

Mått på fröplantagers genetiska egenskaper

Översyn och riktlinjer för hur skogfröplantagers genetiska sammansättning bäst kan beskrivas under 21:a århundradet.

Henrik Hallingbäck, Curt Almqvist, Ulfstand Wennström, Torgny Persson, David Hall



Genetisk gallring av fröplantagen 626 Alvik år 2020 för att höja resistensen mot törskateangrepp hos förädlade tallplantor ämnade för Norrbottens inland. Bilden visar skedet där träd av de bortvalda klonerna just har fällts och inväntar bortforsling. Fotograf: Ulfstand Wennström.

Innehåll

Förord	4
Summary	5
Sammanfattning	8
Bakgrund	9
Syfte	10
Metoder	10
Teori	10
Genetisk vinst	11
Standardiserat ursprung	17
Genetisk diversitet	19
Diversitetsskattningar baserade på fröplantageinventeringar	27
Diversitetsskattningar baserade på genotypdata från fröplantageskördar	28
Resultat och diskussion	30
Stickprov av kloninventeringar för tall- och granfröplantager	30
Exempel: inventeringar vid stigande fröplantageålder	34
Exempel: störningar – skapade och ofrivilliga	37
Exempel: särplockning av fröplantage	41
Exempel: genetisk gallring	43
Släktskap mellan kloner i nyare fröplantager (TreO och FyrO)	46
Jämförelser mellan kloninventeringar och DNA-analyser av skördar	50
Tallfröplantager	51
Granfröplantager	55
Begränsningar med skördedata	58
Diskussion om standardiserat ursprung	58
Slutsatser och rekommendationer	62
Referenser	65
Bilaga 1. Kompletta inventeringsdata	68



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

Kvalitetsgranskning (Intern peer review) har genomförts 11 april 2023 av Thomas Kraft, programchef. Därefter har Magnus Thor, Forskningschef, granskat och godkänt publikationen för publicering den 25 maj 2023.

Redaktör: Anna Franck, anna@annafranck.se
©Skogforsk 2023 ISSN 1404-305X

Förord

Denna rapport utgör en metodbeskrivning av hur man på lämpligt sätt tar fram nyckeltal för genetiska egenskaper hos skogsfröplantager (även kallade fröodlingar). Rapporten beskriver även forskningsresultat som studerar stabiliteten för dessa nyckeltal över tid och med hänsyn taget till olika händelser som är sannolika under fröplantagens omloppstid. Därvidlag har forskning bedrivits baserad på inventeringsdata från fröplantager samt på jämförelser med ett vetenskapligt forskningsarbete utfört av två av rapportens medförfattare (Ulfstand Wennström och David Hall) samt även kollegor på Umeå Universitet (Alisa Heuchel, Wei Zhao, Jie Gao och Xiao-Ru Wang). Vid framtagande av denna arbetsrapport har diskussioner förts med Claes Ugglå som företrädare för Skogsstyrelsen.

Denna rapport är således tänkt som en metodbeskrivning lämplig för fröplantageägare, plantskolepersonal, myndighetspersoner inom Skogsstyrelsen samt även en bredare allmänhet. Sammanställnings- och syntesarbetet bedrevs inom projektet "Assessment and recommended standards for genetic composition and diversity of Swedish seed orchards" som finansierades av Föreningen Skogsträdsförädling (351:1 2017). Projektet leddes inledningsvis av Tim Mullin som är tidigare medarbetare på Skogforsk. I och med att Tim gick i pension år 2019, övertogs projektledningen och slutförandet av Henrik Hallingbäck.

Uppsala och Sävar den 2:a maj 2023

Författarna

Summary

This project considered various measures for assessing genetic composition and diversity of populations, and illustrated their interpretation when designing, approving and managing seed orchards. The project evaluated how genetic composition affects genetic gain and diversity of orchard crops, and how it is influenced by initial clone selection, as well as by subsequent changes arising from mortality, increasing seed orchard maturity, background pollen contamination, management, selective harvest, genetic thinning, etc. over the productive life of the seed orchard. Methods for calculating and interpreting relevant parameters related to genetic gains, standardised origin and genetic diversity of seed orchard materials were also presented, and are introduced with a non-expert audience in mind, such as the general scientific community, seed orchard owners, staff at the Swedish Forest Agency, and other interested parties. The focus of this study was on the most common and economically important tree species in Sweden, Scots pine and Norway spruce, but the general approach and methodology is also applicable to other tree species.

The different parameters were introduced, evaluated and characterised using a large dataset of seed orchard content inventories as example material, together with the seed orchard database collated and used in the Planter's Guide. We also used the Planter's Guide to make the assessments of genetic gains and standardised latitude origin accessible and transparent as a tool for characterisation. We explained the methods that Planter's Guide uses to arrive at appropriate estimates of genetic gain and standardised latitude origin. We also demonstrated how genetic gain and standardised origin vary as a function of increasing seed orchard age, thereby changing the degree of contamination of background pollen.

We used clonal inventory data (sometimes multiple inventories) for each seed orchard to assess genetic diversity and the risk of inbreeding in the offspring seedling material generated by the seed orchard. This enabled us to quantify how the distribution of ramets across clones affects genetic diversity parameters such as the coancestry coefficient (θ) and the status number (N_S). We collated and analysed a total of 38 inventory datasets (complete or partial) for Scots pine orchards and 16 for Norway spruce. Twenty-four Scots pine seed orchards and nine Norway spruce seed orchards were surveyed. In a few specific cases we also used this inventory data to check and corroborate the robustness and usefulness of the standardised latitude origins given in the Planter's Guide.

The use of clonal inventory data to assess the genetic diversity of seed harvests has certain limitations because this requires assumptions, such as that the clones exhibit equal fertility and that the mating patterns are essentially random (panmictic). We examined the extent to which these assumptions were valid by performing a comparative study with marker-based genotypic data from seed orchard harvest samples, five for Scots pine and four for Norway spruce, analysed and reported in depth by researchers at Umeå University. We paired the analysis results of these seed orchard harvests with appropriately adjusted genetic diversity parameters estimated from the same set of seed orchards, three each for Scots pine and Norway spruce. This enabled us to make relevant comparisons in terms of genetic gain and diversity between observed samples of seed harvests and predictions made by clone inventory data.

We found the degree of pollen contamination to be the most important factor influencing genetic gain, standardised latitudinal origin and genetic diversity. In particular, genetic diversity estimates were highly dependent on the degree of pollen contamination, with diversity increasing with increasing pollen contamination. This, in turn, implies the genetic diversity to be highly influenced by the age and the maturity of the seed orchard. However, when data from different inventories over time, including before and after biological disturbance events and non-genetic management procedures, were compared, this resulted in very little impact on genetic diversity, even though these events were sometimes major in terms of the percentage of ramets in the seed orchard being culled or lost. The investigation of these events could not account for possible changes in the percentage of pollen contamination. This implies one possible caveat to the conclusion of negligible impact of disturbances and non-genetic management, because a change in degree of pollen contamination would certainly affect genetic diversity. The random redistribution of ramets of the seed orchard clones due to disturbance or non-genetical management does not appear to have any appreciable impact on the studied parameters.

In contrast to the case of random disturbances and non-genetic management we observed that management that does target specific groups of clones did have a considerable effect, primarily on genetic diversity but also on genetic gain, the latter being the primary intended outcome of such management. Procedures such as selective harvest and genetic thinning were found to considerably alter the genetic diversity, consistently reducing diversity in the case of selective harvest and either reducing or increasing the diversity as a result of genetic thinning, depending on the particular chosen strategy and on the particular conditions of the seed orchard prior to the procedure. We also made an in-depth assessment of a newer seed orchard with related clones, a recent phenomenon from a Nordic perspective. We evaluated and demonstrated how the relatedness between the clones can considerably reduce diversity compared to a measure that only would account for the nominal census number of clones in the seed orchard.

Finally, we compared genetic diversity estimation using clone inventory data, and observed genetic diversity in a molecular genotyped seedling sample from the harvest of those seed orchards. We also compared the degree of pollen contamination by increasing seed orchard age predicted from earlier Scots pine models with the percentage of genotyped seeds in the harvest sample found to be the result of background pollen fertilisation events. For Scots pine harvests we found that the observed degree of pollen contamination roughly corresponded with the model predictions. Estimates of the genetic gain also correlated well between model predictions and genotypic data from harvest samples. For mature Norway spruce seed orchards, we observed very low percentages of pollen contamination, unlike earlier observations and assumptions. Given the results of this study, a model predicting the degree of pollen contamination should converge at approximately 10 percent for mature spruce seed orchards, although knowledge of the dynamics of younger orchards of this species is still inadequate.

Estimates of genetic diversity derived from the genotypic data of the sampled seed (i.e. the effective number of parents, N_{ep}) confirmed our previous observations that pollen contamination greatly influences genetic diversity. Estimates of N_{ep} and N_S for seed orchard harvest correlated reasonably well, indicating that clone inventory data is a useful method for assessing genetic diversity despite the assumptions required. Another finding was that N_S -estimates were systematically higher than the

corresponding N_{ep} -estimates, implying that uneven fertility among clones has an impact on diversity and that the assumption of equal fertility among clones cannot be regarded as strictly true. For Scots pine it was found that N_S -estimates disregarding pollen contamination would be useful as a conservative under-estimate of the effective number of parents including pollen contamination, and thereby the genetic diversity. This approach, however, cannot be used for Norway spruce, since the degree of pollen contamination was found to be much lower. Therefore, we suggest that N_S -estimates that disregard pollen contamination and that are adjusted down by 25 percent due to the uneven clone fertility could be regarded as a fair estimate of the genetic diversity in Norway spruce seed orchards.

For the present and near future, we found the studied parameters and methods to be appropriate and satisfactory regarding the assessment of key genetic characteristics of seed orchards. However, for the longer term, we identified some potential weaknesses regarding the continued use of latitude as a proxy for the suitability and hardiness of forest reproductive materials. We also identified some scientific questions that require further research attention. First, because breeding of Scots pine and Norway spruce now increasingly offers second or even third generation material suitable for seed orchards, it will be increasingly difficult to characterise their hardiness and suitability for certain locations solely based on the geographical origin of their parents or geographical location of field tests. The transfer models used for predicting such suitability are robust for the current generation of clones, but may not be suitable for the next generation. This issue is exacerbated by rising temperatures and other environmental disturbances caused by climate change. We foresee that the use of latitude as a proxy of hardiness and suitability will become increasingly irrelevant or even misleading. In the long term, new descriptive variables and new predictive models need to be developed to adequately describe the environmental conditions of specific sites and the suitability of forest reproductive materials on these sites. A full set of useful parameters could be used to correctly monitor and safeguard genetic levels, suitability and diversity for forest regeneration material deployed in Sweden and other Nordic countries during the 21st century.

Sammanfattning

Denna arbetsrapport beskriver hur man på lämpligast sätt beräknar, beskriver och tolkar nyckeltal för viktiga genetiska egenskaper hos skogsfröplantager (även kallade fröodlingar) och deras fröskördar. Dessa egenskaper är viktiga för hur plantmaterial som uppodlas från dessa fröskördar sedan uppträder i skogen.

Studien gjordes genom att undersöka genetiska nyckeltal förknippade med:

1. Genetisk vinst, det vill säga hur mycket bättre ett plantparti från en fröplantage förväntas prestera än ett lokalt och oförädlat plantparti i termer av arealproduktion över en omloppstid.
2. Den standardiserade ursprungslatituden hos ett plantparti från en fröplantage. Detta är en god indikation på vilka geografiska områden och miljöförhållanden som plantpartiet kan vara bäst lämpat för.
3. Den genetiska mångfalden hos plantpartiet från en fröplantage (genetisk diversitet). Detta är viktigt för generell riskhantering, då ett plantparti med god genetisk diversitet i regel är robust vid odling och således har potential att kunna motstå eller anpassa sig till svårförutsedda händelser och hot (till exempel extremtorka, insektsangrepp, stormar och sjukdomar) som kan inträffa under de långa omloppstider som råder i Norden. Plantpartier med stor genetisk mångfald minskar också risken för inavel och de negativa konsekvenser som inaveln medför.

Beräkningar av den genetiska vinsten och det standardiserade ursprunget baserades på Plantvals modeller och fröplantagedatabas. För beräkningen av parametrar kopplade till den genetiska diversiteten användes inventeringsdata insamlade från ett stickprov av 33 fröplantager i tall och gran.

Stabiliteten för nyckeltalen över tid studerades också. Hänsyn togs då till olika händelser som är sannolika under fröplantagens produktiva tid, såsom stigande ålder och mognad, olika skötselåtgärder samt effekten av oförutsedda händelser och missöden, till exempel torka eller förfrysning. Resultatet visade att nyckeltalen i allmänhet är mycket stabila. Den enda miljöfaktor som verkade ha stor betydelse för fröplantageskördarnas egenskaper var fröplantagens ålder och mognad. Oförutsedda olyckor och allmänna skötselåtgärder påverkade inte nyckeltalen nämnvärt, trots att de i flera fall förorsakade betydande minskningar i antalet levande fröplantageträd. Skötselåtgärder som var specifikt inriktade på att förändra fröplantagens genetiska egenskaper påverkade däremot den genetiska vinsten och diversiteten, men inte det standardiserade ursprunget.

För att bättre säkerställa tillämpbarheten av Plantvals modeller och inventeringsdata jämförde vi nyckeltal beräknade med hjälp av dessa datakällor med motsvarande nyckeltal baserade på nyligen framtagna och publicerade DNA-profileringsdata av fröskördar. Denna jämförelse visade relativt god överensstämmelse, vilket bekräftar att Plantvals modeller och inventeringsdata är användbara. Men jämförelsen visade också att genetisk diversitet baserad på inventeringsdata ofta är något överskattad (med ca 25 procent) i jämförelse med DNA-profileringsdata, vilket sannolikt beror på ojämn blomning och kottsättning i fröplantager som inventeringar inte tar hänsyn till. Denna överskattning skulle dock kunna kompenseras för i efterhand.

Bakgrund

För några år sedan publicerade Skogsstyrelsen rapporten ”Skogsträdens genetiska mångfald: status och åtgärdsbehov” (Black-Samuelsson m.fl. 2017). Denna lade stor tyngd på riskspridning inom skogsbruket med hänsyn till skogsbruksmetoder, trädslagsval och val av plantmaterial. Rapportförfattarna förordade bättre dokumentation om skogsodlingsmaterial så att bevarandet av genetisk diversitet säkerställs.

Majoriteten av skogsplantor som planteras i Sverige idag kommer från genetiskt förädlade frökällor såsom fröplantager (även kallade fröodlingar). När man väljer kloner för etablerandet av en fröplantage har antalet kloner stor inverkan på det producerade fröets förädlingsgrad (Rosvall m.fl. 2016). Om man använder sig av ett mindre antal kloner kan förvisso den genetiska vinsten ökas, men fröskördens genetiska mångfald blir mindre. De valda klonernas inbördes släktskap påverkar också både förädlingsgrad och den genetiska mångfalden. Det är också värt att notera att en alltför liten genetisk mångfald kan resultera i inavelsdepression, även om barträd generellt har starka inbyggda spärrar mot självbefruktning. Inavelsdepression skulle kunna äventyra den genetiska vinst som prognosticerats. Både inavelsdepressionen och de inbyggda spärrarna mot självbefruktning kan dessutom i sig resultera i mindre fröskördar, det vill säga ett lägre utbyte av frö per kotte.

Den genetiska mångfalden hos en fröplantage kan potentiellt påverkas av allehanda skötselåtgärder och andra händelser. Sådana faktorer utgörs av till exempel gallringar, sårplockningsskördar, tilläggspollinering och befruktande pollen som kommer från träd som inte är en del av fröplantagen (Funda m.fl. 2015 & 2016). Avgångar i fröplantagen kan resultera i en förändrad fördelning av rameter mellan kloner eller till och med förlust av specifika kloner och påverkar därmed den genetiska diversiteten hos fröplantagen. När val av kloner görs, när deras initiala representation i en fröplantage bestäms och när vi bedriver vidare skötsel och hantering av fröplantagen, måste det ske på ett sätt så att producerade fröskördar innefattar tillräckligt stor genetisk diversitet samtidigt som eventuella förluster i genetiskt värde minimeras.

