knopphärdighet (Tabell 7a-b). I Rössjöholm valdes dessutom 3 familjer ut med hög andel sprötkvist och dubbelstam. I första hand insamlades terminalknoppar från skott inklippta från den översta

grenkransen. Knopphårdigheten bestämdes med artificiella frystester, bestämning av elektrolytiskt ledningstal (EL) efter frysning och utvärdering i förhållande till ofrusen kontroll. Frysningen av knopparna utfördes i fem PC-kontrollerade hög-kapacitets frysar med intern luftcirkulation (Sundblad m.fl. 2001), var och en inställd på en av fem förutbestämda minimitemperaturer. Temperaturen i fryssarna mättes med TinyTag™ loggers i 15 minuters intervall för korrigering till faktisk temperatur. Knopparna placerades i ZIP-påsar som sedan placerades mitt i frysen vid 20°C, varefter temperaturen sänktes till 5°C där den bibehölls i 30 minuter. Vid frysning sänktes temperaturen med 5°C per timme till dess att minimitemperaturen uppnåts, minimitemperaturen hölls i två timmar varefter temperaturen höjdes med 5°C per timme upp till 5°C. I varje ZIP-påse fanns två knoppar från samma genotyp, insamlade från två slumpmässigt valda rameter i fält. Knopparna placerades sedan i glaströr med avjoniserat vatten (ddH₂O) under 1 timme innan mätning av jonläckaget (EL). Glasrören med knoppar kokades sedan i ett vattenbad under 1 timme innan det totala jonläckaget uppmättes. Ett skadeindex beräknades därefter för varje genotyp (Flint m.fl. 1967).

Tabell 6. Egenskaper inmätta i försök Rössjöholm och Klippen. Alla skottfenologiska egenskaper avser toppskottet. Förkortningen "Adj" före egenskapens kortnamn betyder att egenskapen vid bearbetningen spatialjusterats för lokal miljötrend. Efter respektive egenskap anges antal år i fält som "_x".

Egenskap	Enhet	Förkortning	Rössjöholm Ålder i fält	Klippen Ålder i fält
Tillväxt				
Trädhöjd	cm	Hjd_x/Adj_hjd_x	3,4,5,6	8,9,10,11,12
Höjdtillväxt	cm	Htv_x/Adj_htv_x	4,5,6	9,10,11
Vitalitet	0-3	Vit_x	-	1
Skottfenologi				
Skottskjutning	Krutzsch	Skottskj_x	7	12
Knoppsättning	0-2	Knopp_x	8	13
Förvedningsgrad	%	Forved_x	8	13
Höstavslutning	0-2	Havs_x	4,5,6,7,8	9,10,11
Proleptis	0-2	Prol_x	4,5,6,7,8	9,10,11
Sylleptis	0-2	Syll_x	4,5,6,7,8	9,10,11
Summa proleptis	0-10/0-6	Prol_tot	4+5+6+7+8	9+10+11
Summa sylleptis	0-10/0-6	Syll_tot	4+5+6+7+8	9+10+11
Summa höstavslutning	0-10/0-6	Havs_tot	4+5+6+7+8	9+10+11
Kvalitet				
Skador, generellt	Kod	Skad_x	4,5,6,7,8	9,10,11,13
Sprötkvistar år x	Antal	Sprant_x	4,5,6,7,8	-
Dubbelstam >1,3m år x	Antal	Sdbst_x	4,5,6,7,8	-
Summa sprötkvist	Antal	Sprant_tot	4+5+6+7+8	-
Summa dubbelstam	Antal	Sdbst_tot	4+5+6+7+8	-
Summa Sdbst + Sprant	Antal	Sdbst_Sprant	4+5+6+7+8	-
Dubbelt grenvarv	0-1	Du_x	-	9,10,11

MÄTNINGAR I PLANTSKOLEMILJÖ

En sammanställning gjordes av samtliga skottfenologi-data som registrerats i plantskolemiljö för moderplantor och sticklingar. I södra Sverige registrerades detta för material inom klonskogsbruks-projekt och i norra Sverige i samband med det urval av moderplantor som gjorts för klontestning och samtidig etablering av häckarkiv.

Tillväxtstart

Tillväxtstart bedömdes genom att använda skottskjutningsinventeringar utförda vid två till fyra års ålder. I Ekebo var inventeringarna för respektive år utförda vid mitten av maj och i Sävar vid slutet av maj. Målet vid inventeringarna av skottskjutning var att utföra den vid en tidpunkt då ungefär hälften av sorterna påbörjat skottskjutning, ungefär stadie fyra på Krutzsch skalan. I Sävar definierades egenskapen skottskjutning (Skottskj_2) vid bearbetningen som förväntad andel plantor (procent) utan synlig skottskjutning (klass 0 och 1) vid början av andra tillväxtsåsongen när i medeltal 50 procent skjuter (det vill säga höga värden = sen skottskjutning).

Tillväxtavslutning

För södra Sverige sammanställdes data för tillväxtegenskaper i plantskolemiljö i klonskogsbruksprojekt och motsvarande för norra Sverige i samband med urvalet av moderplantor 1986 inför klontestning och etablering av häckarkiv. Materialet från plantskola utgörs av tillväxtrytmdata såsom förvedning och förekomst av proleptis för moderplantor och sticklingar. Tillväxtavslutning bedömdes för respektive material vid ett till fyra års ålder genom bedömning av förvedning, knoppsättning och förekomst av proleptis/sylleptis. I Ekebo utfördes inventeringarna under september-oktober och i Sävar under augusti-oktober. Målsättningen var att registrera respektive egenskap vid den tidpunkt då upplösningen var som störst. I Sävar definierades proleptis (Prol_2) vid databearbetningen som förväntad andel plantor (%) fria från proleptis (klass 0) vid slutet av andra tillväxtsåsongen när i medeltal 50 % är proleptisfria (det vill säga höga värden = lite proleptis). Dessutom definierades fri-tillväxt (Fri_Till_2) som relativ längd (%) fri-tillväxt, relativt medelvärde för alla familjer, vid slutet av den andra tillväxtsåsongen samt förvedning (Forved_2) som relativ andel (%) av plantans totala höjdtillväxt år två som är förvedad, "brun" vid slutet av den andra tillväxtsåsongen.

MÄTNINGAR I FÄLTFÖRSÖK

I södra Sverige sammanställdes data för skottfenologi från fältförsök inom klonskogsbruksprojektet. I norra Sverige sammanställdes data från försök Klippen som i den här rapporten valts ut för fördjupade fenologistudier (se "Mätningar i utvalda fenologiförsök").

KORRELATION MELLAN MÄTNINGAR I PLANTSKOLA OCH I FÄLTFÖRSÖK

I södra Sverige gjordes korrelationer mellan skottfenologi-egenskaper som skottskjutning, förvedning, knoppsättning och förekomst av proleptis/sylleptis registrerade i plantskolemiljö med egenskaper som skottskjutning och skador registrerade i fält. I norra Sverige kan egenskaperna skottskjutning, förvedning, knoppsättning och förekomst av proleptis samt sylleptis registrerade i plantskolemiljö korreleras med de i fält registrerade egenskaperna skottskjutning, proleptis, sylleptis och förvedning.

Klonskogsbruksprojektet i södra Sverige

Plantskoledata från tidigare urval korrelerades med mätningar av samma genotyper i klonförsök (se Tabell 4). Matchning av genotyper plantskola-klonförsök skedde därefter genom att matcha genotyperna i klonförsöken med tillgängligt data i plantskolan. Två kompletterande filer skapades för uppskattning av genetiska korrelationer enligt Berlin m.fl. (2015).

Klontestning i norra Sverige

Plantskoledata från tidigare urval i Sävar plantskola korrelerades med mätningar av samma genotyper i klonförsök Klippen (Tabell 7b). I fokus var korrelationer för egenskaper mätta i plantskolan med hög heritabilitet till exempel förvedning och skottskjutning i förhållande till samtliga egenskaper mätta i fält.

STATISTISK BEARBETNING

EL-mätningarna (Figur 5a,b) utvärderades med variansanalys (ANOVA) (SAS 2012) för att studera effekter av olika nedfrysningstemperatur för de olika grupperna. Tukey's test ($\alpha = 0,01$ eller $\alpha = 0,10$) användes för att jämföra skillnader mellan behandlingarna. För särskiljning av egenskaper mellan EL-grupper (Tabell 8 a,b) användes variansanalys (ANOVA) (SAS 2012) samt Tukey's test ($\alpha = 0,05$).

Genetisk utvärdering för tillväxtrelaterade, fenotypiska- och kvalitetsnedsättande egenskaper gjordes med hjälp av ASReml (Gilmour m.fl. 2009) enligt modell beskriven av Högberg m.fl (2013). Den fenotypiska variansen (σ_p^2) smal heritabilitet (h^2), additiv genetisk variationskoefficient (CV_A , %) och fenotypiska variationskoefficienter (CV_p , %) beräknades även enligt Högberg m.fl. (2013). Rumslig spatialjustering för lokal trend av fältdata gjordes enligt Dutkowski m.fl. (2002).

Till skillnad från fältförsöken randomiseras sällan genotyperna/familjernas placering i plantskolebädden vilket medför att förökningseffekter, C-effekter, kan påverka beräkningarna. I avsaknad av randomisering i plantskolan kan inte förökningseffekterna korrigeras med hjälp av spatialjustering enligt Dutkowski m.fl. (2002).

Samtliga korrelationer mellan egenskaper i plantskola, häckarkiv och fältförsök beräknades enligt Högberg & Dutkowski (2010) med mindre justeringar av modellen, där den beskrivna multivariata modellen användes men dock endast för två lokaler samtidigt. För korrelationer mellan moderplantor och sticklingsomgångar i plantskola för skottskjutning inmätt 2012–2014 beräknades den genetiska familj-familj och genotyp-genotyp korrelationen enligt samma metodik.

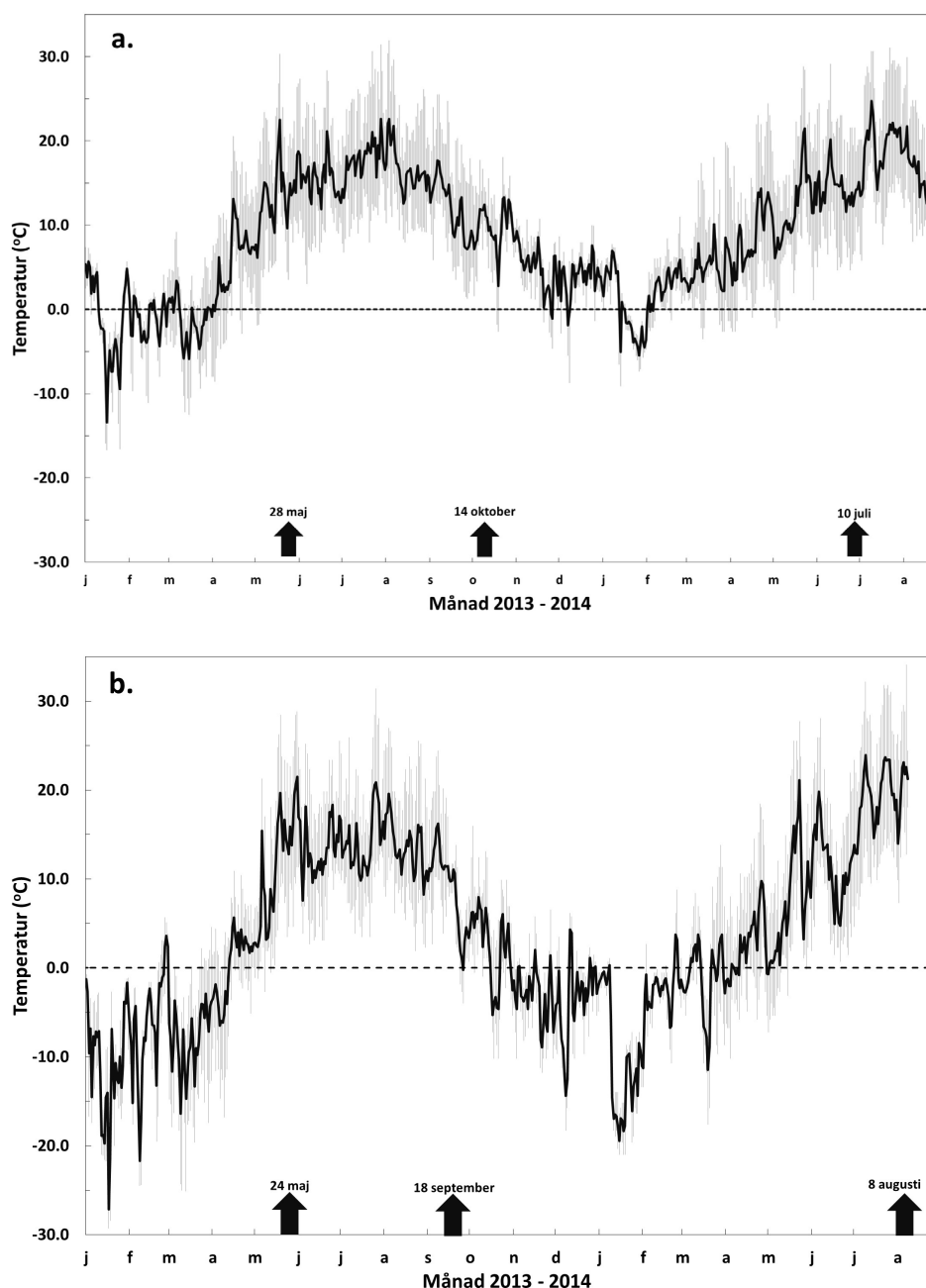
Vid beräkningar där det tagits hänsyn till släktskap betraktades de genetiska varianserna och kovarianserna additiva medan det för träd utan släktskapsdata var de genetiska varianserna och kovarianserna endast genotypiska.

Resultat

UTVALDA FENOLOGIFÖRSÖK

Klimat, inventeringar och insamlingar

Dygnsmedeltemperaturen och därmed den ackumulerade temperatursumman varierade något mellan de två olika försökslokalerna vid tidpunkten för mätning av egenskaper i fält (Figur 4).

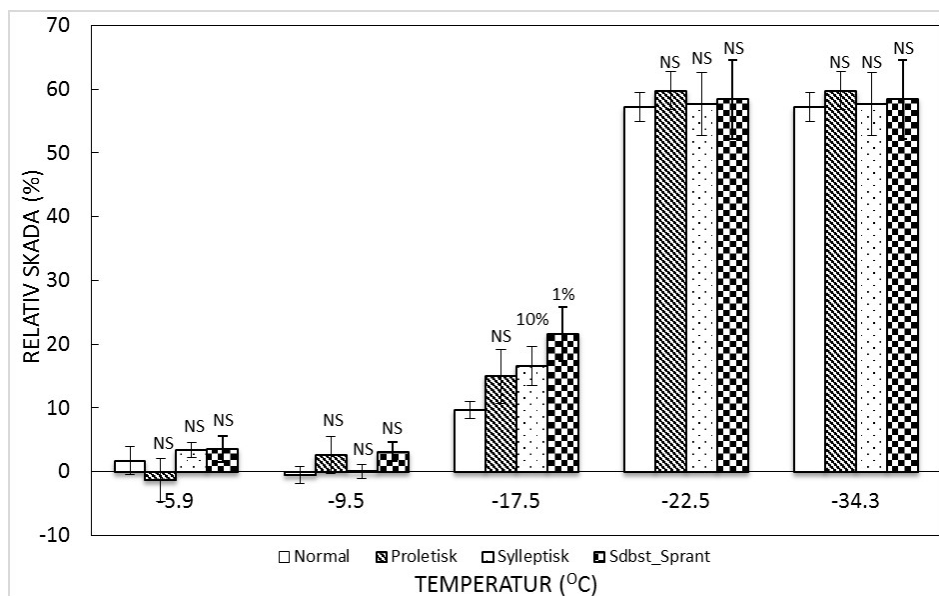


Figur 4. Daglig maximal*, medel och minimitemperaturer* under 2013 och 2014 för a) Rössjöholm och b) Klippen. De tre pilarna indikerar datum för mätning av 1) skottskjutning maj 2013, 2) frystestning av knoppar september/oktober 2013 samt 3) förvedning augusti 2014.

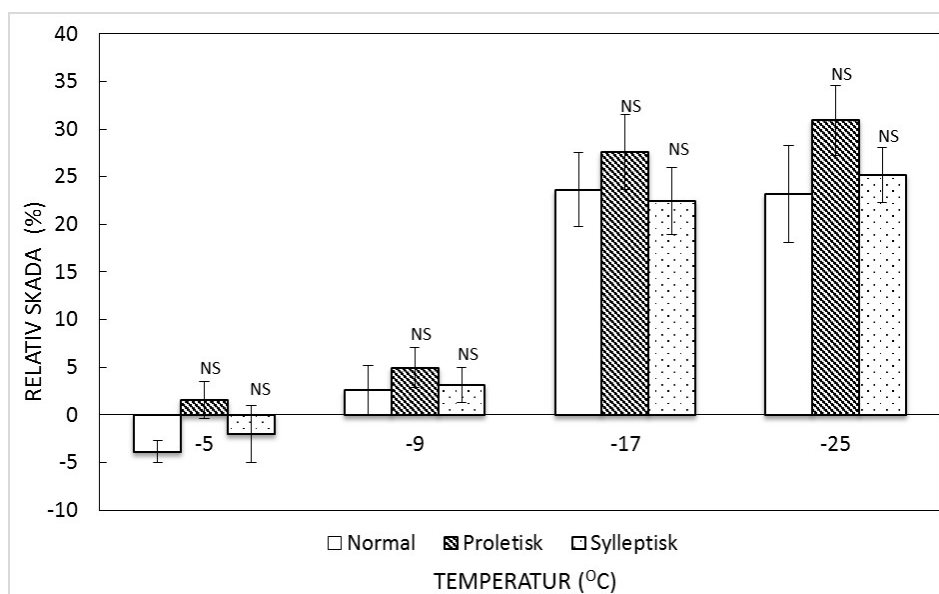
*Data från 1 januari 2013 till 5:e april respektive 5:e maj är hämtat från SMHI:s mätstationer Barkåkra (Rössjöholm) respektive Fredrika A (Klippen).

Artificiell frystestning av knoppar

Provtagning av knoppar i fält och analys av ledningstal genom frysning skedde den 14:e oktober i Rössjöholm (Figur 5a) och den 18:e september i Klippen (Figur 5b). För Rössjöholm var de familjer med högst andel ackumulerad andel sprötkvist + dubbelstam mer skadade ($\alpha = 0,01$) vid temperaturen $-17,5^{\circ}\text{C}$, samt även de mest sylleptiska familjerna åtskilda från normala familjer ($\alpha = 0,1$). Proleptiska familjer kunde inte statistiskt särskiljas från normala familjer vid $-17,5^{\circ}\text{C}$ men tenderade att ha lägre hårdighet (Figur 5a).



Figur 5a. Medelskada för knoppar efter frysning till fem olika temperaturer för försök Rössjöholm den 14:e oktober 2013. Medelfelen är indikerade i Figuren. NS=Ej signifikant skiljt från normal, 10 % signifikansnivå ($\alpha = 0,10$) samt 1 % signifikansnivå ($\alpha = 0,01$) från normal.



Figur 5b. Medelskada för knoppar efter frysning till fem olika temperaturer för försök Klippen den 18:e september 2013. Medelfelen är indikerade i Figuren. NS=Ej signifikant skiljt från normal, 10 % signifikansnivå ($\alpha = 0,10$) samt 1 % signifikansnivå ($\alpha = 0,01$) från normal.

För Klippen kunde det inte påvisas några signifikanta skillnader mellan normala familjer och familjer med högre andel proleptis/sylleptis. Tendensen var dock att proleptiska familjer avviker något genom att vara mer skadade än de andra två grupperna.

För respektive grupp av familjer beräknades medelvärden för skott- och skadeegenskaper (Tabell 7a,b). För Klippen sammanställdes även skottegenskaper registrerade 1986 för samma familjer i plantskola (Tabell 7b). Kriteriet ”att de olika grupperna vid urvalet till respektive grupp skulle vara åtskilda” uppfylldes nästan i samtliga fall för båda försöken. Varje urvalsgrupp var nästan signifikant skilda ($\alpha = 0,05$) från familjer i de andra grupperna (Tabell 7a,b). Skottskjutning och förvedningsgrad var signifikant skild ($\alpha = 0,05$) mellan grupper för Rössjöholm (Tabell 7a) (förutom gruppen Sdbst_Sprant) medan det för Klippen inte kunde påvisas lika starka skillnader, där skiljde sig varje urvalsgrupp endast från familjer med normal höstavslutning.

För Rössjöholm hade familjer med normal höstavslutning senare skottskjutning och minst förvedning jämfört med de mer opportunistiska familjerna med större andel sensommarskott eller högre andel skador. Dessa familjer startade skottskjutningen signifikant tidigare än gruppen normala.

Tabell 7a. Sammanfattning av skottfenologi, skador och ackumulerad temperatursumma för materialet i utvalda EL-grupper i Rössjöholm. Urvalet till grupper 2013 baserat på mängden proleptis (Prol_tot), sylleptis (Syll_tot) och förekomst av dubbelstam-/sprötkvistar (Sdbst_Sprant). Till grupperna kan knytas data från Rössjöholm. I försöket inventerades skottskjutning (Skottskj_7), förvedning (Forved_8) och relativ skada (%) (EL-17,5) efter frysning till -17,5°C. Olika bokstäver anger signifikanta skillnader ($\alpha = 0,05$). Beräkningar baserade på alla rameter i utvalda familjer. Ackumulerad temperatursumma för respektive år fram till mätning av skottskjutning, förvedning och EL-frystest.