Godkännandeförfarandet för fröplantager i Sverige tar för närvarande hänsyn till antalet unika kloner, deras ursprung och beräknad härkomstlatitud för att på så sätt beskriva den genetiska sammansättningen av fröskördar från sagda fröplantage (SKSFS 2002:2, Bilaga 4 och 5). Dessa mått ger en ofullständig bild av den genetiska mångfalden eftersom möjligt släktskap mellan kloner och fördelningen av rameter per klon kan ha avgörande påverkan på både genetisk vinst och genetisk diversitet.

Mer rättvisande mått på genetisk diversitet, som indirekt tar hänsyn till släktskap mellan kloner kan erhållas genom metoder baserade på ”identitet genom nedärvning / identity by descent” (IBD). Bland IBD-baserade parametrar kan nämnas gruppsläktskap (Cockerham 1967), proportionell gendiversitet (Lacy 1995) samt statusnummer (Lindgren m.fl. 1996). Nya DNA-baserade genotypningsmetoder har utvecklats till den grad att genetisk diversitet och inavelsgrad kan skattas genom stickprov från fröskördar och till överkomligt pris (Wang 2011, Hall m.fl. 2020, Heuchel m.fl. 2022).

Det finns tidigare rekommendationer för hur många kloner som bör finnas i svenska skogsfröplantager (Lindgren & Prescher 2005) men dessa rekommendationer har hittills inte tagit hänsyn till släktskap mellan kloner. Tidigare arbeten har inte heller

tagit hänsyn till förändringar i klonfördelningen under fröplantagens produktiva tidsperiod. Det finns därför behov av bättre diversitetsparametrar som tar hänsyn till kloners inbördes rametfördelning och släktskap.

Genetisk populationsstruktur utgör ett komplicerat problem som kräver både avancerade DNA-profileringsmetoder samt kraftfulla matematiska uträkningar. Tillgång till lättillgängliga och lättanvända verktyg för automatisk uträkning av genetisk diversitet i fröplantager skulle erbjuda möjligheter att bättre karakterisera och beskriva egenskaper hos såväl befintliga som planerade fröplantager och skulle möjliggöra kontinuerlig övervakning av fröplantager och dess skördar. Förutom lämpliga verktyg behövs även effektiva riktlinjer för svenska skogsfröplantager och därigenom en smidig process för hur fröplantager och deras genetiska sammansättning ska regleras och godkännas där hänsyn tas till möjliga framtida händelser och skötselmetoder. Detta projekt syftar till att utveckla verktyg, metoder och riktlinjer för sådana syften.

Syfte

Målet med detta projekt var att utveckla lättanvända verktyg för att karakterisera den genetiska sammansättningen hos fröplantager (fröodlingar) och därigenom kvantifiera dess genetiska mångfald samt att sammanställa en manual för hur denna genetiska sammansättning kan skattas och beskrivas. Relevanta parametrar för en heltäckande beskrivning av fröplantager är deras genetiska värde (graden av förbättring av förädlade egenskaper), klonernas genetiska ursprung, samt fröplantagens genetiska mångfald och risker för inavel i fröskörden. I denna rapport beskriver vi hur icke slumpmässig mortalitet (exempelvis genom insekts- och svampskador) samt skötselåtgärder (exempelvis särplockning och gallringar) påverkar dessa parametrar under den produktiva tiden för en fröplantage och hur detta påverkar rekommenderade riktlinjer för genetiskt värde och diversitet. Målgrupp för denna rapport inkluderar tjänstemän på Skogsstyrelsen, fröplantageägare och -skötare, skogsträdsförädlare samt studenter m.fl.

Metoder

Teori

De tre viktigaste aspekterna av fröplantager som vi beskriver i denna rapport är: i) genetisk vinst, ii) standardiserat ursprung av fröplantagens ingående kloner, iii) genetisk diversitet. Vår approach för att hantera dessa tre aspekter skiljer sig åt eftersom de beskriver väldigt olika saker.

Den genetiska vinsten kan skattas utifrån genetiska parametrar och/eller avelsvärden. För avelsvärden använder Skogforsk oftast analysystemet TREEPLAN (McRae m.fl. 2004). För att skatta avelsvärden för volymproduktion över en omloppstid behöver information från traditionella avkommeförsök och rena produktionsförsök kombineras. Produktionsförsöken nivålägger den genetiska vinst som kan erhållas genom förädling (Jansson 2007, Jansson m.fl. 2017, Liziniewicz & Berlin 2019). Baserat på denna information har ett schabloniserat system för att skatta genetisk vinstnivå i en plantage tagits fram (Berlin m.fl. 2019, Steffenrem m.fl. 2020) och

används i webverktyget Plantval (<https://www.skogforsk.se/produkter-och-evenemang/verktyg/plantval/>). I denna rapport har vi använt oss av Plantvals system som utnyttjar standardiserade parameterskattningar för att skatta genetiska vinster i fröplantager.

Standardiserat latitudursprung för en fröplantage kan skattas relativt enkelt för plantager med enbart beståndsutvalda plusträd. Men nya fröplantager innehåller klonmaterial som är avkommor (ibland till och med i två generationer) till ursprungliga plusträd för vilka latitudursprung var ett relevant mått. Allt det nya materialet har testats i fältförsök och har därmed visat sin potential under förhållanden som har mycket lite med sitt ärvda latitudursprung att göra. Det finns således ett behov av en djupare diskussion kring vad begreppet standardiserat ursprung är tänkt att beskriva. Om detta diskuteras lite kring i denna rapport.

Analysmässigt har vi dock lagt den största tyngdvikten vid mått på genetisk diversitet eftersom det finns många sätt att mäta detta, vilket kan skapa viss förvirring. Det finns ett behov av att kunna kvantifiera genetisk diversitet på ett konsekvent och standardiserat sätt. Detta mått bör också kunna beakta fenomen som är vanligt förekommande i skogsfröplantager såsom ojämn rametfördelning över kloner och släktskap mellan kloner. Vi har dessutom gjort lite jämförelser med nyligen publicerade resultat som innefattar analyser av DNA-markörer av skördar från fröplantager (Heuchel m.fl. 2022). Sådana analyser tar också hänsyn till ojämn blomningsförmåga, observerad pollenkontamination (PK) och icke-slumpmässig parning mellan fröplantageträäd, utöver de faktorer som redan tidigare har nämnts.

Genetisk vinst

Som angivits tidigare använde vi oss av Plantvals schablonmetoder för att karakterisera den genetiska vinsten hos en fröplantage (Berlin m.fl. 2019). Med genetisk vinst avses här vinst i produktionsindex, vilket är ekvivalent med en procentuell vinst i arealproduktion över omloppstiden relativt arealproduktionen för lokalt insamlat och icke-förädlad beståndsfrö.

I korta drag består den produktiva genetiska vinsten (produktionsindexet) av två faktorer, nämligen procentuell vinst i höjdtillväxt (ΔH) och procentuell vinst i överlevnad (ΔS_{50}). Det ska noteras att den procentuella vinsten i höjdtillväxt använder höjdtillväxt av ett lokalt insamlat och icke-förädlad beståndsfrö som basnivå (0 procent). Överlevnadsvinster, å andra sidan, relateras till en standardiserad hypotetisk situation där ett lokalt insamlat och icke-förädlad beståndsfrö uppvisar en överlevnad på 50 procent. Denna standardiserade hypotetiska situation representerar en ganska kärv lokal eftersom enbart hälften av alla icke-förädlade plantor överlever. För såväl höjdtillväxt som överlevnad gäller att den viktigaste vinstkategorin för varje given fröplantage är förädlingsvinster ($\Delta H_{för}$ och $\Delta S_{för}$). Dessa vinster är olika satta beroende på fröplantagekategori (Tabell 1) som för närvarande är fem till antalet.

Tabell 1. Kategorier av fröplantager och deras förädlingsvinst för höjdtillväxt ($\Delta H_{för}$) respektive överlevnad ($\Delta S_{för}$). Observera att alla förädlingsvinster kan påverkas av pollenkontamination.

Kategori	Förklaring	$\Delta H_{för}$ (%)	$\Delta S_{för}$ (%)
1g	Fenotypiskt valda men ej testade plusträd (EttO)	0	0
1.25g	En blandning av testade plusträd valda för höjdtillväxt plus ytterligare tillägg av fenotypiskt valda men ej testade plusträd (TvåO)	2,5	0
1.25gS	En blandning av testade plusträd valda för bättre överlevnad (hårdighet) plus ytterligare tillägg av fenotypiskt valda men ej testade plusträd (TvåO)	0	2,5
1.5g	Enbart testade plusträd valda för höjdtillväxt (TreO). I vissa fall kan släktskap förekomma mellan kloner då material från F_1 -generationen är med i urvalet.	15	0
1.5gS	Enbart testade plusträd valda för höjdtillväxt och bättre överlevnad (TreO). I vissa fall kan släktskap förekomma mellan kloner p.g.a material från F_1 .	10	5

Utöver förädlingsvinster för höjd och överlevnad kan ett antal tilläggsvinster förekomma:

1. Fröplantagevinst. En generell vinst i höjdtillväxt (ΔH_{pla}) på fyra procent som motiveras av mer konsekvent utkorsning och de gynnsamma fysiologiska förhållanden som råder för frö som produceras i fröplantager (Rosvall m.fl. 2001), Denna vinst ges alltså oavkortat till alla fröplantagematerial oavsett förädlingsgrad och pollenkontamination.
2. Plusträdsvinst. En schablonerad plusträdsvinst (ΔH_{plt}) i höjdtillväxt på sex procent som ges till alla fröplantagematerial. Man skulle kunna hävda att ΔH_{plt} borde ingå i förädlingsvinsten $\Delta H_{för}$ (Tabell 1) men vi föredrar att redovisa plusträdsvinsten separat eftersom denna (till skillnad från $\Delta H_{för}$) inte kan kalibreras mot förädlingsvinster skattade från genetiska parametrar eller avelsvärden (TREEPLAN). I likhet med $\Delta H_{för}$ kan dock ΔH_{plt} påverkas av pollenkontamination i fröplantagen.
3. Särplockningsjusteringar. Potentiella genetiska tilläggsjusteringar till följd av särplockning ($\Delta H_{sär}$ och $\Delta S_{sär}$). Dessa tilläggsvinster ligger på +6 och +4,5 procent för höjd och överlevnad med avseende på den bättre fraktionen (A) av en särplockning. För den sämre fraktionen (B) görs dock i stället motsvarande avdrag (-2 och -1,5 procent). Huruvida särplockningen resulterar i en vinst i höjd eller överlevnad beror på den beslutade inriktningen av särplockningen. Om hela fröplantagen plockas som helhet så gäller att $\Delta H_{sär} = \Delta S_{sär} = 0$ procent. Enbart hälften av denna vinst kan realiseras eftersom särplockningen enbart kan utnyttja det genetiska bidraget på mödernet. Eftersom det genetiska bidraget på fädernet är oförändrat påverkas själva särplockningsvinsten inte heller av pollenkontamination.
4. Gallringsvinst. Potentiella genetiska vinster till följd av genetisk gallring (ΔH_{gal} och ΔS_{gal}). Det finns vinster för förstagallring och andragallring och dessa vinster ligger på +2 och +4 procent för både höjd och överlevnad men beror också på om den genetiska gallringen inriktar sig på förbättring av höjd

eller överlevnad. Om fröplantagen är ogallrad så gäller att $\Delta H_{gal} = \Delta S_{gal} = 0$ procent. Även denna vinst kan påverkas av pollenkontamination.

5. Linjärgruppering. Potentiella genetiska vinster till följd av att man systematiskt överrepresenterar bättre kloner i linjärt förhållande till deras prestanda (Linear deployment, ΔH_{lin} och ΔS_{lin}). Vinsten av detta tillvägagångssätt ligger på en procent för såväl höjdtillväxt som överlevnad. Huruvida vinst erhålles för enbart höjdtillväxt eller för såväl höjdtillväxt som överlevnad beror på fröplantagetypen (g eller gS i Tabell 1). Även denna vinst påverkas av pollenkontamination.

Som redovisat ovan påverkas alla vinster utom fröplantagevinsten (ΔH_{pla}) och särplockningsvinsten ($\Delta H_{sär}$) av inkorsande vildpollen som härrör från utanför fröplantagen (pollenkontamination). När man summerar alla tänkbara vinster ovan för att kalkylera den totala genetiska vinsten för en fröplantage i termer av höjdtillväxt (ΔH) och överlevnad (ΔS_{50}) får man då ta hänsyn till andelen pollenkontamination (i_{PK}) genom följande formler:

$$\Delta H = \Delta H_{pla} + (1 - 0,5 \cdot i_{PK}) \cdot (\Delta H_{plt} + \Delta H_{för} + \Delta H_{gal} + \Delta H_{lin}) + 0,5 \cdot \Delta H_{sär}$$

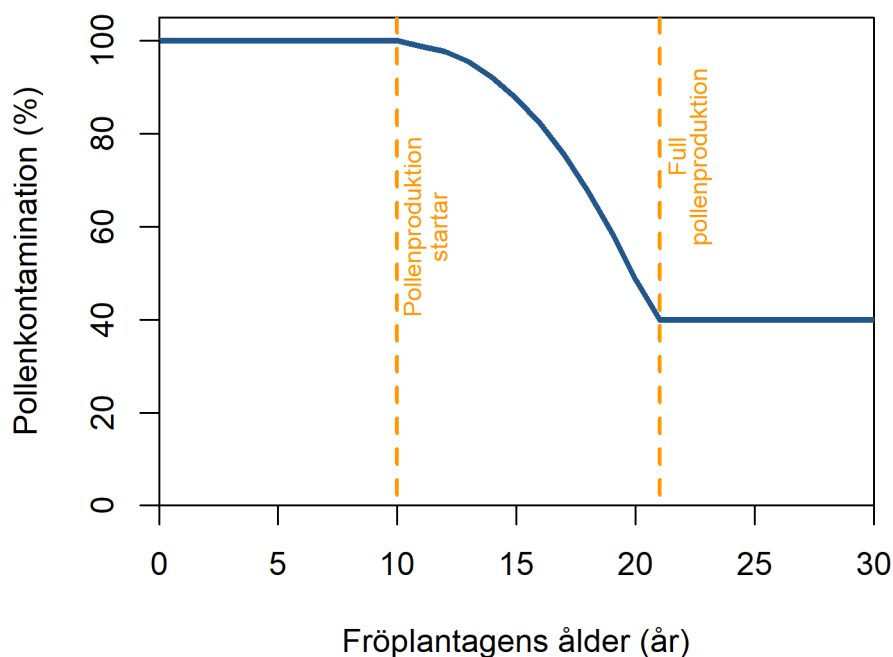
$$\Delta S_{50} = (1 - 0,5 \cdot i_{PK}) \cdot (\Delta S_{för} + \Delta S_{gal} + \Delta S_{lin}) + 0,5 \cdot \Delta S_{sär}$$

Man kan här notera att pollenkontaminationen, som varierar mellan 0 (ingen) och 1 (fullständig) enbart kan omintetgöra den hälften av förädlingsvinsterna som nedärvs på fadersidan. Förädlingsvinst som nedärvs från de skördade moderträden i plantagen är däremot garanterad oavsett graden av pollenkontamination.

Pollenkontamination i tall är starkt beroende av fröplantagens ålder (t). Fröplantager kan i förekommande fall bilda honblommor vid tämligen tidig ålder även om kottskördar vid dessa åldrar likväl är blygsamma. Det är dock mycket ovanligt att fröplantager bildar hanblommor innan tio års ålder och det är således rimligt att anta att pollenkontaminationen är 100 procent innan denna tidpunkt (t_{pol}). När hanblommor dock har börjat bildas minskar pollenkontaminationen successivt och antas bottna på ca 40 procent (Eriksson 1996). Enligt en modell utvecklad av Rosvall och Wennström (2008) och senare uppdaterad av Almqvist m.fl. (2010), skattas trenden för andelen pollenkontamination över stigande plantageålder (t) enligt följande funktionssystem:

- Om $t < t_{pol}$: $i_{PK} = 1$ (100 %)
- Om $t \geq t_{pol}$: $i_{PK} = 1 - (0,13932 \cdot (t - t_{pol})^2 - 0,142285 \cdot (t - t_{pol}) + 0,33264) / 25$
- Om ovanstående formel resulterar i $i_{PK} < 0,4$ (40%), justera då till $i_{PK} = 0,4$

Detta funktionssystem är illustrerat i Figur 1. Om inga särskilda observationer gjorts, antages att $t_{pol} = 10$ år. Men denna brytpunkt kan justeras såväl framåt som bakåt tidsmässigt om det kan motiveras av observerad mognad och blomningsbenägenhet i fröplantagen.