Rössjöholm				Ackumulerad tempsumma		
				28 maj	10 juli	14 okt
				293	791	1686
Grupp	Indelning			Rössjöholm 2013-2014		
Familjer/kloner/rameter	Egenskap			Egenskap		
n/n/n	Prol tot	Syll tot	Sdbst Sprant	Skottskj_7	Forved_8	EL-17,5
1. Normal 4/12/24	0,18 ^c (0,03)	0,12 ^c (0,02)	0,25 ^b (0,03)	2,9 ^c (0,05)	49 ^c (0,8)	10 (1,3)
2. Proleptis 4/12/24	1,44^a (0,09)	1,02 ^b (0,08)	0,66 ^a (0,05)	4,3 ^b (0,04)	58 ^b (1,0)	15 (4,2)
3. Sylleptis 4/12/24	1,13 ^b (0,07)	1,69^a (0,10)	0,56 ^a (0,04)	4,5 ^a (0,04)	62 ^a (0,8)	17* (3,1)
4. Sdbst_Sprant 3/8/16	1,23 ^{ab} (0,08)	1,00 ^b (0,07)	0,58^a (0,04)	4,4 ^{ab} (0,04)	60 ^{ab} (0,8)	22** (4,2)

Notering: Medelfel är inom parentes. *10% signifikansnivå, **1% signifikansnivå.

Tabell 7b. Sammanfattning av skottfenologi, skador och ackumulerad temperatursumma för materialet i utvalda EL-grupper i Klippen. Urvalet till grupper 2013 baserat på mängden proleptis (Prol_tot) respektive sylleptis (Syll_tot). Till grupperna kan data knytas från Sävar plantskola och från Klippen. I Sävar plantskola inventerades år två (1986) skottskjutning (Skottskj_2, höga värden innebär sen skottskjutning), proleptis (Prol_2, höga värden innebär lite proleptis), längd fri-tillväxt (Fri_Till_2), längd förvedning (Forved_2). I Klippen inventerades skottskjutning (Skottskj_12), förvedning (Forved_13) och relativ skada (%) (EL-17) efter frysnings till -17°C. Olika bokstäver anger signifikanta skillnader ($\alpha = 0,05$). Beräkningar baserade på alla rameter i utvalda familjer. Ackumulerad temperatursumma för respektive år fram till mätning av skottskjutning, förvedning och EL-frystest.

Klippen		Ackumulerad tempsumma		
		24 maj	8 aug	18 sept
		126	888	1138
Grupp	Indelning	Sävar plantskola 1986		
Familjer/klon/ram	Egenskap	Egenskap		
n/n/n	Prol tot Syll tot	Skottskj_2 Prol_2 Fri_Till_2 Forved_2	Skottskj_12 Forved_13 EL-17	
1. Normal 4/12/24	0,4 ^a (0,11)	0 ^a (-)	1,5 ^a 0,32 ^a 1,8 ^a 69 ^{ab}	5,2 ^b 73 ^a 24 (3,8) (3,9)
2. Proleptis 4/12/24	3,5 ^c (0,22)	0 ^a (-)	1,3 ^b 0,20 ^a 1,9 ^a 67 ^b	4,9 ^{ab} 47 ^b 28 (3,8) (3,9)
3. Sylleptis 4/12/24	1,9 ^b (0,14)	0,35 ^b (0,09)	1,3 ^b 0,25 ^a 1,7 ^a 72 ^a	5,4 ^a 66 ^a 22 (3,6) (3,5)

Notering: Medelfel är inom parantes.

Tabell 7c. Sammanfattning av tillväxtegenskaper för försök Rössjöholm och Klippen. Skalan för höjd och höjdtillväxt är angivna i dm. Olika bokstäver anger signifikanta skillnader ($\alpha = 0,05$).

Rössjöholm									
EL-grupper		Egenskap							
		Höjd				Höjdtillväxt			
		Ålder				Ålder			
		4	5	6		4	5	6	
1. Normal		15 ^a	21 ^b	29 ^{ab}		5,3 ^b	6,8 ^b	7,6 ^a	
2. Proleptis		16 ^{ab}	23 ^{ab}	30 ^{ab}		6,3 ^a	7,0 ^{ab}	7,5 ^a	
3. Sylleptis		17 ^a	25 ^a	32 ^a		6,1 ^{ab}	8,2 ^a	7,2 ^a	
4. Sdbst_Sprant		15 ^{ab}	22 ^{ab}	29 ^b		5,4 ^{ab}	7,4 ^{ab}	7,1 ^a	
Klippen		8	9	10	11	12	9	10	11
EL-grupper							9	10	11
1. Normal		12,0 ^a	14,9 ^{ab}	18,2 ^{ab}	21,6 ^a	12,0	2,9 ^b	3,2 ^b	3,4 ^b
2. Proleptis		12,5 ^a	16,4 ^a	19,9 ^a	24,0 ^a	12,5	4,0 ^a	3,8 ^a	4,1 ^a
3. Sylleptis		10,9 ^a	14,1 ^b	17,3 ^b	20,6 ^b	10,9	3,1 ^b	3,3 ^b	3,4 ^b

Genetisk variation och heritabiliteter för egenskaper

För respektive försök, Rössjöholm och Klippen beräknades heritabiliteter (h^2) och additiva genetiska variationskoefficienter (CV_A), studerade egenskaper samt medelvärden och antal observationer (Tabell 8a,b). För Rössjöholm ökade arvbarheten för tillväxt egenskapen höjd successivt med ökad ålder från 0,29 år tre till 0,37 efter sex år i fält, för höjdtillväxt var arvbarheten högst år fem (0,22). Fenologi-egenskaperna gav hög arvbarhet för skottskjutning 0,72 samt 0,51 för respektive försök, Rössjöholm samt Klippen. För förvedningsgraden mätt i andel förvedat årsskott låg arvbarheten över 0,41 för båda

försöken. Arvbarheten för höstavslutning ökade från år fyra till sex för att sedan sjunka för försök Rössjöholm. Sammanlagt gav höstavslutning väldigt hög heritabilitet för Rössjöholm (0,52) medan det för försök Klippen gav något lägre (0,20) troligen eftersom färre antal observationer av höstavslutning kunnat registreras i fält.

Tabell 8a. Antal observationer (N), aritmetiska medelvärden, additiv genetisk variations koefficient (CV_A) och heritabilitet (h^2) för fältegenskaper i Rössjöholm. Medelfel till h^2 inom parantes.

Egenskap	N	Medel	CV_A (%)	h^2
Tillväxt				
Adj_Hjd_3	3700	9,77	8,6	0,29 (0,03)
Adj_Hjd_4	3695	15,02	8,7	0,29 (0,03)
Adj_Hjd_5	3692	21,67	9,8	0,33 (0,03)
Adj_Hjd_6	3749	28,68	10,9	0,37 (0,02)
Adj_Htv_4	3700	13,28	6,2	0,19 (0,03)
Adj_Htv_5	3692	15,99	6,9	0,22 (0,03)
Adj_Htv_6	3692	14,44	5,9	0,18 (0,03)
Fenologi				
Skottskj_7	3643	6,00	19,4	0,72 (0,01)
Forved_8	3587	5,47	12,07	0,43 (0,02)
Havs_4	3713	0,41	8,50	0,27 (0,03)
Havs_5	3713	0,46	10,60	0,35 (0,02)
Havs_6	3713	0,29	12,10	0,41 (0,02)
Havs_7	3163	0,20	10,73	0,36 (0,02)
Havs_8	3140	0,18	8,41	0,28 (0,03)
Havs_tot (år 4-8)	3790	1,50	15,12	0,52 (0,02)
Kvalité				
Sprant_tot (år 4-8)	2961	0,36	1,8	0,02 (0,01)
Sdbst_tot (år 4-8)	3411	0,11	2,5	0,04 (0,02)
Sdbst_Sprant (år 4-8)	2689	0,47	3,41	0,08 (0,02)

Tabell 8b. Antal observationer (n), aritmetiska medelvärden, additiva genetisk variation koefficient (CV_A) och heritabilitet (h^2) för fältegenskaper i Klippen. (Inkluderar helsyskon, halvsyskon från skogen och halvsyskon från fröplantage). Medelfel till h^2 inom parantes.

Egenskaper	N	Medel	CV_A (%)	h^2
Tillväxt				
Adj_Hjd_11	1013	217,80	3,3	0,10 (0,03)
Adj_Htv_11	1012	35,73	15,9	0,16 (0,03)
Fenologi				
Skottskj_12	1059	5,09	7,6	0,51 (0,04)
Adj_forved_13	1046	57,81	7,0	0,41 (0,04)
Havskorr_tot	1048	5,11	5,03	0,20 (0,03)
Kvalité				
Du_9	1025	0,01	2,09	0,05 (0,02)

Korrelation mellan skottfenologi-, tillväxt- och kvalitetsegenskaper

Additiva genetiska korrelationer r_a samt fenotypiska korrelationer r_p beräknades för utvalda egenskaper i Rössjöholm (Tabell 9a) samt Klippen (Tabell 9b). Resultaten visar generellt högre korrelationer (r_a+r_p) för försök Rössjöholm än för Klippen. De flesta av korrelationerna för Klippen är små och oprecisa, eftersom relativt få träd påvisade någon form av sensommarskott. Höga additiva genetiska korrelationer registrerades däremot mellan fenologi- och kvalitetsegenskaper för Rössjöholm (Tabell 9a).

Tabell 9a. Additiva genetiska korrelationer (r_a) och fenotypiska korrelationer (r_p) för försök Rössjöholm.