Figur 1. Den antagna tidstrenden för pollenkontamination (inkorsning) med stigande ålder (t) i en fröplantage för tall eller gran. Tidpunkten för pollenproduktionens start (t_{pol}) är här satt till det brukliga tio år (första orangefärgade streckade linjen) men tidpunkten kan justeras om observationer från fröplantagen stödjer detta.

Kunskapsläget för pollenkontamination i granfröplantager är sämre och således bortser Plantval i nuläget från pollenkontamination och antar $i_{PK} = 0$ procent. Huruvida detta är rimligt kommer att diskuteras vidare senare i rapporten när vi gör jämförelser mellan kloninventeringar och DNA-analyser av fröplantageskördar.

De genetiska vinster vi hittills behandlat hanterar höjdtillväxt och överlevnad var för sig. För att få ett mer sammanhållet mått på genetisk vinst använder sig Plantval av ett produktionsindex (PI) som är tänkt att spegla areell volymproduktion över en omloppstid. Produktionsindexet beräknas som en multiplikativ sammanvägning av höjdtillväxt och överlevnad. I likhet med de genetiska vinsterna för höjdtillväxt och överlevnad, relateras produktionsindexet till areell volymproduktion för lokalt insamlat icke-förädlad beståndsförö. För att detta ska kunna kalkyleras behöver man först addera de genetiska vinsterna för det förädlade fröplantagematerialet till referensbasen för såväl höjdtillväxt som överlevnad:

$$H_{fpl} = H_{lob} + \Delta H \rightarrow 100 + \Delta H$$

$$S_{fpl50} = S_{lob50} + \Delta S_{50} \rightarrow 50 + \Delta S_{50}$$

Där H_{fpl} är fröplantagematerialets relativa höjdtillväxt, H_{lob} är det icke-förädlade lokala beståndsföröets höjdtillväxt och ΔH är fröplantagens procentuella genetiska vinst. Likaså är S_{fpl50} fröplantagematerialets överlevnad på en plats där det lokala icke-förädlade plantmaterialet (S_{lob50}) skulle ha uppvisat en överlevnad på 50 procent och ΔS_{50} är fröplantagematerialets genetiska överlevnadsvinst under sådana förhållanden. Det bör noteras att eftersom såväl höjd som överlevnad redan är relaterat till det icke-förädlade lokala beståndsmaterialet så är, per definition, $H_{lob} = 100$ och $S_{lob50} = 50$.

Därefter räknar man ut fröplantagematerialets produktionsindex på en sådan föryngringslokal (PI_{fpl50}) enligt formeln:

$$PI_{fpl50} = 100 \frac{S_{fpl50} \cdot H_{fpl} \cdot C_{fpl}}{S_{lob50} \cdot H_{lob} \cdot C_{lob50}} = 100 \frac{S_{fpl50} \cdot H_{fpl} \cdot C_{fpl}}{50 \cdot 100 \cdot C_{lob50}} = \frac{S_{fpl50} \cdot H_{fpl} \cdot C_{fpl}}{50 \cdot C_{lob50}}$$

Det ska här nämnas att C_{fpl} och C_{lob50} är korrigeringsfaktorer som justerar den areella produktionen med hänsyn till luckighet skapad av tidig mortalitet (låg överlevnad). Resonemanget är sådant att en resonabel andel avgångar av träd i ett bestånd kan kompenseras med att de omkringliggande träden växer snabbare till följd av minskad konkurrens. Detta gäller dock bara om avgången är så pass begränsad att en sådan kompensation är möjlig. Alltför stora avgångar, å andra sidan, kommer att resultera i betydande luckor mellan kvarvarande träd och dessa kan därför inte kompensera för avgångarna trots den betydande tillväxtökningen hos de ännu levande träden (Berlin m.fl. 2009). Korrigeringsfaktorn (C) är i sig beroende av överlevnadsandelen ($x = S/100$) och har i tidigare utförd forskning på tall (Berlin m.fl. 2009 & 2019) modellerats och skattats till ett system av splinefunktioner och vars trender även visas i Figur 2:

För $0 < x \leq 0,25$:

$$C = (0,2488 \cdot x^3 - 1,1752 \cdot x^2 + 1,9265 \cdot x) / x$$

För $0,25 < x \leq 0,5$:

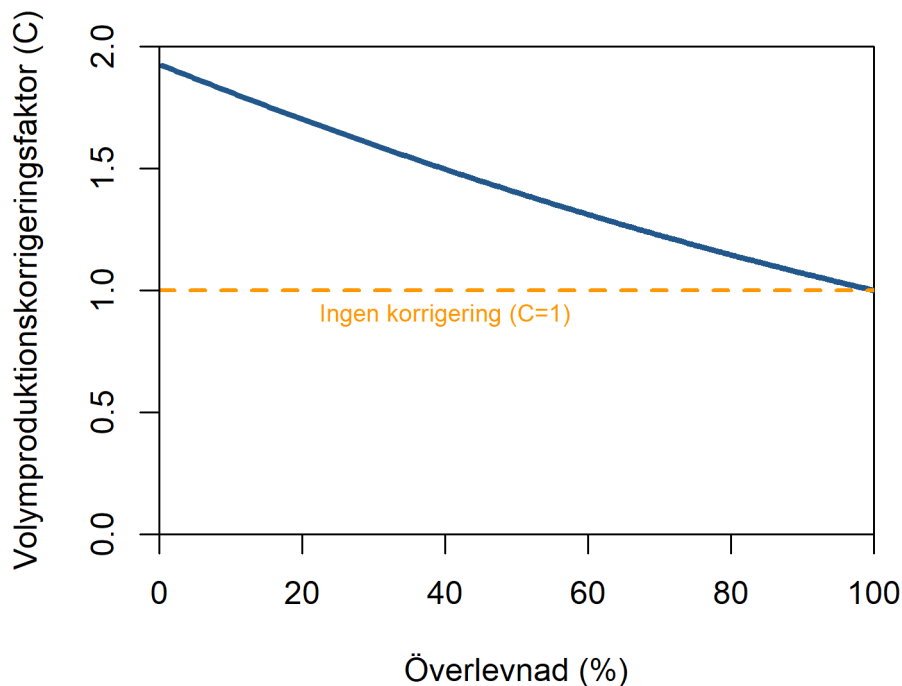
$$C = (0,2488 \cdot (x-0,25)^3 - 0,9887 \cdot (x-0,25)^2 + 1,3855 \cdot (x-0,25) + 0,4121) / x$$

För $0,5 < x \leq 0,75$:

$$C = (0,2488 \cdot (x-0,5)^3 - 0,8021 \cdot (x-0,5)^2 + 0,9378 \cdot (x-0,5) + 0,7005) / x$$

För $0,75 < x \leq 1$:

$$C = (0,2488 \cdot (x-0,75)^3 - 0,6155 \cdot (x-0,75)^2 + 0,5834 \cdot (x-0,75) + 0,8887) / x$$



Figur 2. Trenden för korrigeringsfaktorn för volymproduktion (C) beroende på överlevnad. Korrigeringsfaktorn tar hänsyn till mortalitetsskapad luckighet i beståndet och korrigerar således volymproduktionen med tanke på att överlevande granträd kan växa snabbare med sjunkande konkurrens.

Det ska påpekas att detta standardiserade produktionsindex PI_{fpl50} är främst tänkt för förädlade tallmaterial som planteras på tämligen kärva lokaler där det lokala beståndsmaterialets förväntade överlevnad endast är 50 procent. För att komplettera bilden finns det även skäl att presentera ett produktionsindex som är giltigt för plantering på milda lokaler med högre överlevnad och som då även skulle vara fullt giltigt för gran. Praktisk erfarenhet tyder på att det är svårt att få en överlevnad högre än 85 procent och att den mortalitet som kvarstår under så gynnsamma förhållanden regelmässigt kan hänföras till tillfälliga faktorer såsom markberedning och val av planteringspunkter snarare än lokalens allmänna kärvhet eller plantmaterialets inneboende härdighet. Plantval tillåter således inte överlevnaden att bli högre än 85 procent som mest och kommer därmed regelmässigt att justera överlevnaden till 85 procent även om förflyttningssystemer och andra formelsystem skulle indikera ännu högre överlevnad. Ett standardiserat produktionsindex för en mycket mild och gynnsam lokal där överlevnaden för det icke-förädlade lokala beståndsmaterialet är 85 procent (eller mer), kan således enkelt beräknas genom en förenkling av föregående formel:

$$PI_{fpl85} = 100 \frac{S_{fpl85} \cdot H_{fpl} \cdot C_{fpl85}}{S_{lob85} \cdot H_{lob} \cdot C_{lob85}} = 100 \frac{85 \cdot H_{fpl} \cdot C_{85}}{85 \cdot 100 \cdot C_{85}} = H_{fpl}$$

Notera att under sådana milda förhållanden kommer eventuella genetiska överlevnadsvinster för fröplantagematerialet inte att ge någon fördel i jämförelse med oförädlad lokalt beståndsfrö eftersom bägge överlevnader regelmässigt justeras ned till 85 procent. Likaså kan man då anta att $C_{fpl85} = C_{lob85} = C_{85}$ eftersom korrigeringsfaktorn är beroende av just överlevnaden. Under sådana förhållanden är

PI_{fpl85} ekvivalent med ett rent höjdtillväxtindex (H_{fpl}). Fröplantagematerialets genetiska överlägsenhet kommer då enbart att speglas av den högre tillväxten. Denna situation avspeglar inte enbart Plantvals hantering av tall planterad på milda lokaler utan även hur Plantval för närvarande hanterar gran generellt. För närvarande räknar inte Plantval med överlevnad som en viktig faktor för gran och således gäller $PI_{fpl50} = PI_{fpl85} = H_{fpl}$ regelmässigt för gran.

Tillvägagångssättet att schablonmässigt räkna ut standardiserade genetiska vinster i formen av ett produktionsindex har fördelen att proceduren kan göras någorlunda transparent för alla intresserade parter. Alternativet att använda sig av genetiska parametrar eller avelsvärden direkt är här behäftade med åtskilliga skalningsproblem och är dessutom en procedur som är än mer komplex än den som beskrivs här. Således föredrog vi att använda Plantvals schablonmetoder med hänsyn taget till transparens och begriplighet.

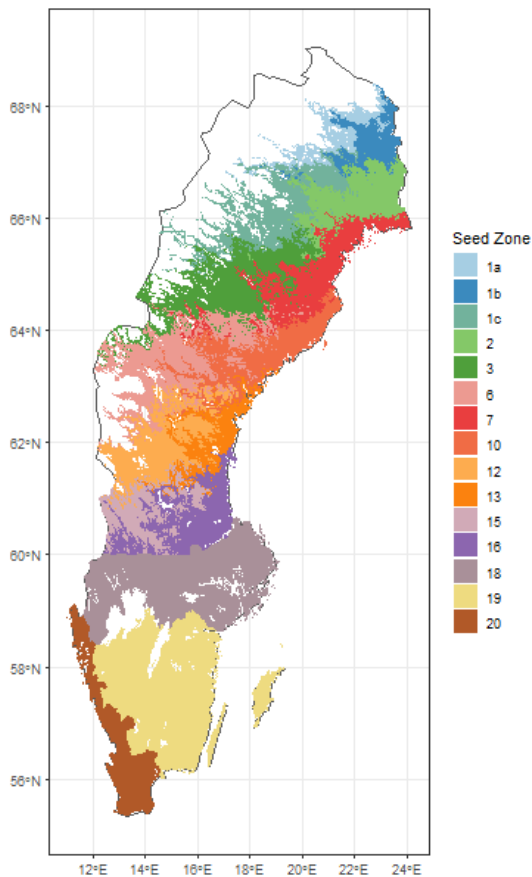
Det finns några aspekter av Plantvals beräkningar av produktionsindex och genetisk vinst som vi inte tar hänsyn till i denna rapport:

- Eftersom vi enbart utgår från situationer där det icke-förädlade lokala beståndsfröet har en överlevnad på 50 eller 85 procent (och mer) behöver inte vinster i överlevnad frekvensjusteras på det sätt som anvisas av Andersson och Ericsson (2002) samt även dokumenterats av Berlin m.fl. (2019).
- Eftersom vi enbart utgår från standardiserade situationer tillämpar vi heller inga förflyttningsfunktioner såsom redovisas i Berlin m.fl. (2016) samt även dokumenterats av Berlin m.fl. (2019). Den standardiserade situation som redovisas i denna rapport utgår alltså från situationer där fröplantagematerialet betraktas som adaptionsmässigt ekvivalent med ”lokalt material”.

Dessa begränsningar gör att vi i denna rapport inte kommer att diskutera frågor om förflyttnings effekter på plantmaterial på ett detaljerat sätt.

Standardiserat ursprung

Det standardiserade ursprunget för en fröplantage beskrivs idag i termer av en genomsnittligt uträknad breddgrad (latitud). Ursprungslatituden är tänkt som en vägledning för att definiera ett område till vilket plantmaterialet från fröplantagen kan anses vara evolutionärt anpassat. För tall är Sverige uppdelat i 15 sådana områden (tallfrözoner) vilka är fördelade över olika delar i Sverige baserat på latitud och höjd över havet (Rosvall 2003 och Figur 3). För gran har en liknande uppdelning gjorts i 14 granfrözoner.



Figur 3. Indelning av tallfrözoner inom Sverige, anpassade från Rosvall (2003).

Fröplantagens standardiserade ursprungslatitud (LAT_{fpu}) är en sammanvägning av ursprungslatituden av de i fröplantagen ingående klonerna (LAT_{kloner}) samt ursprungslatituden av inkorsande pollenmoln (LAT_{PK}) (Andersson och Ericsson 2002) på så sätt att:

$$LAT_{fpu} = 0,5 \cdot LAT_{kloner} + 0,5 \cdot ((1 - i_{PK}) \cdot LAT_{kloner} + i_{PK} \cdot LAT_{PK})$$

där den första termen beskriver klonernas maternella bidrag till ursprungslatituden och den andra termen beskriver klonernas paternella bidrag som i sin tur även kan påverkas av pollenkontamination (i_{PK}). Denna ekvation kan vidare förenklas till:

$$LAT_{fpu} = LAT_{kloner} \cdot (1 - 0,5 \cdot i_{PK}) + 0,5 \cdot LAT_{PK} \cdot i_{PK}$$

Ursprungslatituden för det inkorsande pollenmolnet i sin tur antas ligga en halv breddgrad söder om fröplantagens belägenhet (LAT_{fpb}) på så sätt att:

$$LAT_{PK} = LAT_{fpb} - 0,5$$

Detta antagande motiveras med att: i) lössläppt tallpollen kan färdas ganska långt; ii) träd av sydligare ursprung tenderar att blomma tidigare på våren och kan således ha en viss komparativ fördel vid befruktning samt iii) att den förhärskande vindriktningen i Norden tenderar att ligga från syd till sydväst. Dessa faktorer gör det rimligt att anta att vildpollen bör ha något sydligare ursprung än den plats där fröplantagen är belägen. Andelen pollenkontamination (i_{PK}) beräknas på precis samma sätt som tidigare redovisat för justering av genetiska vinster (avsnitt Genetisk vinst och Figur 1).

Fröplantageklonernas ursprungslatitud (LAT_{kloner}) är i sig ett genomsnitt av varje klons enskilda värde och är således ett viktat medelvärde där varje klon viktats med antalet ingående rameter (klonkopior) i fröplantagen. Dock förekommer även en förenklad procedur med aritmetiska medelvärden av de ingående klonerna. I avsnittet Diskussion om standardiserat ursprung finns en mer ingående diskussion om hur man kan betrakta och hantera fröplantagekloners standardiserade ursprung i de fall där man använder andra förädlingsgenerationens material, något som med all sannolikhet kommer bli aktuellt i fjärde omgångens fröplantager (FyrO) som står i begrepp att anläggas.