Tabell 9a. Additiva genetiska korrelationer (r_a) och fenotypiska korrelationer (r_p) för försök Rössjöholm.														
Korrelation/Egenskap	Skottskjutning (år 7)		Höstavslutning (år 4-8)		Syllepsis (år 4-8)		Prolepsis (år 4-8)		Förvedning (år 8)		Spatialjusterad höjd (år 6)		Spatialjusterad höjdtillväxt (år 6)	
Additiva Genetiska (r_a) korrelationer														
Skottskjutning (år 7)	-	-	0,39	(0,04)	0,22	(0,04)	0,53	(0,05)	0,73	(0,04)	-0,08	(0,05)	-0,33	(0,07)
Höstavslutning (år 4-8)	-	-	-	-	0,91	(0,01)	0,79	(0,03)	0,46	(0,05)	0,31	(0,05)	0,20	(0,07)
Syllepsis (år 4-8)	-	-	-	-	-	-	0,46	(0,06)	0,25	(0,05)	0,32	(0,05)	-	-
Prolepsis (år 4-8)	-	-	-	-	-	-	-	-	0,63	(0,06)	0,18	(0,07)	-	-
Förvedning (år 8)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-0,12	(0,06)	-0,37	(0,09)
Sprötkvist (år 4-8)	0,72	(0,18)	0,88	(0,13)	0,77	(0,17)	0,90	(0,13)	0,49	(0,21)	0,10	(0,20)	-0,10	(0,25)
Dubbelstam (år 4-8)	0,68	(0,15)	0,68	(0,14)	0,24	(0,15)	0,92	(0,08)	0,42	(0,16)	0,28	(0,16)	0,09	(0,20)
Sprötkvist + Dubbelstam (år 4-8)	0,52	(0,11)	0,63	(0,10)	0,43	(0,11)	0,77	(0,10)	0,31	(0,12)	0,14	(0,12)	-0,02	(0,17)
Fenotypiska (r_p) korrelationer														
Skottskjutning (år 7)	1	(1)	0,29	(0,02)	0,16	(0,02)	0,28	(0,02)	0,36	(0,02)	-0,02	(0,02)	-0,02	(0,02)
Höstavslutning (år 4-8)	-	-	1	(1)	-	-	0,70	(0,01)	0,23	(0,02)	0,23	(0,02)	0,20	(0,02)
Syllepsis (år 4-8)	-	-	-	-	1	(1)	0,12	(0,02)	0,11	(0,02)	0,26	(0,02)	-	-
Prolepsis (år 4-8)	-	-	-	-	-	-	1	(1)	0,25	(0,02)	0,07	(0,02)	-	-
Förvedning (år 8)	-	-	-	-	-	-	0,25	(0,02)	1	(1)	-0,03	(0,02)	-0,12	(0,02)
Sprötkvist (år 4-8)	0,11	(0,02)	0,24	(0,02)	0,12	(0,02)	0,26	(0,02)	0,04	(0,02)	0,09	(0,02)	0,07	(0,02)
Dubbelstam (år 4-8)	0,10	(0,02)	0,17	(0,02)	0,09	(0,02)	0,17	(0,02)	0,05	(0,02)	0,00	(0,02)	-0,01	(0,02)
Sprötkvist + Dubbelstam (år 4-8)	0,13	(0,02)	0,29	(0,02)	0,15	(0,02)	0,30	(0,02)	0,05	(0,02)	0,08	(0,02)	0,06	(0,02)

Notering: Medelfel är angivna inom parantes, Tydliga och intressanta additiva genetiska korrelationer är fetmarkerade,

Tabell 9b. Additiva genetiska korrelationer (r_a) och fenotypiska korrelationer (r_p) för försök Klippen.

Tabell 9b. Additiva genetiska korrelationer (r_a) och fenotypiska korrelationer (r_p) för försök Klippen.														
	Skottskjutning (år 12)		Höstavslutning (år 4-8)		Syllepsis (år 9-11)		Prolepsis (år 9-11)		Spatial justerad Förvedning (år 13)		Spatial justerad Höjd (år 11)		Spatial justerad Höjdtillväxt (år 11)	
Additiva Genetiska (r_a) korrelationer														
Skottskjutning (år 12)	1	1	-0,17	(-0,13)	0,17	(0,17)	-0,21	(0,13)	0,42	(0,10)	0,29	(0,25)	0,17	(0,18)
Höstavslutning (år 9-11)	-	-	1	1	0,33	(0,19)	0,99	(0,004)	-0,27	(0,13)	-0,07	(0,30)	0,33	(0,19)
Syllepsis (år 9-11)	-	-	-	-	1	1	0,21	(0,20)	-0,06	(0,18)	-0,06	(0,37)	-0,07	(0,27)
Prolepsis (år 9-11)	-	-	-	-	-	-	1	1	-0,29	(0,13)	0,04	(0,26)	0,06	(0,19)
Förvedning (år 13)	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	0,04	(0,26)	0,06	(0,19)
Dubbla grenvarv (år 9)	0,23	0,56	0,96	(-1,14)	0,83	(0,44)	0,43	(0,67)	-0,40	(0,72)	-0,77	(1,51)	0,15	(0,74)
Fenotypiska (r_p) korrelationer														
Skottskjutning (år 12)	1	1	-0,03	(0,05)	0,05	(0,04)	-0,04	(0,05)	0,26	(0,05)	-0,04	(0,04)	0,13	(0,04)
Höstavslutning (år 9-11)	-	-	1	1	0,16	(0,04)	0,98	(0,002)	-0,19	(0,04)	0,24	(0,04)	0,38	(0,03)
Syllepsis (år 9-11)	-	-	-	-	1	1	-0,02	(0,04)	-0,02	(0,04)	-0,04	(0,04)	0,003	(0,04)
Prolepsis (år 9-11)	-	-	-	-	-	-	1	1	-0,19	(0,04)	-0,19	(0,04)	-0,14	(0,04)
Förvedning (år 13)	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-0,19	(0,04)	-0,14	(0,04)
Dubbla grenvarv (år 9)	-0,07	0,04	0,11	(0,04)	0,01	(0,04)	0,11	(0,04)	-0,04	(0,04)	0,12	(0,04)	0,06	(0,08)

Notering: Medelfel är angivna inom parentes, Tydliga och intressanta korrelationer är fetmarkerade,

GENETISK VARIATION OCH ARVBARHET FÖR EGENSKAPER I PLANTSKOLA

Klonskogsbruksprojektet i södra Sverige

Fenologiska egenskaper vid ung ålder i plantskola framgår av Tabell 2. Arvbarheter (heritabiliteter) och additiv genetisk variations koefficient (CV_A) tillsammans med antal observationer och medelvärden för respektive egenskap framgår av Tabell 10 a och b.

Tabell 10a. Antal observationer (n_{genotyp} , familjevis; n_{ramet} , klonvis), aritmetiska medelvärden, additiv genetisk variationskoefficient (CV_A) och heritabilitet (h^2) familjevis för egenskaper mätta i sydsvenska plantskolor (Ekebo eller Kolleberga).

Familjedata (moderplantor)					
Försöksnummer i plantskolan	Egenskap	n_{genotyp}	Medel	CV_A (%)	h^2
S21F072A	Skottskj_4	5325	4,8	5,74	0,53 (0,04)
S21F082C	Skottskj_4	5863	5,5	5,5	0,47 (0,05)
S21F082E	Skottskj_4	5760	5,3	6,1	0,58 (0,04)
S21F092A	Skottskj_3	3367	4,3	5,3	0,46 (0,05)
	Forved_3	3339	8,1	5,2	0,33 (0,04)
	Prol_3	3367	0,6	5,16	0,26 (0,04)
S21F092B	Skottskj_3	589	4,2	2,7	0,63 (0,09)
	Forved_3	583	8,2	2,57	0,30 (0,08)
	Prol_3	589	0,6	2,32	0,19 (0,07)
S21F112A	Skottskj_3	4243	2,8	6,7	0,65 (0,03)
Summa/medel	Skottskj	25147	4,5	5,3	0,55 (0,05)
	Forved	3922	8,2	3,9	0,32 (0,06)
	Prol	3956	0,6	3,7	0,23 (0,06)
Klondata					
Försöksnummer i plantskolan	Egenskap	n_{ramet}	Medel	CV_A (%)	h^2
Stickningsomgång 1					
S21S092D	Skottskj_2	-	-	-	- -
S21S102D	Skottskj_2	38084	5,6	5,6	0,46 (0,04)
S21S102E	Skottskj_2	36806	5,0	6,0	0,58 (0,04)
S21S112D	Skottskj_2	-	-	-	- -
S21S112C	Skottskj_2	-	-	-	- -
S21S142A	Skottskj_2	-	-	-	- -
Stickningsomgång 2					
S21S102F	Skottskj_2	29354	5,7	5,9	0,47 (0,04)
S21S112B	Skottskj_2	20729	3,9	5,0	0,52 (0,05)
S21S122A	Skottskj_2	30128	5	5,5	0,38 (0,04)
S21S122B	Skottskj_2	16055	4,4	4,4	0,49 (0,06)
Summa/medel		171156	4,8	5,4	0,48 (0,05)

Notering: Medelfel till h^2 är angivna inom parantes.

Klontester i norra Sverige

Tillväxtrytmstudier utfördes i plantskolemiljö under åren 1985–1986 på avkommor från plusträd samt på avkommor från kontrollerade korsningar mellan plusträdskloner under åren 1986–1987.

I 1985 års såddprojekt ingick avkommor från 845 av 1983 års plusträdsurval. Urvalet har gjordes i 80 bestånd som representerande breddgradsintervallet ca 61,5 – 67°N. I såddprojektet ingår även avkommor från 32 stycken av 1981 års plusträd. Heritabiliteter beräknades sedan för samtliga egenskaper vilka mättes i tillväxtrytmstudierna (Tabell 10b).

Tabell 10b. Heritabiliteter reproducerat från Avelsvärdesrapport nr. 53 för S23F852G (Westin m.fl. 1998a), nr. 54 för S23F862C (Westin m.fl. 1998c) och nr. 55 för S23F862D (Westin m.fl. 1998b).

Försöksnummer i plantskolan		S23F852G	S23F862C	S23F862D
Egenskap		h ²	h ²	h ²
Skottskj_2	SKOTT NSC	0,58	0,30	0,34
Forved_1	GCM1	0,72	0,46	0,73
Forved_2	GCM2	0,79	0,40	0,40
Hjd_1	HÖJD1	0,64	0,43	0,44
Hjd_2	HÖJD2	0,65	0,23	0,29
	KNOPP1 NSC	-	0,36	0,42
Knopp_2	KNOPP2 NSC	0,56	0,26	0,34
Fri_tillv_2	FRITILLV	0,46	0,07	0,07
Prol_2	PROLEP NSC	0,23	0,14	0,12
-	DIAM1	-	0,31	-
-	DIAM2	-	0,28	0,22
-	LPROLEP	0,16	0,14	0,11
-	GRONING NSC	-	-	0,17

GENETISK VARIATION OCH ARVBARHET FÖR EGENSKAPER MÄTTA I FÄLT

Mätta egenskaper från klonskogsbruksprojektet sammanfattas enligt Tabell 11.

Tabell 11. Antal genotyper (n), aritmetiska medelvärden, additiv genetisk variationskoefficient (CV_A) och heritabilitet (h^2) genotypvis för utvalda egenskaper i utvalda klonförsök som ingår i klonskogsbruksprojektet.