Genetisk diversitet

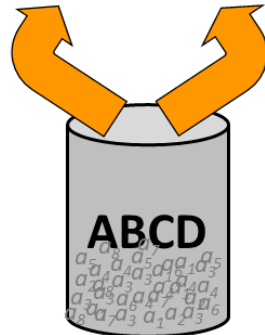
Den genetiska diversiteten i en fröplantage eller hos dess fröskördar kan inte hämtas från Plantvals modeller eftersom denna aspekt inte regleras av Plantval. För diversitetsändamål måste således teoretiskt och praktiskt definierade mått användas. Mått som lämpar sig väl för skogfröplantager är gruppsläktskap (θ_{fp}) och statusnummer (N_s) beräknade utifrån släktskapet mellan de i fröplantagen ingående klonerna samt deras relativa reproduktiva inflytande i fröplantagen (Lindgren m.fl. 1996).

Gruppsläktskap och statusnummer är i grunden baserade på begreppet ”identitet genom nedärvning” (identity-by-descent, IBD) som är grundat i matematisk sannolikhetslära. Man tänker sig här att varje utavlade individ har två unika genuppsättningar (så kallade alleler, en nedärvd från far och den andra från mor) som skiljer sig från alla andra genuppsättningar hos andra individer i en population av obesläktade och ej inavlade individer. Hypotetiskt sett blandar man sedan alla dessa genetiska alleler i ett ogenomskinligt kärl. Därefter drar man blint två alleler från kärlet som om man skulle ha dragit lotter, fast med återläggning till kärlet av den först dragna allelen. Gruppsläktskapet θ är således sannolikheten att man drar en allel av exakt samma sort bägge gångerna, en så kallad identity-by-descent-händelse. Ett mycket förenklat exempel av detta visas i Figur 4 där man tänker sig en population av fyra utavlade och icke-besläktade individer (A, B, C och D). Dessa fyra individer har då totalt åtta unika alleler ($a_1 \dots a_8$). Om dessa skulle blandas i jämna proportioner i ett ogenomskinligt kärl och man sedan slumpmässigt skulle dra två alleler x och y (med återläggning av den först dragna allelen x), så är det relativt enkelt att visa att sannolikheten att dra samma allel två gånger är $1/8$ (12,5 procent). Gruppsläktskapet för en sådan population är alltså $\theta_{ABCD} = 0,125$.

A	B	C	D
a_1a_2	a_3a_4	a_5a_6	a_7a_8

Vad är sannolikheten att

$$a_{(x \in ABCD)} = a_{(y \in ABCD)}?$$



Sannolikheten är:

$$\begin{aligned} \vartheta_{ABCD} &= 8 \cdot 1 / (8 \cdot 8) \\ &= 1/8 = 0,125! \end{aligned}$$

Figur 4. Illustration över sannolikheten att en identitet-genom-nedärvning-händelse uppstår från en population av fyra obesläktade och utavlade individer (A, B, C och D). Denna sannolikhet är också definitionen på gruppsläktskapet för populationen ABCD, d v s ϑ_{ABCD} . Allelerna i kärlet visas men tänks vara osynliga för lottdragaren.

I ett praktiskt sammanhang kan man tänka sig att det ovanstående exemplet efterliknar den genetiska kompositionen i en fröplantage som består av fyra obesläktade och utavlade kloner (A, B, C och D) och som är lika väl representerade i fröplantagen (lika antal rameter per klon). Samma tillvägagångssätt kan användas för att beräkna parvisa släktskapskoefficienter, till exempel mellan klonerna A och B ($\theta_{A,B}$), eller en klons släktskap med sig själv, till exempel A-klons självsläktskap ($\theta_{A,A}$). I parvisa släktskap tänker man sig att man slumpmässigt drar alleler från först ett kärlet (som representerar allelerna hos A) och sedan det andra kärlet (som representerar allelerna hos B). Parvisa släktskap används som komponenter vid beräkning av gruppsläktskap där de ingående individerna inte kan anses vara obesläktade med varandra. Men i fallet med de fyra obesläktade klonerna i Figur 3 är det nämligen enkelt att beräkna släktskapet mellan A och B till $\theta_{A,B} = 0$ eftersom A och B är helt obesläktade och har helt olika alleler (a_1a_2 hos A och a_3a_4 hos B). Samtidigt är det också ganska lätt att inse att självsläktskapet för den utavlade klonen A beräknas till $\theta_{A,A} = 0,5$.

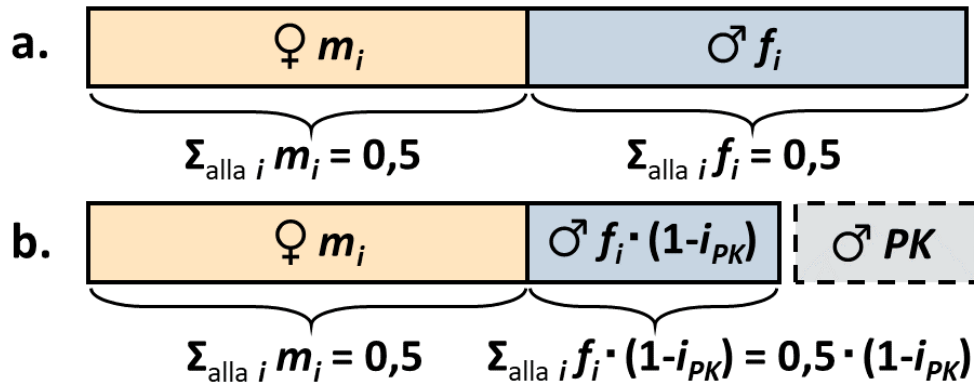
Tabell 2. Exempel på släktskapskoefficienter (θ) mellan två individer (eller en individ med sig själv) för ett antal enklare släktskap samt indikation på huruvida θ kan beräknas exakt eller om den måste beräknas som ett genomsnitt av alla tänkbara möjligheter. Alla släktskap noterade i denna tabell förutsätter att de ingående individerna inte är inavlade.

Släktskapstyp	θ	Beräkningstyp
Själv	$\frac{1}{2} = 0,5$	Exakt
Mellan enäggstvillingar eller rameter inom klon	$\frac{1}{2} = 0,5$	Exakt
Avkomma mot förälder (mor / far)	$\frac{1}{4} = 0,25$	Exakt
Mellan helsyskon (syster / bror)	$\frac{1}{4} = 0,25$	Genomsnitt
Avkomma mot förförälder (t.ex. farmor)	$\frac{1}{8} = 0,125$	Genomsnitt
Avkomma mot föräldrahelsyskon (t.ex. morbror)	$\frac{1}{8} = 0,125$	Genomsnitt
Mellan halvsyskon (halvsyster / halvbror)	$\frac{1}{8} = 0,125$	Genomsnitt
Mellan dubbelkusiner (alla fyra förföräldrar gemensamma)	$\frac{1}{8} = 0,125$	Genomsnitt
Avkomma mot förförförälder (t.ex. mormorsmor)	$\frac{1}{16} = 0,0625$	Genomsnitt
Mellan enkelkusiner (två gemensamma förföräldrar)	$\frac{1}{16} = 0,0625$	Genomsnitt
Mellan obesläktade (per definition)	0	Exakt

Vid andra släktskap används ett liknande tillvägagångssätt för att beräkna de parvisa släktskapskoefficienterna men dessa kan vara lite svårare att beräkna då man vanligtvis måste basera dem på ett genomsnitt av alla möjliga händelser som kan ha inträffat vid nedärvningen av de unika allelerna i släktskapskedjan. Denna släktskapskedja måste alltid utgå från ett antal urföräldrar (founders) som i sig antas vara obesläktade med varandra. Hursomhelst visas beräknade parvisa θ för ett antal enklare släktskap i Tabell 2 och om sådana förekommer mellan föräldraklonerna i en fröplantage kommer detta att öka gruppsläktskapet för både fröplantagen i sig och dess skörd (avkomma).

Vid sidan av parvisa släktskap finns en annan viktig faktor som påverkar gruppsläktskapet i en fröplantageskörd, nämligen föräldraklonernas reproduktiva bidrag till skörden. Det är ofta orimligt att anta att alla kloner i en fröplantage bidrar lika mycket som föräldrar till en fröskörd. Olika kloner är kanske inte lika framgångsrika som föräldrar. Sådana olikheter kan bero på olika benägenhet att blomma och att producera frö genom kottsättning, men sådana olikheter kan också bero på att vissa kloner är mer flitigt representerade med ett större antal rameter (träd) i fröplantagen än andra kloner. Enskilda kloners blomningsförmåga och fröproduktion är ganska svårt och arbetsamt att mäta i en fröplantage med traditionella metoder, men antalet rameter för varje klon ska vara känt och är lätt att inventera och följa upp. Det är således tämligen vanligt att man vid diversitetsberäkningar antar att varje klons reproduktiva bidrag till skörden är proportionellt beroende av antalet rameter klonen är representerad med i fröplantagen. Det reproduktiva bidraget för klonen i delas upp på ett modersbidrag (m_i) och ett fadersbidrag (f_i) och dess bidrag beskrivs alltid i relation till det totala reproduktiva bidraget i fröplantagen (Figur 5a). Eftersom varje enskilt frö som

fröplantagen producerar alltid måste ha en far och en mor innebär detta att den totala summan av alla modersbidrag måste uppgå till 0,5 och denna regel gäller likaledes för fadersbidrag.



Figur 5. Illustration över den reproduktiva förmågan hos klonen i och dess relativa genetiska bidrag till en fröplantageskörd uppdelad på moderbidrag ($\text{♀ } m_i$) och faderbidrag ($\text{♂ } f_i$). Delfigur a visar en situation där det inte existerar någon kontamination av pollen utifrån plantagen eller där en sådan kontamination negligeras i beräkningarna medan delfigur b visar en situation där pollenkontamination ($\text{♂ } PK$) är betydande och tas med i beräkningen. Notera att summan av ojusterade relativa bidrag (m_i och f_i) över alla kloner måste uppgå till 0,5 (50 procent) för såväl mödrar som fäder.

Givet att man skördar hela fröplantagen och dessutom baserar klonernas reproduktiva bidrag på antalet rameter (n) beräknas det reproduktiva bidraget för klonen i som en andel av totalantalet rameter över alla N etablerade kloner ($j = 1 \dots N$):

$$m_i = f_i = \frac{n_i}{2 \sum_{j=1}^N n_j}$$

Observera att i detta fall kommer moder- och faderbidrag alltid att vara ekvivalenta vilket möjliggör avsevärda förenklingar i nästkommande beräkningar. Dock kommer vi likafullt särredovisa moder- och faderbidrag i de flesta formler framöver, eftersom detta behövs för att ta hänsyn till specifika situationer där moder- och faderbidrag ej kan anses vara lika (till exempel vid särplockningar).

När man väl har räknat ut alla föräldrakloners parvisa släktskapskoefficienter ($\theta_{i,j}$ för varje par av kloner i och j) samt klonernas reproduktiva bidrag (m_i och f_i) så kan gruppsläktskapet för hela fröplantagen (θ_{fpl}) samt även dess skörd, beräknas enligt Lindgren & Mullin (1998) såsom:

$$\theta_{fpl} = \sum_{i=1}^N \sum_{j=1}^N (m_i + f_i)(m_j + f_j)\theta_{i,j}$$

Om man är bekant med matrisalgebraiska noteringssätt så är denna formel ekvivalent med:

$$\theta_{fpl} = (\mathbf{m} + \mathbf{f})^T \mathbf{A} (\mathbf{m} + \mathbf{f})$$

där \mathbf{m} och \mathbf{f} är de relativa reproduktiva bidragen uttryckta som vektorer och \mathbf{A} är en $N \times N$ släktskapsmatrix inom vilken alla parvisa släktskapskoefficienter ($\theta_{i,j}$) ingår. Utifall man antar att reproduktionsbidragen är fördelade på likartade sätt mellan

kloner oavsett om de agerar som mor eller som far så kan dessa enkelt läggas ihop till ett sammanlagt föräldrabidrag ($p_i = m_i + f_i = 2m_i = 2f_i$) och ovanstående uttryck kan förenklas till:

$$\theta_{fpl} = \sum_{i=1}^N \sum_{j=1}^N p_i p_j \theta_{i,j}$$

När man väl har beräknat fröplantagens gruppsläktskap är det också enkelt att beräkna statusnumret för fröplantagen (N_S) såsom:

$$N_S = \frac{1}{2\theta_{fpl}}$$

Man kan betrakta statusnumret som det antal individer (kloner) som fröplantagens diversitet skulle representera om dessa individer hade varit helt obesläktade och deras reproduktiva bidrag helt jämfördelade. Om detta i realiteten hade varit fallet så skulle statusnumret ha varit lika stort som antalet kloner i fröplantagen ($N_S = N$). Emellertid vet vi av erfarenhet att fröplantagens kloner inte är lika representerade och att det i de nya omgångarnas fröplantager (TreO och FyrO) finns kloner som är besläktade med varandra. När man tar hänsyn till ojämn rametfördelning och släktskap mellan kloner kommer statusnumret regelmässigt att understiga antalet kloner som finns i fröplantagen ($N_S < N$). Tas bakgrundspollinering med i beräkningen ökar statusnumret i stället.

För att beräkningarna ska vara korrekta och informativa i ett fröplantagesammanhang krävs ett antal antaganden:

1. Att urföräldrarna i fröplantageklonernas stamtavla – med andra ord de ursprungliga plusträden – kan betraktas som helt obesläktade med varandra. Givet att de ursprungliga plusträden kom från olika bestånd är detta antagande oftast rimligt men det kan i vissa fall finnas undantag.
2. Att antalet frön i skörden är så stort att det korrekt speglar föräldrarnas totala diversitet. För nästan alla fröplantageskördar (över 10 000 frön) är detta antagande rimligt och detta medför att den genetiska diversiteten beräknad för föräldrarna i fröplantagen kan betraktas som representativ även för fröskördens diversitet.
3. Att varje klons reproduktiva förmåga är proportionellt och linjärt beroende av dess antal levande rameter (träd) i fröplantagen. Detta är förmodligen det svagast underbyggda antagande vi gör i denna rapport och det finns många exempel på att det i strikt mening inte är helt riktigt, då vissa kloner tenderar att blomma och sätta mer kott än andra. Det finns dock skäl till att diversitetsuträkningarna är så robusta att begränsade avvikelser i klonernas reproduktiva förmåga ändå får begränsade effekter och vi kommer att behandla detta ämne särskilt genom att jämföra resultat med studier som kartlägger fröskördar med hjälp av DNA-markörer (avsnitt [Diversitetsskattningar baserade på genotypdata från fröplantageskördar och jämförelser mellan kloninventeringar och DNA-analyser av skördar](#)). Antagandet om den reproduktiva förmågans beroende av rametantal måste också justeras, särskilt om specifika skördemetoder såsom till exempel särplockning tillämpas.

Det är värt att notera att diversitetsparametrar som gruppsläktskap och statusnummer, till skillnad från vissa andra diversitetsmått, inte är beroende av hur det genetiska bidraget från mor och far kombineras (det vill säga vem som parar sig

med vem). Styrkan med detta oberoende är att inga antaganden om jämfördelad (panmiktisk) parning krävs för att diversitetsmått ska vara giltiga, så länge som man någorlunda korrekt har skattat varje föräldraklons reproduktiva förmåga.

Om vildpollen, som inte härstammar från fröplantagen, står för en betydande andel av befruktningarna och därmed ger avtryck i reproduktionsbidragen (Figur 5b) kan det finnas anledning att justera beräkningarna för detta. I strikt mening gäller då att:

$$\theta_{fpl} = \sum_{i=1}^N \sum_{j=1}^N (m_i + f_i(1 - i_{PK}))(m_j + f_j(1 - i_{PK}))\theta_{i,j} + \sum_{i=1}^N (m_i + f_i(1 - i_{PK}))i_{PK}\theta_{i,PK} + \frac{i_{PK}^2}{4}\theta_{PK}$$

Som synes justeras vikten av alla fadersbidrag nedåt med andelen pollenkontamination i_{PK} som antingen observeras (från DNA-profildata på skörden) eller predikteras med modeller såsom tidigare visats i avsnittet Genetisk vinst och Figur 1. Därtill kommer en term som beror på ett genomsnittligt parvis släktskap mellan fröplantageklonerna och det inkommande vildpollenet ($\theta_{i,PK}$) och slutligt en term som tar hänsyn till ett genomsnittligt gruppsläktskap för det inkommande vildpollenmolnet i sig (θ_{PK}). Med undantag för mycket speciella situationer är det rimligt att anta att vildpollen har genererats av en stor mängd fäder som alla är obesläktade med fröplantageklonerna och som dessutom är obesläktade med varandra. Således kan man göra approximationen $\theta_{i,PK} = \theta_{PK} = 0$ och då kvarstår enbart den första termen i den ovanstående ekvationen. Om man dessutom, såsom förut, kan anta att fröplantageklonernas reproduktionsbidrag är lika fördelade på fader- och modersidan ($p_i = m_i + f_i = 2m_i = 2f_i$) kan ovanstående ekvation förenklas ytterligare till:

$$\theta_{fpl} = \left(1 - \frac{i_{PK}}{2}\right)^2 \sum_{i=1}^N \sum_{j=1}^N p_i p_j \theta_{i,j}$$

Det är här ganska lätt att se att vid en situation där andelen inkorsning av vildpollen är noll procent ($i_{PK} = 0$) så sammanfaller ovanstående ekvation med de tidigare där ingen hänsyn togs till pollenkontamination. Det är också värt att notera att en situation med 100 procents pollenkontamination ($i_{PK} = 1$) kommer resultera i att gruppsläktskapet för skörden är en fjärdedel av vad den hade varit utan pollenkontamination.

Följaktligen kommer statusnumret (N_S) vid 100 procents pollenkontamination vara fyra gånger högre än motsvarande situation helt utan pollenkontamination. Det innebär också att statusnumret vid beaktande av pollenkontamination ibland till och med kan komma att överstiga det nominella antalet kloner i fröplantagen ($N_S > N$).

Ett annat specialfall som måste tas i beaktande är tillfällen då man väljer att skörda kottar enbart från ett urval av klonerna i fröplantagen, så kallad särplockning. I denna situation måste man ta hänsyn till att enbart de skördade klonerna ($N_{sär}$) kommer tillåtas att ge reproduktivt bidrag på modersidan, men det reproduktiva bidraget från faderssidan kommer att vara opåverkat av operationen då särplockning ej begränsar pollineringen. I detta fall kan man ej anta att $p_i = m_i + f_i = 2m_i = 2f_i$. Det reproduktiva bidraget från mödrar och fäder måste då beräknas strikt separat innan vidare skattningar av θ_{fpl} görs:

$$\text{Om klonen } i \in N_{sär}: m_i = \frac{n_i}{\sum_{j \in N_{sär}} n_j} \quad f_i = \frac{n_i}{2 \sum_{j=1}^N n_j}$$

Om klonen $i \notin N_{s\ddot{a}r}$: $m_i = 0$

$$f_i = \frac{n_i}{2 \sum_{j=1}^N n_j}$$

Som inses av detta uttryck har m_i och f_i inte lika fördelning över kloner och således måste alla vidare beräkningar av θ_{fpl} och N_S göras med de ekvationer som separerar moders- och fadersbidrag.

Utöver släktskapskoefficient och statusnummer som vi nu ingående behandlat, finns det ytterligare några parametrar som är relevanta för den genetiska diversiteten i fröplantager. Dessa innefattar fröplantagens proportionella gendiversitet (GD_{fpl}), fröplantageklonernas genomsnittliga självsläktskap (θ_{sj}), fröplantageklonernas genomsnittliga parvisa släktskap (θ_{par}), fröplantageklonernas inavelsgrad (F_{fpl}) och den förväntade inavelsgraden i fröplantageskörden ($F_{sk\ddot{o}}$).

Till att börja med är den proportionella gendiversiteten för en fröplantage ett enkelt mått på andelen diversitet som finns kvar i jämförelse med en tänkt oändligt stor population där man antar att $\theta = 0$. I princip gäller då att:

$$GD_{fpl} = 1 - \theta_{fpl}$$

En annan användbar släktskapsparameter för fröplantager är deras genomsnittliga självsläktskap (θ_{sj}) som i princip enbart tar hänsyn till självsläktskapskoefficienterna och inte inkluderar några parvisa släktskap mellan individer oavsett om sådana finns eller inte. Inkluderat hänsyn till eventuell pollenkontamination gäller då att:

$$\theta_{sj} = \sum_{i=1}^N (m_i + f_i(1 - i_{PK}))^2 \theta_i$$

Det är här värt att notera att för många äldre omgångar av fröplantager (EttO och de flesta TvåO) kan man rimligen anta att inga släktskap finns mellan fröplantagekloner och alla fröplantagekloner är dessutom utavlade ($\theta_i = 1/2$). I detta läge beror släktskapskoefficienten enbart på fördelningen av klonernas reproduktiva bidrag samt eventuell pollenkontamination. Om de reproduktiva bidragen dessutom kan antas vara lika fördelade över moders- och fadersbidrag ($p_i = m_i + f_i = 2m_i = 2f_i$) så kan man då använda en extremt förenklad formel för beräkning av fröplantagens gruppssläktskap genom att använda sig av det genomsnittliga självsläktskapet:

$$\theta_{fpl} = \theta_{sj} = \frac{(1 - \frac{i_{PK}}{2})^2}{2} \sum_{i=1}^N p_i^2$$

En motpol till det genomsnittliga självsläktskapet för en fröplantage är dess genomsnittliga parvisa släktskap (θ_{par}) som, å sin sida, enbart tar hänsyn till släktskapen mellan kloner och inte tar självsläktskapet i beaktande. Inkluderat hänsyn till eventuell pollenkontamination gäller då att:

$$\theta_{par} = \sum_{i=1}^N \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^N (m_i + f_i(1 - i_{PK}))(m_j + f_j(1 - i_{PK}))\theta_{i,j}$$

Det är tämligen enkelt att visa att θ_{sj} och θ_{par} kompletterar varandra på så sätt att deras summa är ekvivalent med fröplantagens totala släktskapskoefficient ($\theta_{fpl} = \theta_{sj} + \theta_{par}$).

I diversitetssammanhang är det slutligen av intresse att kvantifiera eventuell inavel bland fröplantageklonerna samt att skatta en förväntad inavelsgrad i fröplantageskörden. Bortsett från sambandet mellan inavel och diversitetsförluster har

inavelsgraden i sig menlig inverkan på anpassning, vitalitet, tillväxt och motståndskraftighet mot sjukdomar eftersom inaveln ger skadliga mutationer ett större inflytande över genetiskt betingade egenskaper. Denna så kallade inavelsdepression är ganska väl dokumenterad för gran, tall och även andra trädarter (Lundkvist m.fl. 1987, Skrøppa 1996, Wu m.fl. 2016, Mullin m.fl. 2019). Det är således högst motiverat att bevaka och skatta omfattning och grad även av inavel.

Inavelsgraden i själva fröplantagen är tämligen enkel att räkna ut från sådana data vi redan presenterat tidigare. Man utgår då återigen från klonernas självsläktskap:

$$F_{fpl} = 2 \left(\sum_{i=1}^N (m_i + f_i) \theta_i - \frac{1}{2} \right)$$

Det är här lätt att inse att kloner med självsläktskap på över $1/2$ kommer att bidra till en positiv inavelsgrad. Men det är också värt att notera att F_{fpl} enbart är relevant för populationen av föräldrakloner. Detta är en anledning till att man inte behöver ta hänsyn till pollenkontamination när man beräknar F_{fpl} . Till skillnad från släktskapskoefficient och statusnummer kan man inte anta att inavelsgraden är oberoende av hur allelerna kombineras, eftersom F snarare betraktar sannolikheten för IBD-händelser som äger rum inom individer (kloner) i populationen och inte mellan individer i denna population. Inavelsgraden är således beroende av hur allelerna kombineras och vilka kloner som parar sig med vilka. Vid beräkning av inavelsgrad är det således nödvändigt att göra ytterligare antaganden utöver de som tidigare gjorts (s. 23) och man kan inte automatiskt anta att inavelsgrad beräknat för föräldraklonerna är generaliserbar till att gälla också dess avkomma, det vill säga fröplantageskörden ($F_{skö}$). Såvitt man inte bedriver särplockning kan man göra antagandet att parning mellan fröplantageklonerna är panmiktisk, och att den således sker med en sannolikhet strikt proportionell till klonernas reproduktiva bidrag med avseende på både moder- och fadersidan. Rimligheten av detta antagande kommer att diskuteras när vi gör jämförelser med resultat av DNA-markörstudier på fröplantageskördar (avsnitt [Jämförelser mellan kloninventeringar och DNA-analyser av skördar](#)). Den förväntade inavelsgraden i skörden ($F_{skö}$) kommer i detta fall att beräknas genom:

$$F_{skö} = \sum_{i=1}^N \sum_{j=1}^N (2m_i)(2f_j(1 - i_{PK}))\theta_{i,j} + \sum_{i=1}^N (2m_i)i_{PK}\theta_{i,PK}$$

Som synes spelar här återigen pollenkontaminationen en roll. Om man i likhet med tidigare fall antar att fröplantageklonerna inte är släkt med de vilda träd som genererat det kontaminerande pollenmolnet ($\theta_{i,PK} = 0$) och dessutom återigen antar att klonernas reproduktiva bidrag är lika på moders- och faderssidan ($p_i = m_i + f_i = 2m_i = 2f_i$) kan ovanstående ekvation förenklas till:

$$F_{skö} = (1 - i_{PK}) \sum_{i=1}^N \sum_{j=1}^N p_i p_j \theta_{i,j} = \frac{1 - i_{PK}}{(1 - \frac{i_{PK}}{2})^2} \theta_{fpl}$$

Efter att ha ombildat en av de tidigare ekvationerna kan det vara intressant att notera att skördens inavelsgrad under dessa förhållanden kan beskrivas ganska enkelt i termer av fröplantagens gruppsläktskap. Om pollenkontaminationen är försumbar, så gäller till och med att $F_{skö} \approx \theta_{fpl}$. Gruppsläktskap i fröplantagen (föräldrarna) ger alltså upphov till den förväntade inavelsgraden i skörden (avkomman).

Vid fall av särplockning måste man dock använda sig av den icke-förenklade formeln (åtminstone den första termen) för att beräkna skördens inavelsgrad, eftersom man i det läget inte kan anta att de reproduktiva bidragen fördelas lika på moders- och faderssidan.

Förutsatt antagandet att parning mellan klonerna är panmiktisk är det slutligen möjligt att uppskatta den förväntade andelen frön som härrör från självkorsningar i en skörd ($E(sj)$):

$$E(sj) = \sum_{i=1}^N (2m_i)(2f_i(1 - i_{PK}))$$

Huruvida denna skattning och antagandena bakom den är rimliga, är också föremål för diskussion och kommer att behandlas vidare i avsnittet Jämförelser mellan kloninventeringar och DNA-analyser av skördar.

Diversitetsskattningar baserade på fröplantageinventeringar

För att kunna studera robustheten av de tidigare beskrivna nyckeltalen för genetisk vinst, standardiserat ursprung samt genetisk diversitet (avsnitt Teori), använde vi oss av omfattande inventeringsdata från sammanlagt 24 tallfröplantager och nio granfröplantager (Tabell 3).

Tabell 3: Översikt över de fröplantager vars inventeringsdata ingår i rapporten fördelat på trädslag (tall/gran), fröplantageomgång (EttO, TvåO och TreO) och tänkt frözonstillhörighet i landet uppdelat på Norr, Mellan och Söder.

Tall	Norr, frözoner T1 - T10	Mellan, frözoner T12 - T18	Söder, frözoner T19, T20	Summa
EttO	2	0	0	2
TvåO	8	2	2	12
TreO	8	2	0	10
Summa	18	4	2	24
Gran	Norr, frözoner G1-G3	Mellan, frözoner G4 - G8-9M	Söder, frözoner G7, G8-9S	Summa
EttO	1	1	1	3
TvåO	0	2	2	4
TreO	1	0	1	2
Summa	2	3	4	9

För tio tallfröplantager och sex granfröplantager fanns inventeringsdata från mer än en tidpunkt vilket gav oss möjlighet att studera dessa fröplantagers utveckling över tid och undersöka effekten av olika åtgärder och händelser som uppkommit mellan inventeringstillfällena. Totalt uppgår antalet inventeringar i rapporten till 38 för tall och 16 för gran. För 15 tallfröplantager var det dessutom möjligt och informativt att prognosticera deras egenskaper vid specifikt valda tidpunkter genom att välja den inventering som låg närmast i tid och därefter göra prognoser för hur denna fröplantage skulle uppföra sig i olika mognadsstadier med avseende på

pollenproduktion. Denna typ av ”framskrivning” av fröplantagernas egenskaper gjordes vid 16 olika tillfällen genom att använda prediktionsfunktionen för pollenproduktion (avsnitt [Genetisk vinst](#) och Figur 1) utvecklad av Rosvall och Wennström (2008).

Sammanfattningsvis användes delar av Plantvals matematiska regler (avsnitt [Genetisk vinst](#) samt Berlin m.fl. 2019) formaliserade genom matematiska formler i Excel för att beräkna den genetisk vinsten samt det standardiserade ursprunget. Den genetiska diversiteten räknades ut enligt de formler som redogjorts för i avsnitt [Genetisk diversitet](#) (Lindgren & Mullin 1998) kodifierade i ett litet dataprogram, *PIDS* ver. 1.1 (Population Identity-by-Descent Statistics, 2015-08-25, Tim Mullin), som utvecklats inom ramen för tidigare projekt i Skogforsk. För att hantera pollenkontamination samt särplockningar var dock vissa efterjusteringar av utdata från *PIDS* nödvändiga att göra genom ytterligare formelberäkningar i Excel.

Diversitetsskattningar baserade på genotypdata från fröplantageskördar

Som en del av diversitetsskattningarna gjordes även en jämförelse med de skattningar från några av de fröplantager som inventerades och DNA-profilerades i en tidigare publicerad vetenskaplig studie (Heuchel m.fl. 2022). Denna studie är en del av ett större Formasprojekt som är i formen av ett samarbete mellan EMG på Umeå Universitet och Skogforsk. Barr eller övervintringsknoppar från plantagekloner plockades i arkiv, alternativt i respektive fröplantage om specifika kloner saknades i arkiv. Frön från skördar och motsvarande bestånds- och mätarfrö odlades upp i Sävar under vintern 2015/2016 och barr samlades in från samtliga plantor från berörda plantager och bestånds- och mätarfrö.

Tabell 4: Översikt över de fröplantager vars parametrar skattades från genotypdata fördelat på trädslag (tall/gran), fröplantageomgång och tänkt frözonstillhörighet i landet.

Fröplantage	Omgång	Frözon	Skördeår	Antal sekvenserade fröplantor
Tall				
604 Lilla Istad	TvåO	T19	2007	314
123 Klocke	EttO	T1c-T3	1985, 1996, 2008	215, 293, 301
621 Västerhus	TvåO+	T10	2014	299
Gran				
7 Lillpite	EttO	G2	1973	231
501 Bredinge	TvåO	G7	2000	431
52 Maglehem	EttO	G8-9S	1993, 2000	137, 304

DNA extraherades från allt insamlat material och detta genomgick i sin tur en metod som ger en reducerad representation av genomet med hjälp av ett restriktionsenzym. Restriktionsenzymet klipper DNA-strängen vid specifika basparskombinationer. Fragment av en specifik längd väljs sedan ut och sekvenseras. De sekvenserade fragmenten jämförs mot ett referensgenom och de basparsvarianter som skiljer sig

mellan individer (enparspolymorfi eller SNP) används för vidare analys och jämförelse. Detta görs både för att etablera antavlan hos fröskördarna och på så sätt skatta andelen inkorsning av vildpollen och för att jämföra den genetiska diversiteten hos skördarna. SNP-markörer är loci (positioner i genomet) med två alleler, en som överensstämmer med referensgenomet och en alternativ allel.