Försök	Egenskap	n	Medel	CV_A (%)	h^2 (medelfel)
S21S812B2	Adj_Hjd_11	1617	22,18	6,21	0,17 (0,02)
	Adj_Skottskj_5	1656	2,61	10,5	0,71 (0,02)
	Adj_Sfrost_11	1621	2,07	7,22	0,23 (0,03)
	Sprant_11	1162	0,03	1,63	0,03 (0,02)
S21S812B4	Hjd_11	1567	51,69	5,94	0,17 (0,03)
	Skottskj_5	1572	3,92	10,6	0,77 (0,02)
	Sprant_11	1533	0,18	3,96	0,09 (0,02)
S21S812C3	Adj_Hjd_11	2347	25,29	10,8	0,22 (0,02)
	Adj_Skottskj_5	2366	2,78	12,1	0,82 (0,01)
	Adj_Sfrost_6	2364	0,11	4,59	0,07 (0,02)
	Adj_Sfrost_11	2350	1,38	10,3	0,32 (0,02)
	Adj_Sprant_11	2077	0,18	8,73	0,27 (0,02)
S21S812C4	Adj_Hjd_11	2435	53,07	8,25	0,21 (0,02)
	Skottskj_5	2461	4,39	11,5	0,64 (0,02)
	Sprant_11	2421	0,1	3,48	0,05 (0,01)
S21S8521007	Adj_Hjd_7	1504	11,39	4,13	0,09 (0,02)
	Adj_Skottskj_6	1512	3,14	9,72	0,68 (0,02)
	Sfrost_6	1512	0,008	5,74	0,16 (0,02)
S21S8521009	Adj_Hjd_7	1677	26,34	6,54	0,18 (0,02)
	Adj_Skottskj_6	1593	3,06	10,86	0,87 (0,01)
	Sprant_7	1677	0,15	3,75	0,07 (0,02)

KORRELATIONER MELLAN EGENSKAPER MÄTTA PÅ UNGA PLANTOR RESPEKTIVE PÅ ÄLDRE TRÄD

Skottskjutning mätt vid olika åldrar

Korrelationen mellan utvalda genotyper i plantskola och klonförsök (se Tabell 4) var hög. Vid genotyp-genotyp jämförelser var korrelationen 0,53 (+-0,05) och för familj-familj 0,78 (+-0,11), Tabell 12.

Tabell 12. Genotypvis eller familjevis korrelation för skottskjutning mellan utvalda genotyper i plantskola och fältförsök för det sydsvenska klonskogsbruksmaterialet. Korr= additiv genetisk korrelation, t-värde= signifikansvärde, Stderr=medelfel. Ålder= Vegetativ cykel 2 eller 3 samt ålder på planta.

Material			Genotyp			Familj		
Plantskola	Försök	Ålder	Korr	Stderr	T-värde	Korr	Stderr	t-värde
Urval78	S21S812B2	VC2_4	0,46	0,05	8,7	0,86	0,07	12,3
-"-	S21S812B4	VC2_4	0,44	0,05	8,1	0,80	0,09	8,88
-"-	S21S812C3	VC2_4	0,54	0,04	13,0	0,75	0,11	6,72
-"-	S21S812C4	VC2_4	0,44	0,05	9,1	0,61	0,16	3,86
-"-	S21S812B2	VC3_2	0,51	0,05	10,4	0,83	0,08	10,45
-"-	S21S812C3	VC3_2	0,72	0,03	25,2	0,80	0,09	8,57
-"-	S21S812B4	VC3_2	-	-	-	0,89	0,06	15,24
-"-	S21S812C4	VC3_2	-	-	-	0,83	0,08	9,93
Urval82	S21S8521007	VC1_2	0,58	0,04	13,1	0,29*	0,34*	0,86*
-"-	S21S8521009	VC1_2	-	-	-	0,65	0,25	2,61
Genomsnitt			0,53	0,05	12,5	0,78	0,11	8,7

* ej signifikant $\alpha = 0,05$, ej inkluderad i genomsnitt.

I Tabell 13 sammanställs korrelationer i det norrländska materialet mellan treåriga plantor i plantskola med plantor i häckarkiv (14–15 åriga) och 12-åriga plantor i fältförsök. Korrelationen mellan plantskola och häckarkiv samt fältförsök var medelmåttig, 0,45 respektive 0,46 för genotyp-genotyp korrelationer och något högre för familj-familj korrelationer, 0,67 respektive 0,51.

Tabell 13. Korrelationer mellan skottskjutning i plantskola vs. skottskjutning i häckarkiv och försök samt förvedning i försök vid olika odlingsförhållanden och tidshorisonter för det norrländska materialet. Korr=additiv genetisk korrelation, t-värde= signifikansvärde, Stderr=medelfel. Genotyp =genotypvis korrelation, Familj =familjevis korrelation.

Lokal	Egenskap	Nivå	Lokal					
			Häckarkiv Skottskj_14-15			Försök Klippen Adj_Skottskj_12		
			Korr	Stderr	t-värde	Korr	Stderr	t-värde
Plantskola	Skottskj_2	Genotyp	0,45	0,04	11,58	0,46	0,10	4,6
		Familj	0,67	0,04	15,35	0,51	0,08	6,82
Häckarkiv	Skottskj_14/15	Genotyp	-	-	-	0,62	0,09	6,8
		Familj	-	-	-	0,73	0,08	8,84

Som komplement till korrelationerna mellan plantskola och fältförsök genomfördes även korrelationer mellan olika moderplantor/sticklingsomgångar i plantskola som inmättes under 2012 till 2014 (Tabell 14a,b). Den genomsnittliga genetiska familj-familj korrelationen för skottskjutning var hög (0,96) med ett högt t-värde och lågt medelfel (Tabell 14a), genotyp-genotyp korrelationen var något lägre (0,85) (Tabell 14b).

Tabell 14a. Familj-familj korrelationer för skottskjutning i sydsvenska plantskolor (Ekebo och Kolleberga). Moderplantor vs sticklingar i samtliga fall förutom Fornr. S21S102E mot S21S112B där det är korrelationen mellan olika sticklingsomgångar. n avser antal ingående helsyskonfamiljer. S=Stickningsomgång X från moder-planta X, O=stickningsomgång. Fornr= Förokningsnummer i plantskolan. Korr= additiv genetisk korrelation, t-värde= signifikansvärde, Stderr=medelfel.

Familj (moderplantor)			Klon (sticklingar 2 år)							
Fornr.	Försök	Ålder	Fornr. SO1	Korr	t-värde	Stderr	Fornr. SO2	Korr	t-värde	Stderr
S21F072A	67	4	S21S092D	-	-	-	S21S102F	0,92	37,41	0,02
S21F082C	67	4	S21S102D	0,98	134,4	0,01	-	-	-	-
S21F082E	81	4	S21S102E	0,97	136,4	0,01	S21S112B	0,96	74,35	0,01
			"-				"-	0,98	132,0	0,01
S21F092A	61	3	S21S112D	-	-	-	S21S122A	0,94	45,47	0,02
S21F092B	43	3	S21S112C	-	-	-	S21S122B	0,94	44,84	0,02
Totalt	328			0,98	135,4	0,01		0,94	50,59	0,02

Tabell 14b. Genotyp-genotyp korrelationer för skottskjutning i Ekebo plantskola. Korrelationer mellan Moderplantor vs sticklingar. n = antal genotyper från helsyskonkorsningar. Korr= additiv genetisk korrelation, t-värde= signifikansvärde, Stderr=medelfel.

Familj (moderplantor)			Klon (sticklingar 2 år)			
Fornr.	n	Ålder	Fornr. SO2	Korr	t-värde	Stderr
S21F072A	2615	4	S21S102F	0,88	30,07	0,03
S21F092A	2417	3	S21S122A	0,87	33,20	0,03
S21F092B	1367	3	S21S122B	0,81	11,59	0,07
Totalt	6399			0,85	11,59	0,04

Förvedning mätt vid olika åldrar

Familjekorrelationer mellan förvedningsgrad av plantor odlade ett eller två år i plantsängarna i Sävar plantskola och samma genotyper i fältförsök Klippen redovisas i Tabell 15. Högst positiv korrelation (0,44) fanns mellan förvedningsgrad år ett och förvedningsgrad år 13 i fält. Båda korrelationerna visade på relativt små medelfel (0,09) och var båda statistiskt signifikanta (t-värde > 2).

Tabell 15. Familj-familj korrelation mellan egenskaperna Forved_1 och Forved_2 för plusträdsfamiljer valda ur förokningsnummer S23F852G i Sävar plantskola och Adj_Forved_13 för motsvarande familjer i fältförsök Klippen. Korr=additiv genetisk korrelation, t-värde=signifikansvärde, Stderr=medelfel.

Fornr. S23F852G	Klippen	Korr	Stderr	t-värde
Forved_1	Adj_Forved_13	0,44	0,094	5,13
Forved_2	Adj_Forved_13	0,40	0,088	4,21

Skottfenologi-egenskaper vid olika åldrar

Inom klonskogsbruksprojektet undersöktes korrelationer mellan skottfenologi-egenskaper som skottskjutning, förvedning, knoppsättning och förekomst av proleptis/sylleptis registrerade i plantskolemiljö med egenskaper som skottskjutning och skador registrerade i fält. För norra Sverige undersöktes korrelationer mellan egenskaperna skottskjutning, förvedning, knoppsättning och förekomst av proleptis och sylleptis registrerade i plantskolemiljö samt med de i fält registrerade egenskaperna skottskjutning, proleptis, sylleptis och förvedning.

SKOTTSKJUTNING I PLANTSKOLA OCH FÖRVEDNING I FÄLT

Korrelationer i norra Sverige mellan två-åriga plantor i plantskola med plantor i häckarkiv (14–15 åriga) och 12-åriga plantor i fältförsök redovisas i Tabell 16. Korrelationen mellan plantskola och häckarkiv samt fältförsök var medelmåttig, 0,38 respektive 0,49 för genotyp-genotyp korrelationer och något högre för familj-familj korrelationer, 0,44 (+0,09) respektive 0,65.

Tabell 16. Korrelationer mellan skottskjutning i plantskola respektive i häckarkiv och förvedning i fält för det norrländska materialet. Korr=additiv genetisk korrelation, t-värde=signifikansvärde, Stderr=medelfel. Genotyp=genotypvis korrelation, Familj=familjevis korrelation.

Lokal	Egenskap_ålder	Nivå	Försök Klippen Adj_Forved_13		
			Korr	Stderr	t-värde
Plantskola	Skottskj_2	Genotyp	0,38	0,11	3,31
		Familj	0,44	0,09	4,93
Häckarkiv	Skottskj_14/15	Genotyp	0,49	0,11	4,45
		Familj	0,65	0,11	6,16

Inom klonskogsbruksprojektet beräknades korrelationer mellan förvedningen i plantskola och sprötkvistförekomsten i fält för utvalda genotyper. För urvalet 1978 fanns tillräckligt med data för att kunna genomföra familj-familj korrelationer mellan förvedning vid två års ålder i plantskola och sprötkvistförekomst vid 11 år i fält (Tabell 17). Den genomsnittliga korrelationen låg på 0,49 men hade ett stort medelfel (0,34) och tre av fyra modeller var inte signifikanta ($\alpha = 0,05$). För genotyp-genotyp korrelationer konverterade inte ASREML-modellen.

Tabell 17. Familj-familj korrelation mellan egenskaperna "förvedning år 2" och "sprötkvist år 11", för familjer utvalda i plantskola under klonskogsbruksprojektet och motsvarande familjer i fältförsök. Korr=additiv genetisk korrelation, t-värde=signifikansvärde, Stderr=medelfel.

Material		Familj		
Plantskola	Försök	Korr	Stderr	t-värde
Urval78	S21S812B2	0,55	0,52	1,06
-"	S21S812B4	0,66	0,26	2,53*
-"	S21S812C3	0,33	0,27	1,22
-"	S21S812C4	0,42	0,31	1,36
Genomsnitt		0,49	0,34	1,54

*signifikant 5% nivå.