Släktskap beräknades från genotypvärde över samtliga SNP:ar. Genotypvärdet som användes är baserat på de två alleler som återfinns i varje loci hos individerna (diploida). Om en individ har två alleler som stämmer överens med referensgenomet i ett specifikt locus får den individen värdet 0 på just den positionen. Med en alternativallel och en referensallel blir värdet 1 och med två alternativalleler blir värdet 2. Då fler alleler delas mellan individer som är släkt, räknar vi med att korrelationen i genotypvärde är högre hos besläktade individer än genomsnittet. Däremot ska det beaktas att alla alleler inte förekommer i samma grad, och att sannolikheten för släktskap ökar med hur många ovanliga alleler som individer delar. Det är mer sannolikt att en ovanlig allel som delas mellan två individer gör så genom IBD än om allelerna är vanligt förekommande i populationen. Detta kontrollerades genom att först skatta allelefrekvenserna över alla loci sammantaget över alla naturbestånd och plusträd som provtagits – dessa användes sedan som referens vid släktskapsberäkningar hos fröplantageskördar. För denna studie användes en metod utvecklad av Ritland (1996) vilken skattar släktskapet mellan två individer, som ett genomsnittligt släktskap för varje allel över varje individuellt lokus, vilka i sin tur viktas beroende på deras respektive allelefrekvenser i referenspopulationen. Metoden återfinns i mjukvaran COANCESTRY (Wang 2011) och är implementerad i R-paketet 'related' vilket användes för analyserna (<https://rdr.io/rforge/related>).

Parvisa släktskap mellan samtliga sekvenserade individer inom vardera art skattades. Först etablerades föräldraavkommekopplingar och sedan syskon- och halvsyskonskap i skördar från samma plantage. Från dessa resultat gick det sedan att härleda andelen inkorsning av vildpollen och varje plantageklons totala reproduktiva bidrag (p_i) till fröskörden. Här etablerades två mått, ett som bara berörde interna korsningar i plantagen och ett som också inkluderade andelen vildpollinerat frö. Det senare från antagandet att om inget släktskap kunde härledas till en andra förälder i plantagen eller ett närmare släktskap än förväntat mot en annan fröplanta (om så var fallet antogs de dela en gemensam oidentifierad förälder från plantagen) ansågs pollenbidraget härstamma från individer i kringliggande bestånd. Dessa vildpollendonatorer hade ett proportionellt reproduktivt bidrag vardera på $1/n$ där n är antalet sekvenserade fröplantor från respektive skörd. De två måtten användes i sin tur för att skatta det effektiva antalet föräldrar enligt Nielsen m.fl. (2003):

$$N_{ep} = (n - 1)^2 / \sum_{i=1}^{N_p} p_i^2 (n + 1)(n - 2) + 3 - n$$

Det ska dock påpekas att när antalet observerade föräldrar (N_p) är högt och n är lågt så överskattar denna ekvation det effektiva antalet föräldrar.

Givet att samtliga föräldrakloner i plantagen är obesläktade borde även statusnumret kunna härledas från klonernas proportionella reproduktiva bidrag:

$$N_s = \frac{1}{2\theta_{fpl}} \sim 1 / \sum_{i=1}^n p_i^2$$

Från fröskördarna skattades också andelen frö som härstammar från självpollinering. I fröplantager förekommer flertalet rameter av samma genotyp, vilket ökar sannolikheten för korsning mellan dessa. När parvist släktskap mellan plantagekloner och fröplantor skattades förekom det skattningar med hög korrelation i genotypvärden

och släktskapsestimat nära 1. Andelen frö från självpollinering skattades baserat på detta och jämfördes med förväntad andel självkorsning givet vildpollenbidraget i skörden (i_{PK}) och varje plantageklons totala reproduktiva bidrag (p_i) som:

$$E_{(sj)} = (1 - i_{PK}) \sum_{i=1}^N p_i^2$$

Resultat och diskussion

Stickprov av kloninventeringar för tall- och granfröplantager

Betydande variation i egenskaper hos de 33 inventerade fröplantagerna observerades för både tall och gran. Nyckeltal för samtliga fröplantager, inventeringar och framskrivningar listas i Bilaga 1, Kompletta inventeringsdata (Tabell A1 och A2). I korthet kan de viktigaste trenderna likaväl illustreras genom en närmare betraktelse av ett stickprov på fem tallfröplantager och fyra granfröplantager. Det ska påpekas att vi i rapporten refererar till specifika fröplantager med rikslängdsnummer följt av ortsnamn (eller annat namn), till exempel "627 Alvik". Fröplantager för vilka rikslängdsregistrering ännu inte är slutförd benämns som ??? följt av ortsnamn, till exempel "??? Örbäck".

De fem tallfröplantagerna (Tabell 5) omfattar allt från första omgångens plantager av initialt beståndsurvalda och obesläktade plusträd (till exempel 125 Våge etablerad 1969) till unga tredje omgångens plantager där högavkastande samt vältestade första generationens plusträd ingår, liksom ett mindre antal klontestade F_1 -individer (till exempel 642 Långtora etablerad 2013) vilket ökar den genetiska vinsten. Men likaså ökar sannolikheten för släktskap mellan fröplantageklonerna i sådana nyare fröplantager.

Det är också lätt att observera den successiva ökningen av genetisk vinst från de tidigast anlagda EttO-fröplantagerna ($PI_{fpl50} = PI_{fpl85} = 108,8$) till de senast anlagda TreO-plantagerna ($PI_{fpl50} = 118,5$, $PI_{fpl85} = 115,0$). Det är anmärkningsvärt att denna trend är tämligen tydlig trots att de unga TreO-plantagerna 634 Långnäs och 642 Långtora, till följd av sin låga ålder och låga pollenproduktion, fortfarande erhåller betydande vinstavdrag till följd av hög predikterad pollenkontamination ($i_{PK} = 82$ och 100 procent för respektive plantage). TreO-plantagerna förväntas alltså producera frö och tallplantor med än bättre genetisk vinst än vad som visas i Tabell 5, medan de äldre fröplantagerna redan uppnått maximal pollenproduktion och inte förväntas få lägre pollenkontamination (PK) och högre genetisk vinst än vad de uppvisar idag. Det är också värt att notera att den genetiska vinsten relativt lokalt oförädlat beståndfrö, också är avhängig av huruvida materialet används på en mild lokal där den förväntade överlevnaden är 85 procent eller högre (PI_{fpl85}) eller på en kärvare lokal där det lokala beståndfröet förväntas få en överlevnad på enbart 50 procent (PI_{fpl50}). På milda lokaler kommer man enbart att kunna räkna hem genetisk vinst i tillväxt. Sådana fröplantager där föräldraklonernas hårdighet prioriterats vid urval (till exempel 627 Alvik och 634 Långnäs), kommer således inte att kunna dra nytta av den ökade hårdigheten i denna situation. På kärvare lokaler däremot så erhåller 627 Alvik och 634 Långnäs extra vinster i produktionsindex i jämförelse med andra fröplantager där enbart tillväxtökning prioriterats.

Beträffande standardiserat ursprung är det värt att notera att samtliga fröplantager i stickprovet är lokaliserade, i varierande grad, söder om de ingående klonernas genomsnittliga ursprungslatitud (skillnaderna varierar från 0,16 till 4,02 breddgrader). Faktum är att detta gäller för alla tallfröplantager som undersöktes, med undantag av 606 Gotthardsberg (Tabell A1). Anledningen härtill är att det är lättare att erhålla en hög och stabil fröproduktion i mildare och sydligare lägen. Dessutom antar Plantvals beräkningar att vildpollen, till följd av förhärskande vindar, kan ha ett ännu sydligare ursprung än fröplantagens lokaliseringslatitud (avsnitt Standardiserat ursprung). Detta innebär att fröplantageskördens standardiserade ursprungslatitud (LAT_{fpu}), till följd av pollenkontamination från lokala bestånd i närheten av fröplantagen, blir sydligare än vad den genomsnittliga ursprunglatituden för fröplantageklonerna anger (LAT_{kloner}). I stickprovet varierar skillnaderna mellan den standardiserade ursprungslatituden för själva fröplantagen och dess ingående kloner från 0,19 till 0,96 breddgrader. Dessa skillnader är mindre än motsvarande skillnader mellan fröplantagelokalisering och klonursprung, eftersom pollenkontaminationens genetiska bidrag till skörden är begränsat till högst 50 procent (hela fadersbidraget).

Tabell 5. Sammanfattning av egenskaper för ett stickprov av inventerade tallfröplantager som innefattar nyckeltal för genetiskt index, produktionsindex, standardiserat ursprung, genetisk diversitet och förväntad andel självbefruktade frön i skörden.

Fröplantage	125 Våge	627 Alvik	624 Köpman- holmen	634 Långnäs	642 Långtora
Grunddata					
Frözon	T6	T2, T7	T12	T2	T18
Omgång	EttO	TvåO	TvåO	TreO	TreO
Förädlingsnivå	1g	1,25gS	1,25g	1,5gS	1,5g
Latitud (°)	63,25	63,78	63,17	65,39	59,71
Longitud (°)	18,78	20,31	18,52	21,23	17,13
Höjd över havet (m)	17	5	20	15	26
Etablerad år	1969	1989	1990	2007	2013
Besläktade kloner?	Nej	Nej	Ja	Nej	Ja
Pollineringsstart (t_{pol})	1979	1999	2000	2017	2023
År för senaste inventeringsdata	2007	1989	1993	2007	2015
Antal kloner (N)	52	135	91	26	45
Antal rameter (träd)	1895	9206	5057	4526	3715
Förv. pollenkontamination idag (i_{PK} , %)*	40	40	40	82	100
Genetisk vinst					
Genetisk vinst, höjdtillväxt (%)*	8,8	8,8	10,8	14,0	15,0
Genetisk vinst, överlevnad (%)*	0,0	2,0	0,0	3,5	0,0
Produktionsindex PI_{fpu50} *	108,8	111,7	110,8	119,3	115,0
Produktionsindex PI_{fpu85} *	108,8	108,8	110,8	114,0	115,0
Standardiserat ursprung					
Standard. ursprung, kloner (LAT_{kloner} , °)	65,8	67,8	63,6	67,1	59,9
Standard. ursprung fröplantage (LAT_{fpu})	65,2	66,9	63,4	66,2	59,5
Genetisk diversitet					
Gruppsläktskap exkl. PK (ϑ_{fpu})	0,010	0,007	0,015	0,021	0,024
Statusnummer exkl. PK. (N_s)	49,1	66,8	32,6	23,8	20,5
Förv. % frö från självbefr. exkl. PK ($E(sj)$)	2,0	1,4	3,1	4,2	3,5
Gruppsläktskap inkl. PK (ϑ_{fpu})*	0,007	0,004	0,010	0,007	0,006
Statusnummer inkl. PK (N_s)*	76,7	104,4	50,9	68,4	82,0
Förv. % frö från självbefr. inkl. PK ($E(sj)$)	1,2	0,8	1,8	0,8	0,0

* Dessa egenskaper har framskrivits till dagens läge (år 2023) genom att använda senaste inventeringsdata och sedan justera värden med hjälp av en prognosmodell för förväntad procentandel pollenkontamination vid stigande fröplantageålder (Almqvist m.fl. 2010).

Beträffande genetisk diversitet är det värt att notera att skattningar av statusnummer (N_s) exklusive pollenkontamination var systematiskt lägre än antalet kloner i fröplantagen, vilket visar att den genetiska diversiteten är lägre än vad klonantalet ger sken av. I genomsnitt var det nominella antalet kloner 83 procent högre än motsvarande statusnummer i stickprovet. För de tre fröplantager med obesläktade kloner (125 Våge, 627 Alvik samt 634 Långnäs) var antalet kloner i genomsnitt 39 procent högre än motsvarande statusnummer. För dessa fröplantager är det således enbart ojämn fördelning av rameter för varje klon som gör att statusnumret är lägre än klonantalet. För de fröplantager som hade besläktat material (624 Köpmanholmen och 642 Långtora) var däremot antalet kloner i genomsnitt 149 procent högre än motsvarande statusnummer. För dessa fröplantager kan såväl släktskap mellan kloner som ojämn rameterfördelning mellan klonerna bidra till det lägre statusnumret.

Pollenkontamination är en faktor som däremot kan öka statusnummer och därmed även den genetiska diversiteten. Om man tar sådan vildpollinering i beaktande och dessutom antar att fäderna till pollenmolnet inte har någon släktskap med fröplantageklonerna eller med varandra, så blir statusnumret betydligt högre än motsvarande statusnummer där man inte tar hänsyn till pollenkontamination. Det ska poängteras att graden av pollenkontamination får en väldigt stark inverkan på statusnumret. Fullvuxna fröplantager med enbart 40 procent pollenkontamination får N_s som är en faktor 1,56 gånger högre än motsvarande N_s utan pollenkontamination (till exempel 624 Köpmanholmen), medan unga och omogna fröplantager med 100 procent pollenkontamination (till exempel 642 Långtora) får ett N_s som är hela fyra gånger högre än motsvarande N_s utan pollenkontamination. Med pollenkontamination i beräkningen är det även fullt möjligt att statusnumret överskrider fröplantagens nominella klonantal, vilket också skedde för 125 Våge, 634 Långnäs och 642 Långtora (Tabell 5). Den andel frö som förväntades härröra från självkorsningar varierade från 1,4 till 4,2 procent om pollenkontaminationen försumrades, men var betydligt lägre (från 0 till 1,8 procent) om pollenkontaminationen togs med i beräkningen.

Om man i stället betraktar stickprovet av fyra granfröplantager (Tabell 6) är trenderna något lättare att tolka eftersom Plantval inte tar med överlevnad i beräkningen. Bristande överlevnad vid granplantering orsakas sällan av bristande hårdighet i allmänhet utan är nästan alltid kopplad till specifika och svårförutsägbara händelser såsom bristande markberedningar, snytbageangrepp och torka. I dagsläget tar Plantval inte heller hänsyn till pollenkontamination för gran utan den antas vara försumbar oavsett fröplantageålder.

Det är därför mycket tydligt att den genetiska vinsten för höjdtillväxt följer fröplantagetypen, det vill säga 10 procents vinst för EttO-plantager (487 Lustnäset), 15 procents vinst för TvåO-plantager (504 Ålbrunna) och 25 procents vinst för TreO-plantager (518 Söregärde och ??? Örbäck). Eftersom enbart höjdtillväxt räknas för gran så följer den genetiska vinsten och produktionsindexet (PI_{fpl}) varandra helt och hållet.

Tabell 6. Sammanfattning av egenskaper för ett stickprov av inventerade granfröplantager som innefattar nyckeltal för genetiskt index, produktionsindex, standardiserat ursprung, genetisk diversitet och förväntad andel självbefruktade frön i skörden.

Fröplantage	487 Lustnäset	504 Ålbrunna	518 Söregärde	??? Örbäck
Grunddata				
Frözon	G6*	G5	G7	G3L
Omgång	EttO	TvåO	TreO	TreO
Förädlingsnivå	1g	1,25g	1,5g	1,5g
Latitud (°)	59,6	59,51	56,79	63,17
Longitud (°)	13,51	17,54	16,36	17,03
Höjd över havet (m)	60	20	15	27
Etablerad år	1970	1985	2004	2009
Besläktade kloner?	Nej	Ja	Nej	Ja
År för senaste inventeringsdata	1998**	1985	2017	2009
Antal kloner (N)	48	139	79	27
Antal rameter	1323	8316	6588	10196
Genetisk vinst				
Genetisk vinst, höjd (%)	10,0	15,0	25,0	25,0
Produktionsindex PI_{fpl}	110,0	115,0	125,0	125,0
Standardiserat ursprung				
Standard. härkomstlatitud (°)***	58,0	59,5	57,0	62,3 - 62,7
Genetisk diversitet				
Gruppsläktskap (ϑ_{fpl})	0,0140	0,0051	0,0171	0,0246
Statusnummer (N_s)	35,7	98,5	29,3	20,3
Förväntad % frö fr. självbefr. ($E(sj)$)	2,8	0,9	3,4	4,9

Notering: Fröplantager som ännu ej registrerats i Skogsstyrelsens rikslängd har ej erhållit fröplantagenummer, t.ex. ??? Örbäck

* Klassifikationen av 487 Lustnäset såsom anpassad till G6 är en ungefärlig efterhandskonstruktion eftersom denna fröplantage numera är nedlagd och var enbart aktiv innan den nuvarande frözonsindelningen etablerades.

** Inventeringsdata beskriver läget efter en genetisk gallring som genomfördes år 1998

*** Plantval ger för närvarande inga konsekventa angivelser av standardiserat klonursprung och plantageursprung för gran. Därför anges här istället härkomst enligt Skogsstyrelsens rikslängd, 2021-05-26

I likhet med tallfröplantagerna ligger diversitet och statusnummer (N_s) för granfröplantagerna lägre (20,3–98,5) än deras nominella klonantal (27–139). Som redan nämnts beror detta dels på en ojämn rametfördelning mellan kloner som skapar en variation i föräldrarnas reproduktiva bidrag till skörden, dels på att klonerna i sig kan vara besläktade. Antalet kloner var i genomsnitt 70 procent högre än statusnumret inom stickprovet. Det ska dock nämnas att de två TreO-plantagerna i stickprovet utmärker sig något gällande diversitet där den äldre fröplantagen 518 Söregärde har ett klonantal som är mer än dubbelt (faktor 2,7) så stort som statusnumret, medan den yngre fröplantagen ??? Örbäck har ett klonantal som enbart överstiger statusnumret med 33 procent. Orsaken till detta är att 518 Söregärde har en kraftigt skev rametfördelning där de tio bäst representerade klonerna (av totalt 79) står för över hälften av rametantalet vilket leder till ett N_s som är mycket lägre än det nominella klonantalet trots att fröplantagen inte inbegriper några besläktade kloner. Å andra sidan har ??? Örbäck en mycket jämnare fördelning av rameter över kloner och det släktskap som finns i Örbäck är av en mycket ringa natur (två kloner av 27 är halvsyskon men alla övriga kloner är helt obesläktade). Således är N_s för ??? Örbäck enbart gradvis lägre än antalet kloner trots släktskapet.

Exempel: inventeringar vid stigande fröplantageålder

I denna rapport tar vi upp två metoder som illustrerar fröplantagers utveckling med stigande ålder. Dessa två metoder innefattar upprepade kloninventeringar och framskrivningar av fröplantagens mognadsgrad genom ekvationen för förväntad pollenkontamination med stigande ålder (avsnitt [Genetisk vinst](#) och Figur 1). Som exempel undersöker vi här två tallfröplantager, 623 Pålberget och 625 Dal, för vilka vi har två kloninventeringar per fröplantage tillgängliga och på vilka pollenkontaminationsfunktionen appliceras (Tabell 7).

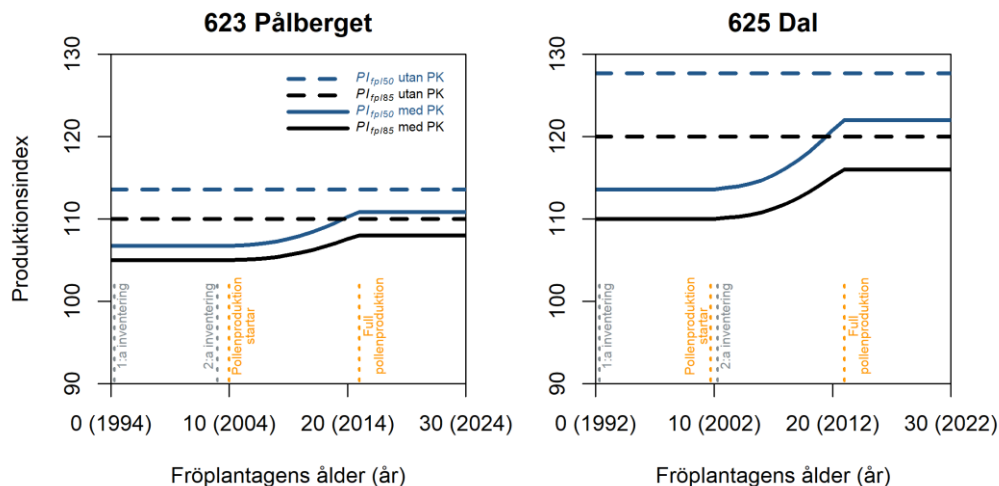
Tabell 7. Grunddata för de tallfröplantager för vilka detaljerade utvecklingstrender predikterades. Två kloninventeringar för varje fröplantage fanns tillgängliga.

Fröplantage	623 Pålberget		625 Dal	
Frözon	T3, T6		T12, T10	
Omgång	TvåO		TvåO+	
Förädlingsnivå	1,25gS		1,5gS	
Latitud (°)	65,44		62,95	
Longitud (°)	21,27		18,22	
Höjd över havet (m)	15		10	
Etableringsår	1994		1992	
Besläktade kloner?	Nej		Nej	
Pollineringsstart (t_{pol})	2004		2002	
Standard. ursprung, kloner (LAT_{kloner} , °)	66,0		65,0	
	1:a	2:a	1:a	2:a
Inventeringar	(1994)	(2003)	(1992)	(2002)
Antal kloner (N)	166	165	10	10
Antal rameter (träd)	5763	5506	5855	4786

Både 623 Pålberget och 625 Dal tillhör andra omgångens fröplantager etablerade under 1990-talet och ingen av dem innefattar besläktade kloner. Bägge fröplantager inventerades också vid anläggandet samt ca tio år efteråt, då kott- och fröproduktionen startat. Likafullt skiljer sig dessa åt i genetisk nivå eftersom 625 Dal var resultatet av ett ganska skarpt urval där enbart tio elitkloner valdes ut och 625 Dal har därmed åsatts den genetiska nivå (1.5gS) som normalt sett är förbehållen TreO-plantager. Å andra sidan bestod 623 Pålberget av 166 kloner vid etablering och är således att betrakta som en reguljär TvåO-plantage (genetisk nivå på 1.25gS).

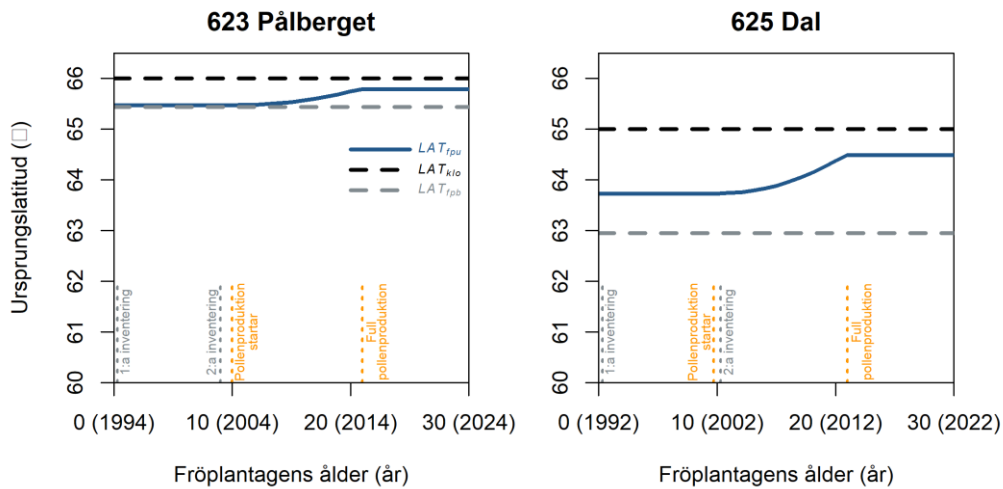
Eftersom den genetiska vinsten beräknas med hjälp av Plantvals funktioner betraktas fröplantagerna som helheter och förändringar i klonfördelningen kommer i sig inte ha någon inverkan. Dock är det i Figur 6 lätt att se hur exempelfröplantagernas successiva mognad har en viss inverkan på den genetiska vinsten allteftersom den egna pollenproduktionen ökar och pollenkontaminationen därmed minskar. Likafullt når aldrig fröplantagerna sin teoretiskt maximala vinstnivå (streckade linjer i Figur 6) då pollenkontaminationen aldrig tillåts vara mindre än 40 procent. Eftersom både 623 Pålberget och 625 Dal primärt är designade för frözoner i Norrlands inland (T3, T6, T10 och T12) har viss vikt lagts vid planthärdighet vid urvalet (1.25gS och 1.5gS) och således presterar dessa fröplantager relativt sätt bättre på just kärva lokaler (blå linjer). Men de har inte lika imponerande produktionsindex på milda lokaler (svarta

linjer) där överlevnaden för ortens material var tämligen god (>85 procent). På sådana lokaler skulle med all säkerhet fröplantager där fokus legat helt på tillväxt (1.25g och 1.5g) ha presterat bättre.



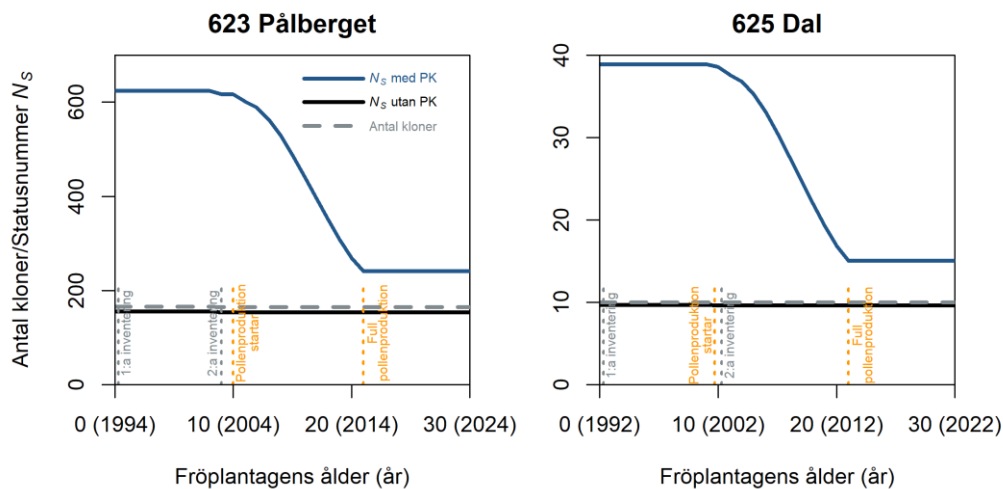
Figur 6. Prediktioner av fröskördens produktionsindex (dess volymtillväxt relativt oförädlad lokalt förnygringsmaterial) med stigande fröplantageålder enligt Plantvals beräkningar på trakter där planthärdighet (överlevnad) är en viktig faktor (PI_{fp150} blå linjer) och på trakter där härdighet inte är viktig (PI_{fp185} svarta linjer). Tidpunkter för inventeringar och för fasövergångar i fröplantagemognad är indikerade med punkterade vertikala linjer i grått respektive orange.

En analys liknande den för fröplantagens produktionsindex kan också göras för fröplantagens standardiserade ursprungslatitud (LAT_{fpu} , Figur 7). I allmänhet kan det noteras att både LAT_{klo} och LAT_{fpu} för fröplantagerna 623 Pålberget ($65,0^{\circ}N-66,0^{\circ}N$) och 625 Dal ($63,8^{\circ}N-65,0^{\circ}N$) ligger något nordligare än deras respektive frözoners geografiska latituder (T3, T6, $63,3^{\circ}N-64,7^{\circ}N$ och T10, T12, $61,9^{\circ}N-63,6^{\circ}N$). Den viktigaste anledningen till denna diskrepans är att klonurvalet för bägge fröplantager har prioriterat härdighet och överlevnad i betydande mån (typ 1.25gS och 1.5gS) och i sådana situationer rekommenderas att man sydförflyttar förnygringsmaterial med en eller två breddgrader (se till exempel Berlin m.fl. 2016). Hursomhelst kan man även här se att fröplantagens mognad och egen pollenproduktion har en viss inverkan på LAT_{fpu} . Detta är tydligare för 625 Dal där det föreligger ett visst latitudavstånd (2,1 grader) mellan klonernas ursprung och fröplantagens lokalisering. Vid stigande ålder och mognad förväntas 625 Dal producera fröskördar med successivt nordligare genomsnittsursprung allteftersom inkorsningen av sydligare pollen från fröplantagelokalen minskar. Även för det standardiserade ursprunget använde vi oss av Plantvals ingångsvärden som inte kan uppdateras med avseende på förändrad rametfördelning mellan kloner som upptäcks i inventeringar. För säkerhets skull kontrollberäknade vi också klonernas ursprungslatitud baserat på kloninventeringsdata (LAT_{kloner}) från bägge inventeringar och fröplantager. Resultatet visade att skattningarna skilde mindre än 0,02 grader mellan inventeringstillfällena. Med avseende på upprepade inventeringar och ålder synes alltså Plantvals metodik och värdering vara robust trots att den inte tar hänsyn till eventuella förändringar i rametfördelning över kloner.



Figur 7. Prediktioner av fröskördens standardiserade ursprungslatitud (LAT_{fpu} blå linje) med stigande fröplantageålder enligt Plantvals beräkningar. Klonernas genomsnittliga ursprungslatitud (LAT_{klo}) samt fröplantagelokalens latitud (LAT_{fpb}) indikeras med streckade svarta respektive gråa linjer. Tidpunkter för inventeringar och för fasövergångar i fröplantagemognad är indikerade med gråa respektive orangefärgade punkterade vertikala linjer.

Slutligen kan man även analysera den genetiska diversiteten (kvantifierad genom N_S) på samma sätt (Figur 8). Om man inte tar hänsyn till pollenkontamination ligger N_S för bägge fröplantager (154,3–156,1 för 623 Pålberget och 9,6–9,7 för 625 Dal) strax under det nominella klonantalet. Ingen av fröplantagerna har kloner som är besläktade med varandra och således avslöjar jämförelsen mellan N och N_S att rametfördelningen mellan klonerna är tämligen jämn. Eventuella avgångar mellan anläggningen i början av 90-talet och inventeringarna år 2002–2003 verkar dessutom knappt ha påverkat den genetiska diversiteten alls vilket antyder en stabil utveckling. Om man däremot tar hänsyn till pollenkontaminationen påverkas statusnummer i högsta grad av fröplantagens fysiologiska mognad. Om man utgår från att inkorsande pollen är inbördes obesläktade och helt obesläktade med fröplantageklonerna så beräknas den genetiska diversiteten vara mycket hög vid den tidpunkt då fröplantagen börjar producera frö ($N_S \approx 620$ i 623 Pålberget och $N_S \approx 39$ i 625 Dal). Dock minskar denna genetiska diversitet alltmer då fröplantagernas interna pollenproduktion påbörjas och planar sedan ut på $N_S \approx 240$ i 623 Pålberget och $N_S \approx 15$ i 625 Dal vid en antagen stabil pollenkontamination på 40 procent.



Figur 8. Prediktioner av fröskördens statusnummer (N_s , genetisk diversitet) inklusive pollenkontamination (blå linje) och exklusive pollenkontamination (svart linje). Antalet nominella kloner i fröplantagen indikeras med streckad grå linje. Tidpunkter för inventeringar och för fasövergångar i fröplantagemognad är indikerade med gråa respektive orangefärgade streckade linjer.

Sammantaget ger detta en bild av hur genetisk vinst, standardiserat ursprung och genetisk diversitet påverkas av nya inventeringsdata och av stigande fröplantageålder. Det kan generellt sägas att data från nya inventeringar nästan aldrig givit någon anledning att justera någon av parametrarna. Men det är likafullt tydligt att tallfröplantagers reproduktiva mognad i sig har en betydande inverkan på alla dessa parametrar, vilket gör fröplantagens ålder vid fröskörd till en viktig faktor i sammanhanget. För granfröplantager är åldersberoendet sämre studerat så där är det svårare att göra prognoser, men man kan förvänta sig att det finns liknande utvecklingstrender även för gran. Observationer av fröplantagens blomningsförmåga är hursomhelst mycket viktiga för att man ska kunna bilda sig en god uppfattning om genetisk vinst, standardiserat ursprung och genetisk diversitet hos en enskild fröskörd från fröplantagen.