Inom klonskogsbruksprojektet beräknades korrelationen mellan skottskjutning i plantskolan med sprötkvistförekomst i klonförsöken. Korrelationer mellan skottskjutning och sprötkvistförekomst beräknades för utvalda genotyper i klonskogsbruksprojektet 1978 och 1982 (Tabell 18). Korrelationen var generellt positiv (0,64) men var i många fall inte signifikanta och negativa. Den genomsnittliga korrelationen låg på 0,64 men hade ett stort medelfel (0,25) och fem av nio modeller var inte signifikanta på 5 procent nivån. För genotyp-genotyp korrelationer konverterade inte ASREML-modellen.

Tabell 18. Familj-familj korrelation mellan egenskaperna "skottskjutning" och "sprötkvist år 7 och 11", för familjer utvalda i plantskola under klonskogsbruksprojektet och motsvarande familjer i fältförsök. Korr=additiv genetisk korrelation, t-värde=signifikansvärde, Stderr=medelfel.

Material				Familj		
Plantskola	Försök			Korr	Stderr	t-värde
Urval78	S21S812B2	SkottskjVC2_4	Sprant_11	0,46	0,8	0,59
-"	S21S812B4	-"	-"	-0,08	-0,4	0,19
-"	S21S812C3	-"	-"	0,64	0,2	3,22*
-"	S21S812C4	-"	-"	0,57	0,3	2,07*
-"	S21S812B2	SkottskjVC3_2	-"	-0,85	-0,6	1,35
-"	S21S812C3	-"	-"	0,24	0,4	0,55
-"	S21S812B4	-"	-"	0,79	0,2	5,01*
-"	S21S812C4	-"	-"	0,59	0,3	2,28*
Urval82	S21S8521009	Skottskj_2	Sprant_7	0,68	0,4	1,58
Totalt**				0,64	0,25	3,14

*Signifikant på 5% - nivån.

**Baseras endast på signifikanta korrelationer.

Diskussion

BRISTER I STUDIEN, MATERIALVAL

Resultaten i studien baseras dels på nya data som insamlats i såväl plantskolemiljö som i fältförsök inom ramen för projektet och dels på äldre data som sedan tidigare insamlats i plantskolemiljö och i fältförsök. Speciellt i Skogforsks plantskola i Ekebo har en stor mängd nya data analyserats inom projektet. Utvärderingen begränsas av tillgången på data från fältförsök och framförallt på material där data finns insamlade på samma genetiska material som unga plantor och som äldre träd i fältförsök. Detta innebär att det ännu fattas värdefull information för en mer fullständig analys. Eftersom fenologiegenskaper samlats in kontinuerligt i Ekebo på material i förädlingspopulationerna kommer det att i framtiden möjliggöra bättre skattningar av korrelationer mellan data insamlade i plantskola och i fältförsök. För att möjliggöra en analys av genetiska kopplingar mellan plantskolemätningar och fältmätningar av skottfenologi i södra Sverige sammanställdes befintliga plantskolestudier och fältförsök där fenologiegenskaper sedan tidigare studerats. Förutom detta "historiska" material har i fält skottfenologin studerats i enbart två försök, ett i norra Sverige och ett i södra Sverige, utan någon genetisk koppling dem emellan. Sammantaget innebär detta att resultaten som helhet begränsas av tillgången på material och att tolkningar av resultaten enbart med försiktighet kan generaliseras till andra områden och till andra genetiska material. Resultaten bör ses som rekommendationer över vilka specifika fenologiegenskaper som bär på genetisk information och vilka egenskaper de kopplar mot, vilken specifik säsongsmässig utvecklingsfas de kan kopplas till och när egenskaperna är lämpliga att mätas.

TEMPERATURKLIMATET I FÄLTFÖRSÖKEN

Temperatur och nederbördsförhållandena under studien var under vegetationsperioden i stort sett normala för respektive försök. Vintern 2013–14 var dock osedvanligt mild i båda försöken, speciellt i försök Klippen. Endast en period på 2–3 veckor uppmättes med "normalt" vinterväder (Figur 4a,b). Den registrerade temperatursumman i respektive försök vid tidpunkten för skottskjutning, förvedning samt vid provtagningen inför frystesterna finns redovisade (Tabell 7a,b). Baserat på skottskjutningsklassificeringen (Skottskj_7, Skottskj_12) i försök Rössjöholm respektive Klippen inträffade skottskjutningen vid knappt 300 respektive 130 dag-grader ($> +5^{\circ}\text{C}$, räknat från 1/1). Något högre medelvärden för skottskjutningen kan observeras i Klippen vilket innebär att skottskjutningen kommit lite längre där än i försök Rössjöholm vid inventeringen. Under försommar, sommar och höst var temperaturförhållandena för tillväxt och tillväxtavslutning relativt normala. Det är anmärkningsvärt att så få dag-grader behövdes för att skottskjutningen ska komma igång i Klippen. Skottskjutningstidpunkten har i andra studier påverkats av längden av föregående perioder av kyla, så kallad "chilling". I den här undersökningen bör kylbehovet vara väl uppfyllt vilket kan ha påverkat förloppet snabbhet. Ett uppfyllt kylbehov är antagligen inte den enda faktorn. I Rössjöholm uppmättes milda perioder även under vinterperioden och en betydligt högre temperatursumma uppnåddes än i Klippen. Resultaten antyder att inte enbart lufttemperatur är viktig för skottskjutningen utan även andra faktorer, till exempel dag/natt förhållandet eller någon form av inre klocka som reglerar skottskjutningen. Andra studier har pekat på betydelsen av dag/nattlängd, förutom temperaturen, för skottskjutningstidpunkten. Partanen m.fl. (1998) föreslog att liten eller ingen ontogenetisk utveckling mot knopp-sprickning äger rum under milda perioder före vintersolståndet. Det har även framförts

att risken att globala klimatförändringar, och därmed tidigare vårar, inte nödvändigtvis ökar risken för skador till följd av vårfröst på tall och gran i den boreala zonen (Beuker m.fl. 1998). Sammantaget antyder resultaten att inte bara lufttemperaturen är viktig för skottskjutning men också att det saknas kunskap om hur tillväxtstarten regleras för barrträd.

FRYSTEST (EL-TEST) AV KNOPPAR I FENOLOGIFÖRSÖKEN

Enligt resultaten från EL-studien i Rössjöholm var familjer med normal höstavslutning också de mest senskjutande familjerna på våren och hade den lägsta förvedningsgraden och de mest hårdiga knopparna i slutet av oktober (Figur 4, Tabell 7a,b). Tillväxten, mätt dels som årlig tillväxtökning och totalhöjd, var också minst för dessa familjer (Tabell 7c). Gruppen med familjer med normalt växtsätt uppvisade sålunda samma mönster i förvedning som i skottskjutning det vill säga både senare skotttillväxt och senare förvedning än övriga grupper. Med stöd av relativa skadevärden från oktober förefaller de vara mindre skadade än de andra grupperna. Resultaten antyder att tillväxten i knopparna för den normala gruppen vid tidpunkten för frystest (14:e oktober) var avslutad. De sylleptiska respektive sdbst_sprant (dubbelstam+sprötkvist) grupperna hade den tidigaste skottskjutningen och högst andel förvedade årsskott men också de mest skadade knopparna. Speciellt gruppen sdbst_sprant (dubbelstam + sprötkvist) var mycket skadad. Även proleptiska familjerna hade tidigare skottskjutning än normala familjer, högre förvedningsgrad, men inte mindre hårdiga knoppar.

I den motsvarande EL-studien i Klippen fanns ingen nämnbar skillnad mellan familjer med olika växtsätt i skottskjutningstidpunkt vid 12 års ålder. Förekomsten av proleptis eller sylleptis i försöket var låg, vilket påverkar säkerheten. Speciellt gruppen sylleptis är osäker efter som antal träd med sylleptiska skott var liten i försöket. Familjer som uppvisade normal höstavslutning var, i förhållande till andra grupper, inte avvikande i skottskjutningstidpunkt, mer förvedade och tenderade att ha mer hårdiga knoppar i september. Familjer med normal höstavslutning hade som unga plantor i Sävar plantskola senare skottskjutning och tenderade att ha mindre proleptis än övriga grupper. Ingen grupp som representerade familjer med extremt mycket sprötkvist och dubbelstammar kunde väljas ut i försöket, någon jämförelse med Rössjöholm kunde därför inte göras.

Det finns således likheter mellan det sydliga och nordliga försöket i flera egenskaper, till exempel skottskjutning, proleptis, knopphårdighet, även om den mindre förekomsten av sensommarskott i Klippen och små skillnader efter frysning minskar signifikansen och ökar osäkerheten. Förutom materialskillnader mellan försöken kan skillnaderna också förklaras av skillnader i bördighet. Berlin m.fl. (2012) har visat att gödsling medför ökad andel sensommarskott samt både ökad heritabilitet och genetisk varians. Vidare konstaterades att gödsling ökade frekvensen proleptis i försöket men ett lågt genotyp-miljösamspel (GxE) innebar att det i huvudsak var kloner som uppvisade proleptis även i kontrollmiljön som påverkades av gödslingen. Även en skotsk undersökning på Sitkagran har visat att en ökad tillgång på kväve ger ökar andel sensommarskott (Millard & Proe 1992).

Denna förhållandevis lilla studie antyder att familjer som tillhör grupper med mycket sensommarskott, jämfört med den normala gruppen, har en tidigare tillväxtstart, senare tillväxtavslutning och större höjdtillväxt. I andra studier har positiva korrelationer mellan tidig knoppsprickning och med både hög förekomst av sensommarskott och hög skadefrekvens observerats (Hannerz m.fl. 1999). Resultaten indikerar att individurval i

förädlingspopulationerna baserad på enbart höjd kan innebära en ökad frekvens sensommarskott. En positiv genetisk korrelation har i andra studier observerats mellan god tillväxt och låg frekvens av sprötkvistar och dubbelstammar (Sonesson & Hannerz 2002), vilket innebär att det är möjligt att göra urval för tillväxt och samtidigt minska risken för skador.

GENETISK VARIATION OCH ARVBARHET FÖR EGENSKAPER I PLANTSKOLA

Resultaten för fenologi-relaterade egenskaper mätta i plantskola visar i många fall att arvbarheterna (h^2) ligger på en hög eller mycket hög nivå, till exempel skottskjutning (Tabell 10a,b). Skottskjutning registrerades i Ekebo vid 3–4 års ålder på över 25 000 moderplantor med en genomsnittlig heritabilitet på 0,55. Egenskaper som förvedning (år 3) respektive prolepsis ligger på en lägre arvbarhetsnivå och uppvisar mindre genetisk variation. I Sävar har förutom skottskjutning också egenskapen förvedning under första året en hög arvbarhetsnivå och en betydande additiv genetisk variationskoefficient (CV_A) vilket indikerar goda möjligheter till urval (data inte visat). I Ekebo har skottskjutning registrerats både på moderplantor och sticklingar (kloner) medan förvedning och höst-avslutningen endast registrerats för ett urval av moderplantor. Överlag ligger arvbarheten för familjer på en högre nivå än för kloner vilket pekar på en större precision för mätningar av moderplantor jämfört med mätningar på sticklingar. Den genetiska familj-familj korrelationen mellan skottskjutning för moderplantor och olika sticklingsomgångar samt sticklingsomgång 1 vs 2 var i genomsnitt väldigt hög (0,96+-0,02) (Tabell 14a) medan den genetiska korrelationen mellan genotyp-genotyp och år var ca 10 enheter lägre (Tabell 14b). En slutsats är att registrering av skottskjutningsklass på enskilda moderplantor är en enkel metod med hög arvbarhet om den utförs i plantskolan och vid en tidpunkt då skillnaderna i skottskjutning mellan familjer är som störst. Säkerheten vid skattning av skottskjutning i fält ökar dessutom om man använder familjevisa genetiska korrelationer än genotypvisa.

GENETISK VARIATION OCH ARVBARHET FÖR EGENSKAPER I FÄLTFÖRSÖK

Resultaten för fenologi-relaterade egenskaper mätta i fältförsök visar att arvbarheten (heritabiliteten) ligger på en hög nivå, speciellt för skottskjutning (Tabell 8a,b). Heritabiliteten för tillväxtegenskaper såsom höjd och höjdtillväxt var tillräckligt höga i båda fenologiförsöken för att anses som normala. I jämförelse med andra försök ligger heritabiliteten för höjd i ungefär samma intervall, det vill säga mellan 0,10-0,40. Fenologiegen-skaper höstavslutning (HAVS) har en betydande arvbarhet speciellt i Rössjöholm vilket antyder att det finns en betydande variation i hur väl olika familjer svarar på gynnsamma förhållanden under vår/försommar, eftersom det är under den perioden som anlagen för prolepsis/syllepsis bildas. Den additiva genetiska variationskoefficienten (CV_A) är hög för många av fenologiegenenskaperna (Tabell 8a, b), speciellt i Rössjöholm, vilket indikerar att selektiva urval med god precision är möjliga. Noterbart är att egenskaper som sprötkvist-förekomst och dubbelstam (Sprant, Sdbst) uppvisade låga arvbarheter och relativt låg genetisk variation. Resultaten var inte förväntade med ledning av resultaten i EL-studien där knoppar från sprötkvist-familjer var mindre hårdiga och därför bedömdes som mer aktiva under hösten. De förväntas vara mer känsliga för låga temperaturer under den perioden. Resultaten från fältförsöken tyder därför på att skador som dubbeltopp och sprötkvist antagligen har fler eller andra underliggande orsaker än knoppar som inte är

vila. Att knopparna avslutar tillväxten sent under hösten är i de här försöken är bara en av flera möjliga orsaker till skador och troligtvis av mindre betydelse än andra orsaker. I plantskolemiljö har till exempel flertoppighet konstateras till följd av angrepp av ängsskinnbagge (*Lygus rugulipennis* Popp.) (Kohmann 2006). Denna skada kan hålla på ett antal år i fält men sedan avta. Försöken i studien är så pass gamla att ängsskinnbagge inte kan vara orsaken till sprötkvistar i fält då vi plantskolan inte registrerat någon skada av ängsskinnbagge.

KORRELATIONER MELLAN EGENSKAPER MÄTTA INOM ETT FÄLTFÖRSÖK

Baserat på de additiva genetiska r_a respektive fenotypiska korrelationerna r_p mellan egenskaper förefaller många egenskaper vara genetiskt korrelerade med varandra (Tabell 9a,b). Till exempel var korrelationen mellan skottskjutning och förvedning mycket hög, speciellt i försök Rössjöholm men även i Klippen, vilket tyder på att det är samma underliggande egenskap som mäts men precisionen är lägre för förvedning än för skottskjutning. Resultaten i Klippen är mycket osäkra vad gäller sensommarskott då antalet träd med till exempel proleptis är betydligt färre än i Rössjöholm. Olika sätt att bedöma skotttillväxtens avslutning (höstavslutning, proleptis, sylleptis) är starkt korrelerade med varandra, speciellt i försök Rössjöholm men även i Klippen, vilket tyder på att det är samma underliggande egenskap som mäts. Höstavslutning är dessutom korrelerad med höjd år 6 (Rössjöholm) respektive höjd år 11 (Klippen) vilket tyder på att förädlingsurval inriktade på tillväxt kan leda till ökad frekvens med sådant tillväxtmönster. I tidigare studier har ökad tillväxt inte lett till ökad frekvens av dubbelstammar eller sprötkvist (Sonesson & Hannerz 2002).

Korrelationen mellan skottskjutning och höjdtillväxt, alltså inte totalhöjd, var hög och negativ i försök Rössjöholm vilket tyder på att urval för tidig skottskjutning skulle kunna innebära sämre höjdtillväxt. Resultatet är osäkert då totalhöjden, till skillnad från höjdtillväxt, inte var negativt korrelerad med skottskjutning. Skador som sprötkvist och dubbelstam är båda starkt genetiskt korrelerade med tidig skottskjutning respektive mycket sensommarskott (proleptis/sylleptis). Resultaten kan tolkas som att sprötkvist/dubbelstam är förknippade med tidig skottskjutning. I andra undersökningar på Douglasgran har ett ofördelaktigt genetiskt samband tidigare påvisats mellan dubbeltopps- och sprötkvistfrekvens och tidig höjdtillväxt (Adams & Bastien 1994). Även på sydstatstall har låga till måttliga ogynnsamma genetiska korrelationer observerats mellan tillväxt och grendefekter (0,12–0,45), vilket antyder att selektion med avseende på någon av egenskaperna kommer att negativt påverka den genetiska responsen för den andra (Xiong m.fl. 2010). Sensommarskott har konstaterats vara vanligare på gran med icke-svenska föräldrar än för kontinentgran, men var däremot inte korrelerad med skottskjutning (Eidmann & Eriksson 1978).

Heritabiliteten för höstavslutning är relativt hög medan den för sprötkvistantal är extremt låg (0,02). Tillsammans är det en indikation på att den genetiska korrelationen mellan höstavslutning och Sprant inte är att lita på. Då korrelationen förefaller vara så hög som 0,9 borde rimligen heritabiliteten för sprötkvist och dubbelstam vara minst 0,1–0,3. Orsaken till detta kan vara någon bias i data på grund av slumpmässigt fördelaktiga träd. Höstavslutning, det vill säga proleptis och sylleptis, är fysiologiskt relaterad till klimatförhållanden under vår/försommar. Det förefaller därför troligt att egenskaper som är relaterade till tillväxtstart (skottskjutning, förvedning och proleptis/sylleptis) är

korrelerade med skador som sprötkvist och dubbelstam. I andra undersökningar har en hög additiv genetisk korrelation mellan tidpunkt för skottskjutning och sensommarskott observerats och att tidigt skjutande familjer har högre andel proleptis/sylleptis (Personlig kommentar, Tore Skrøppa, Norsk Institutt for bioøkonomi, 2015). I undersökningar på Douglasgran fanns för grendefekter ett starkt positivt samband med frekvensen av en 2:a knoppsprickning (proleptis), en egenskap som i sin tur var positivt och måttligt korrelerad med både diameter (DBH, 0,32) och tidig knoppsprickning (0,39 (Schermann m.fl. 1997). Individheritabiliteterna var låga (0,06), medan familjeheritabiliteterna var måttliga till höga. Andra resultat tyder på att grenigheten för sydstatstall delvis står under genetisk kontroll på familjenivån men den på individnivån mestadels bestäms av miljön (Xiong m.fl. 2010). En måttlig signifikant positivt genetiskt samband mellan flerstammighet och sprötkvist indikerar att båda egenskaperna delvis kontrolleras av samma gener och kan förbättras samtidigt (Xiong m.fl. 2014).

En slutsats är att egenskaper som är relaterade till tidig tillväxtstart förefaller vara korrelerade med förekomst av sprötkvist och dubbelstam. Genom skottskjutningsinventeringar kan tillväxtstarten bedömas bra förutsatt att de görs vid rätt tid. Skottskjutning och förvedning är så pass starkt korrelerade att till exempel förvedningsmätningar kan övervägas om en skottskjutningsinventering inte är möjlig att genomföra. Detta eftersom tidsspannet vid förvedningsmätningar är större än vid skottskjutningsinventeringar och förvedningen sker under en annan del av året. Resultaten tyder också på att i förädlingspopulationerna bör vara möjligt att välja familjer med hög förutbestämd tillväxt och låg andel sensommarskott, vilket överensstämmer med lettiska försök (Jansons m.fl. 2011).

KORRELATIONER MELLAN EGENSKAPER MÄTTA PÅ UNGA PLANTOR RESPEKTIVE PÅ ÄLDRE TRÄD

För olika polygena egenskaper bör arvbarheterna vara likvärdiga om de påverkas av samma underliggande genplatser (loci) (White m.fl. 2007). I studien var arvbarheten för egenskapen skottskjutning i plantskolemiljö jämförbara med egenskapen skottskjutning i fält. För förökningen S23F852G i Sävar var heritabiliteten 0,58 (Tabell 10b) vilket kan jämföras med 0,51 (Tabell 8b) i Klippen. Den familjevisa heritabiliteten för samtliga förökningar i Ekebos plantskola var 0,55 (Tabell 10a) och 0,75 för de sex korrelerade klonförsöken (Tabell 11).

För egenskapen skottskjutning var korrelationen mellan i plantskola respektive i fältförsök överlag hög. I Ekebo plantskola var genotyp-genotyp korrelationen 0,52 (+0,05) och för familj-familj korrelationen 0,78 (+0,11) (Tabell 11a). I Sävar var korrelationen mellan plantskola och 14–15 åriga häckarkiv samt 12-åriga plantor i fältförsök också hög. Korrelationen mellan plantskola och fält var 0,46 (+0,10) för individuella genotyper och mellan familjer något högre 0,51 (+0,08).

Den genetiska korrelationen mellan skottskjutning observerad på moderplantor och sticklingar i plantskola var högre än mellan skottskjutning observerad i plantskola och i fältförsök. Dock uppvisar data samma trend, familjevisa jämförelser är i båda fallen säkrare än genotypvisa (Tabell 14b).

Heritabiliteten för förvedning vid ett respektive två år i Sävar plantskola (0,72 respektive 0,79) var högre än förvedning i fältförsöket Klippen (0,41). Vid jämförelsen mellan olika egenskaper såsom förvedning och skottskjutning mot sprötkvist i fält bör heritabiliteterna vara tillräckligt höga för respektive egenskap. Ofördelaktiga slumpvisa korrelationer kan

annars uppstå. Sprötkvist i de sex klonförsöken (Tabell 11) hade en mycket låg heritabilitet (0,03-0,09) överlag. I ett av de sex försöken var heritabiliteten likvärdig med höjd (0,27) troligen som en effekt av frost.

Sammantaget innebär resultaten att för egenskapen skottskjutning kunde hypotesen verifieras, det vill säga skottfenologin vid ung ålder i plantskolan överensstämmer väl med skottfenologin i fält på äldre träd. Korrelationen var väldigt hög speciellt på familjenivå, vilket tyder på att skottskjutning med fördel kan registreras på familjenivå (moderplantor) i plantskolemiljö även om dessa inte planterats slumpmässigt i plantskolan. Det är därför rimligt att anta att det genom att mäta skottfenologi i plantskola är möjligt att med hög precision kan bestämma rangordningen i skottskjutningstidpunkt i fält. På klonnivå förefaller inte korrelationen vara lika hög och bör undvikas.

Slutsatser

Projektets syfte var att testa två följande hypoteser.

a) **Finns det en genetisk korrelation mellan skottfenologi och antal dubbeltoppar?**

Skador som dubbeltopp och sprötkvist förefaller vara genetiskt korrelerade med tidig tillväxtstart medan andra möjliga orsaker som till exempel sen tillväxtavslutning verkar ha relativt sett mindre betydelse. Tillväxtstarten är viktigare än avslutningen för andelen skador på toppskottet.

b) **Är skottfenologin vid ung ålder i plantskolemiljö genetisk korrelerad med skottfenologin i fält på äldre träd?**

Inventering av skottskjutning på familjenivå i plantskolemiljö har hög arvbarhet och hög ålderskorrelation med inventeringar utförda på äldre träd. På klonnivå är korrelationen med skottskjutning i fält inte lika hög och mätningar i plantskolemiljö bör därför undvikas om man vill ha ett säkert värde på enskilda kloner. Traditionell mätning av invintring som till exempel förvedning av årsskottet och knoppsättning är tveksamma ur tillväxtavslutnings-synpunkt då de är svagt genetisk korrelerade med skottfenologin i fält på äldre träd.

Referenser

- Adams, W. & Bastien, J.-C. 1994. Genetics of second flushing in a French population of coastal Douglas-fir. *Silvae genetika* 43, 345-352.
- Allen, G. S. & Owens, J. N. 1972. The life history of Douglas Fir. The life history of Douglas Fir.
- Apple, M. E., Lucash, M. S., Olszyk, D. M. & Tingey, D. T. 1998. Morphogenesis of Douglas fir buds is altered at elevated temperature but not at elevated CO₂. *Environmental and Experimental Botany* 40, 159-172.
- Barber, J. C. 1964. Inherent variation among slash pine progenies at the Ida Cason Callaway Foundation.
- Berlin, M., Jansson, G. & Högberg, K.-A. 2015. Genotype by environment interaction in the southern Swedish breeding population of *Picea abies* using new climatic indices. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 1-25.
- Berlin, M., Sonesson, J., Bergh, J. & Jansson, G. 2012. The effect of fertilization on genetic parameters in *Picea abies* clones in central Sweden and consequences for breeding and deployment. *Forest Ecology and Management* 270, 239-247.
- Beuker, E., Valtonen, E. & Repo, T. 1998. Seasonal variation in the frost hardiness of Scots pine and Norway spruce in old provenance experiments in Finland. *Forest Ecology and Management* 107, 87-98.
- Dutkowski, G. W., Silva, J. C. e., Gilmour, A. R. & Lopez, G. A. 2002. Spatial analysis methods for forest genetic trials. *Canadian Journal of Forest Research* 32, 2201-2214.
- Eidmann, H. & Eriksson, M. 1978. Differences in infestation with the spruce gall aphid *Sacchiphantes abietis* in a Norway spruce progeny trial. *Anzeiger für Schadlingskunde Pflanzenschutz Umweltschutz* 51, 177-183.
- Flint, H., Boyce, B. & Beattie, D. 1967. Index of injury-a useful expression of freezing injury to plant tissues as determined by the electrolytic method. *Canadian Journal of Plant Science* 47, 229-230.
- Gilmour, A. R., Gogel, B., Cullis, B. & Thompson, R. 2009. ASReml user guide release 3.0. VSN International Ltd, Hemel Hempstead, UK.
- Hallé, F. 1978. Architectural variation at the specific level in tropical trees. In "Tropical trees as living systems." (P. B. Tomlinson & M. H. Zimmermann, eds.), pp. 209-221. Cambridge Univ. Press.
- Hannerz, M. 1999. Early testing of growth rhythm in *Picea abies* for prediction of frost damage and growth in the field.
- Hannerz, M., Sonesson, J. & Ekberg, I. 1999. Genetic correlations between growth and growth rhythm observed in a short-term test and performance in long-term field trials of Norway Spruce. *Can. J. For. Res.* 29, 768-778
- Hannerz, M. & Langvall, O. 2000. Färre skador och högre tillväxt med senskjutande granar. Skogforsk Resultat.

- Högborg, K.-A., Hallingbäck, H. R., Säll, H., Johansson, M. & Jansson, G. 2013. The potential for the genetic improvement of sawn timber traits in *Picea abies*. Canadian Journal of Forest Research 44, 273-280.
- Högborg, K. & Dutkowski, G. 2010. Genetic Correlations Among Field Trials of Norway Spruce Clones Representing Different Propagation Cycles. Silvae Genetica 59, 182.
- Jansons, A., Rieksts-Riekstins, J. & Jansons, J. 2011. Factors influencing development of lammas growth of coniferous trees at the age of 4-6 years. Research note by aris. janson@silava.lv, L. S. f. R. I. "Silava".
- Kang, H., Ekberg, I., Eriksson, G. & Ununger, J. 1994. Second and third growth period responses of *Picea abies* families to first growth period photoperiodic, light intensity and temperature treatments.
- Karlsson, B. 2009. Revision av tidig tillväxt och skador för frökällor av gran med varierande ursprung och genetisk nivå.
- Kohmann, K. 2006. Multiple leaders caused by the tarnished plant bug (*Lygus rugulipennis*) in *Picea abies* seedlings. Scandinavian journal of forest research 21, 196-200.
- Krasowski, M. & Owens, J. 1990. Seasonal changes in the apical zonation and ultrastructure of coastal Douglas fir seedlings (*Pseudotsuga menziesii*). American Journal of Botany, 245-260.
- Krutzsch, P. 1975. Die Pflanzschulenergebnisse eines inventierenden Fichtenherkunftsversuches (*Picea abies* Karst und *Picea obovata* Ledeb). Rapporter och Uppsatser-Skogshögskolan.
- MacDonald, J. E. & Owens, J. N. 1993. Bud development in coastal Douglas-fir seedlings under controlled-environment conditions. Canadian Journal of Forest Research 23, 1203-1212.
- McRae, T., Apiolaza, L., Dutkowski, G., Kerr, R., Pilbeam, D., Powell, M. & Tier, B. 2003. TREEPLAN-A genetic evaluation system for forest trees.
- Millard, P. & Proe, M. F. 1992. Storage and internal cycling of nitrogen in relation to seasonal growth of Sitka spruce. Tree Physiology 10, 33-43.
- Owens, J. N., Molder, M. & Langer, H. 1977. Bud development in *Picea glauca*. I. Annual growth cycle of vegetative buds and shoot elongation as they relate to date and temperature sums. Canadian Journal of Botany 55, 2728-2745.
- Partanen, J., Koski, V. & Hanninen, H. 1998. Effects of photoperiod and temperature on the timing of bud burst in Norway spruce (*Picea abies*). Tree Physiology 18, 811-816.
- SAS 2012. SAS/STAT user's guide. (C. SAS Institute Inc., N.C., ed.). SAS_Institute_Inc.
- Schermann, N., Adams, W., Aitken, S. & Bastien, J.-C. 1997. Genetic parameters of stem form traits in a 9-year-old coastal douglas-fir progeny test in Washington. Silvae Genetica 46, 166-169.
- Segerstedt, R. 2010a. Dubbeltrubbel i skogen. In "Skogsland", Vol. 44.

- Segerstedt, R. 2010b. Många drabbas av dubbeltrubbel. In "Skogsland", Vol. 46.
- Skrøppa, T. 1991. Within-population variation in autumn frost hardiness and its relationships to bud-set and height growth in *Picea abies*. Scand. J. For. Res. 6, 353–363.
- Skrøppa, T. & Magnussen, S. 1993. Provenance variation in shoot growth components of Norway spruce. Silvae Genetica 42, 111-120.
- Sonesson, J. & Hannerz, M. 2002. Mellansvenska klonskogsbruksprojektet - slutrapport. Arbetsrapport 505, Skogforsk. 19 s.
- Späth, H. L. 1912. Der Johannistrieb: ein Beitrag zur Kenntnis der Periodizität und Jahresringbildung sommergrüner Holzgewächse. Paul Parey, Berlin.
- Stattin, E., Verhoef, N., Balk, P., van Wordragen, M. & Lindström, A. 2012. Development of a molecular test to determine the vitality status of Norway spruce (*Picea abies*) seedlings during frozen storage. New forests 43, 665-678.
- Sundblad, L.-G., Andersson, M., Geladi, P., Salomonson, A. & Sjöström, M. 2001. Fast, nondestructive measurement of frost hardiness in conifer seedlings by VIS+ NIR spectroscopy. Tree physiology 21, 751-757.
- Søgaard, G. K., H.; Granhus, A.; Fløistad, I-S.; Hanssen, K-H.; Steffenrem, A.; Skrøppa, T. 2010. Høstskudd hos gran kan være et økende fenomen.
- Ununger, J., Ekberg, I. & Kang, H. 1988. Genetic control and age-related changes of juvenile growth characters in *Picea abies*. Scandinavian Journal of Forest Research 3, 55-66.
- Westin, J., Bäckström, I., Hajek, J. & Rosvall, O. 1998a. Plusträd från 1981 respektive 1983 års plusträdsurval. Avelsvärden, Skogforsk. 37 s.
- Westin, J., Bäckström, I., Hajek, J. & Rosvall, O. 1998b. Plusträdskloner i nordsvenska granfröplantager, främst plantage 19 Björkebo. Avelsvärden, Skogforsk. 13 s.
- Westin, J., Bäckström, I., Hajek, J. & Rosvall, O. 1998c. Plusträdskloner i nordsvenska granfröplantager, främst plantagerna 13 Hissjö och 130 Domsjöänget. Avelsvärden, Skogforsk. 13 s.
- White, T. L., Adams, W. T. & Neale, D. B. 2007. Forest genetics. Cabi.
- Wu, R. & Hinckley, T. M. 2001. Phenotypic Plasticity of Syllaptic Branching: Genetic Design of Tree Architecture. Critical Reviews in Plant Sciences 20, 467-485.
- Wuhlisch, v. G. M., H.-J. 1986. Influence of age on sylleptic and proleptic free growth of Norway spruce seedlings*). Silva Genet. 35.
- Xiong, J. S., Isik, F., McKeand, S. E. & Whetten, R. W. 2010. Genetic variation of stem forking in loblolly pine. Forest Science 56, 429-436.
- Xiong, J. S., McKeand, S. E., Whetten, R. W. & Isik, F. T. 2014. Genetics of Stem Forking and Ramicorn Branches in a Cloned Loblolly Pine Family. Forest Science 60, 360-366.