Exempel: störningar – skapade och ofrivilliga

Störningar och åtgärder som en fröplantage utsätts för under sin livstid, är en annan faktor som potentiellt kan påverka genetisk vinst, standardiserat ursprung och genetisk diversitet. De skapade åtgärder vi diskuterar i detta avsnitt är av ren skötselkaraktär för att bibehålla eller öka fröplantagens produktion. Således handlar det mestadels om skötselgallringar och beskärningar som inte har som mål att påverka fröplantagens genetiska status i sig. De åtgärder som specifikt påverkar fröskördens genetiska sammansättning behandlas separat i avsnitt [Exempel: Särplockning av fröplantage](#) och [Exempel: Genetisk gallring](#). Fröplantager kan även drabbas av särskilda kalamiteter såsom frost-/vinterskador, torka eller angrepp av olika insekter och herbivorer eller sjukdomar. Kalamiteter kan också uppstå till följd av inoptimalt eller felaktigt utförda skötselåtgärder.

Tabell 8. Nyckeltal för två exemplfröplantager som utsatts för störningar, både avsiktliga och oavsiktliga. Två kloninventeringar för vardera fröplantage fanns tillgängliga.

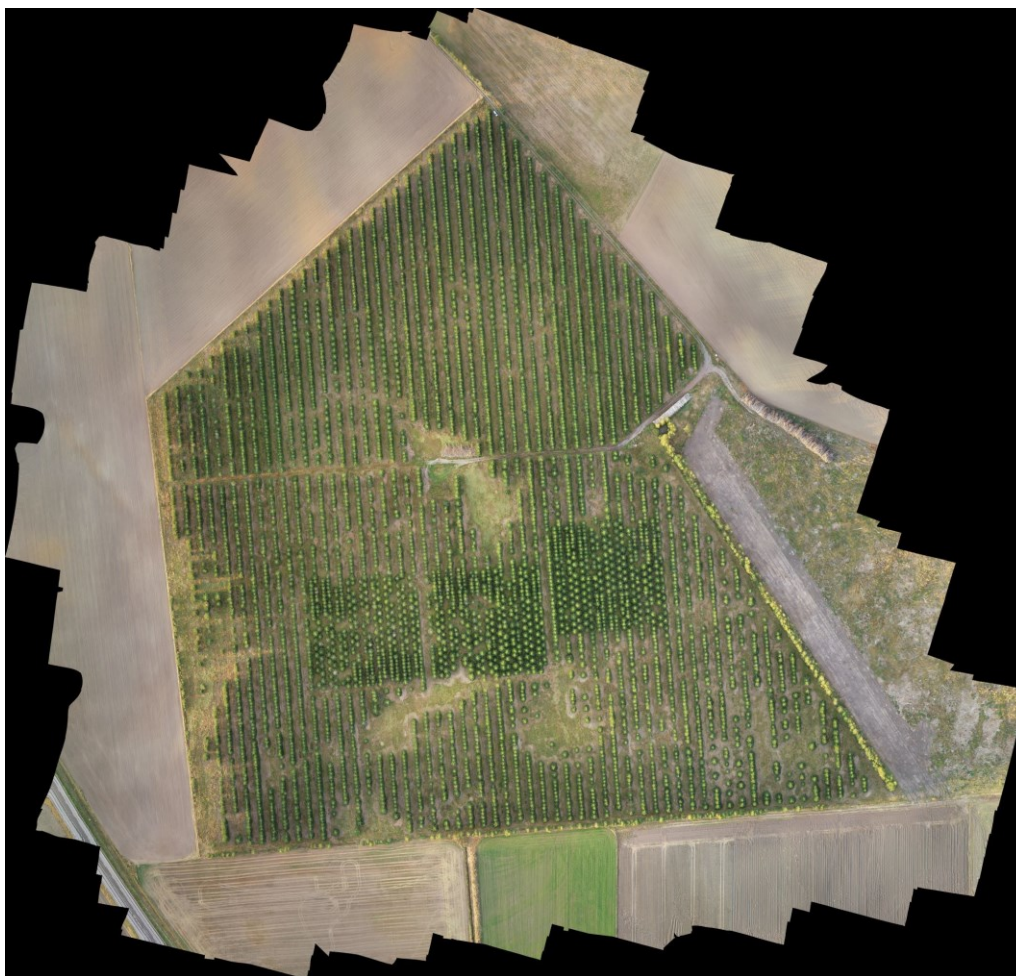
Fröplantage	512 Målilla			606 Gotthardsberg	
Grunddata					
Trädslag	Gran			Tall	
Frözon	G6			T19	
Omgång	TvåO			TvåO	
Förädlingsnivå	1g			1,25g	
Latitud (°)	57,34			58,94	
Longitud (°)	15,85			18,22	
Höjd över havet (m)	90			35	
Etablerad år	1993			1989	
Besläktade kloner?	Nej			Nej	
Pollineringsstart (t_{pol})	-			1999	
Inventeringar	1:a (2002)	2:a (2007)	3:e (2020)	1:a (1990)	2:a (2007)
Störning	Skötselgallring ~2010			Beskränning 2002	
Antal kloner (N)	237	237	236	143	143
Antal rameter (träd)	13940	13171	6207	6367	4176
Pollenkontamination (i_{PK} , %)	-	-	-	100%	68%
Genetisk vinst					
Produktionsindex PI_{fpl}	110,0			108,3	109,6
Standardiserat ursprung					
Standard. ursprung, kloner (LAT_{kloner} , °)	57,7*			57,5	
Standard. ursprung fröplantage (LAT_{fpu})	58,0*			58,0	57,8
Genetisk diversitet					
Statusnummer exkl. PK (N_s)	84,4	81,3	81,3	134,4	130,9
Förv. % frö från självbefr. exkl. PK ($E(sj)$)	1,2	1,2	1,2	0,7	0,8
Statusnummer inkl. PK (N_s)	-	-	-	537,5	298,5
Förv. % frö från självbefr. inkl. PK ($E(sj)$)	-	-	-	0,0	0,2

* Plantval ger för närvarande inga konsekventa angivelser av standardiserat klonursprung och plantage-ursprung för gran. Därför anges här istället härkomst enligt Skogsstyrelsens rikslängd, 2021-05-26

Som två exempel på åtgärder och störningar tar vi granfröplantagen 512 Målilla och tallfröplantagen 606 Gotthardsberg (Tabell 8). Bägge fröplantagerna är av typen TvåO, är anpassade för södra Svealand och norra Götaland och anlades omkring 1990. Klonmaterialet för bägge fröplantager valdes också enbart med avseende på ökad tillväxt (1g och 1.25g) vilket gör att uppdelningar av den genetiska nivån för olika kärvhet på planteringslokalen inte är nödvändig ($PI_{fpl85} = PI_{fpl50}$). För 512 Målilla har vi tillgång till tre rametinventeringar (2002, 2007 och 2020) och för Gotthardsberg har vi tillgång till två (1990 och 2007).

I Målilla gjordes en ganska hård skötselgallring mellan den andra och tredje inventeringen där antalet rameter tilläts sjunka från 13 171 år 2007 till 6207 år 2020. Det är här intressant att notera att 512 Målilla var designad med så kallade dubbelrader där rameterna fördelades i två rader som stod ganska tätt mot varandra fast med ett större avstånd till nästa par av rader (Figur 9). Målilla var alltså i viss utsträckning designad för att möjliggöra en så hård gallring. I detta sammanhang studerade vi inte inverkan på genetisk vinst och standardiserat ursprung eftersom dessa i Plantval ej påverkas av rametsammansättningen. Extra kontrollskattningar av ursprungs latituden av fröplantagens ingående kloner baserade på rametinventeringsdata (LAT_{kloner}) gav också indikationer på att påverkan av störningarna på denna parameter var försumbar ($<0,02^\circ$). Men även med tanke på

den genetiska diversiteten, som i högsta grad påverkas av rametfördelningen mellan kloner var statusnumret exakt detsamma ($N_S = 81,3$) både före och efter gallring. En tämligen stark gallring syntes således knappt ha någon effekt alls på den genetiska diversiteten. Faktum är att andra avgångar som skedde innan 2007 hade en större inverkan på statusnumret eftersom detta sjönk något från 84,4 vid en inventering år 2002 till 81,3 vid andra inventeringen år 2007. Likafullt var förändringar i statusnummer från en inventering till en annan mycket blygsamma.



Figur 9. Flygfoto av granfröplantage 512 Målilla år 2020 efter skötselgallring där en av två dubbelrader avvecklades, varpå antalet stammar i fröplantagen sjönk till drygt hälften. I mitten av fröplantagen kan man se tre rutor som är delar av ett skötselexperiment och där dubbelraderna behölls.

Som andra exempel har vi 606 Gotthardsberg där en beskärning av fröplantagen år 2002 gjordes alltför hårdhänt (Figur 10), vilket fick till följd att en tredjedel av rameterna dog och antalet levande rameter sjönk från 6367 till 4176 (Tabell 8). En komplicerande faktor i denna jämförelse är att fröplantagen var reproduktivt omogen vid den första inventeringen år 1990. Om den hypotetiskt hade producerat frön vid detta tillfälle hade den genetiska nivån (PI_{fpl}) enbart nått 108,3 och statusnumret med pollenkontamination inräknad hade varit mycket högt ($N_S > 500$) till följd av 100 procents pollenkontamination. Det faktum att PI_{fpl} ökat till 109,6 och N_S sjunkit till 298,5 vid inventeringen år 2007 beror alltså mestadels inte på den hårdhänta beskärningen utan snarare på att fröplantagen mognat och att den prognosticerade

pollenkontaminationen minskat till 68 procent år 2007. Dessutom påverkar rametfördelningen inte den genetiska nivån och det standardiserade ursprunget såsom de beräknas i Plantval. Ett mer renodlat mått på hur själva beskärningen påverkat fröplantagen kan man i stället utläsa genom att betrakta statusnummer utan hänsyn till pollenkontamination. Detta statusnummer sjönk från 134,4 till 130,9 vilket är en ganska blygsam förändring med tanke på den drastiska beskärningen och dess effekter på antalet rameter.



Figur 10. Foto av tallfröplantage 606 Gotthardsberg år 2002 efter en alltför brutal beskärningsoperation som med all säkerhet orsakade avgångar av en tredjedel av rameterna. Fotograf: Lars-Åke Dahl.

Ytterligare exempel på skeenden som påverkat, framför allt, den genetiska diversiteten kan beskådas i Tabell A1 och A2 i Bilaga 1. Men sammanfattningsvis är trenden tydlig. Även betydande åtgärder och kalamiteter har till synes haft obefintlig påverkan på genetisk nivå och standardiserat ursprung och tämligen blygsam påverkan på den genetiska diversiteten. Återigen är fröplantagens reproduktiva mognad och andelen pollenkontamination av mycket större betydelse för fröplantagens genetiska status. Man kan här spekulera att störningar som i sig interagerar med fröplantagemognad och som påverkar inkorsningsgraden skulle kunna ha en större inverkan på genetisk vinst, standardiserat ursprung och på diversiteten. Det råder ingen tvekan om att de störningar som vi här redovisat åtminstone tillfälligtvis påverkar själva fröproduktionen negativt. Till exempel skulle en hårdhänt skötselgallring eller någon annan störning kunna glesa ut antalet rameter till den grad att andelen pollen inifrån plantagen inte längre skulle kunna tränga undan inkommande pollen utifrån och att pollenkontaminationen således skulle kunna öka. Sådana händelser har hittills varit svåra att utvärdera men vi återkommer till denna möjlighet i avsnitt Jämförelser mellan kloninventeringar och DNA-analyser av skördar där fröskördar studerats med hjälp av DNA-markörer för att bättre bestämma deras genetiska sammansättning.

Exempel: särplockning av fröplantage

En åtgärd i fröplantager som är specifikt inriktad på att påverka fröskördens genetiska sammansättning är särplockning. I korthet innebär särplockning att man skördar kott från en specifikt bestämd delmängd av moderklonerna i fröplantagen. Man kan även hålla isär kott skördade från en delmängd av moderklonerna (A-fraktion) från övriga skörden som då plockats från resterande moderkloner (B-fraktion). Att enbart plocka en delmängd av klonerna förutsätter förstås att det föreligger ett sådant överskott på förädlad frö att man har råd med skördebortfallet. Att särplocka kott i olika fraktioner kräver även mer arbete med avseende på skördeplanering, logistik och administration. Slutligen måste också varje fraktion godkännas och registreras hos Skogsstyrelsen som en egen frökälla. Men särplockning är likafullt ett användbart instrument om man vill spetsa den genetiska nivån i en fröskörd eller om man önskar att fröskörden har särskilda egenskaper som inte hade varit möjliga att uppnå genom att skörda hela fröplantagen. Naturligtvis kan särplockning även påverka de andra nyckelparametrarna i denna studie såsom standardiserat ursprung och genetisk diversitet.

Tabell 9. Nyckeltal för två tallfröplantager med särplockningar registrerade i rikslängden. Genetisk nivå, standardiserat ursprung och genetisk diversitet anges såväl för fröplantagerna i sina helheter som för de olika särplockningsfraktionerna (A och B).

Fröplantage	125 Våge			620 Gnarp		
	Hela	Särpl. A	Särpl. B	Hela	Särpl. A	Särpl. B
Grunddata						
Frözon		T6			T12	
Omgång		EttO			TvåO	
Förädlingsnivå		1g			1,25gS	
Latitud (°)		63,25			62,05	
Longitud (°)		18,78			17,28	
Höjd över havet (m)		17			45	
Etablerad år		1969			1988	
Besläktade kloner?		Nej			Nej	
Pollineringsstart (t_{pol})		1979			1998	
Inventeringsår		2007			2018	
Pollenkontamination (i_{PK} , %)		40			40	
Plockning						
Antal kloner (N)	52	10	42	67	22	45
Antal rameter (trädd)	1895	321	1574	7523	2335	5188
Genetisk vinst						
Genetisk vinst, höjdtillväxt (%)	8,8	11,8	7,8	8,8	11,8	7,8
Genetisk vinst, överlevnad (%)	0,0	2,3	-0,8	2,0	4,3	1,3
Produktionsindex PI_{fpl50}	108,8	115,1	106,7	111,7	117,9	109,6
Produktionsindex PI_{fpl85}	108,8	111,8	107,8	108,8	111,8	107,8
Standardiserat ursprung						
Standard. ursprung, kloner (LAT_{kloner} , °)		65,8			62,6	
Standard. ursprung fröplantage (LAT_{fpu})		65,2			62,4	
Genetisk diversitet						
Statusnummer exkl. PK (N_s)	49,1	23,3	46,1	62,0	41,6	54,8
Förv. % frö från självbefr. exkl. PK ($E(sj)$)	2,0	1,9	2,1	1,6	1,5	1,6
Statusnummer inkl. PK (N_s)	76,7	28,3	70,2	96,9	54,4	80,7
Förv. % frö från självbefr. inkl. PK ($E(sj)$)	1,2	1,1	1,2	1,0	0,9	1,0

Som exempel på särplockningsupplägg registrerade i Skogsstyrelsens rikslängd, har vi de två tallfröplantagerna 125 Våge och 620 Gnarp (Tabell 9). För närvarande bedrivs ingen särplockning i granfröplantager. I grunden är 125 Våge en gammal EttO-plantage som ligger på en relativt blygsam förädlingsnivå (1g) och vars material främst

inriktas på inlandsområden i Västernorrlands och Jämtlands län. Den nyare fröplantagen 620 Gnarp tillhör däremot andra omgångens anläggningar (TvåO), målområdet är på högre höjder (> 300 m.ö.h.) i Dalarnas och Jämtlands län, och klonurvalet har inriktats både på höjdtillväxt och förbättrad överlevnad i kärva lägen (1,25gS). Vid de senaste inventeringstillfällena (2007 för 125 Våge och 2018 för 620 Gnarp) hade bägge fröplantager uppnått sådan mognad att pollenkontaminationen kan anses ligga konstant på 40 procent. Fröplantagernas reproduktiva mognad kommer således inte ha någon betydelse för jämförelser i just detta avsnitt.

Särplockningen av 125 Våge från och med år 2007 är intressant eftersom den illustrerar en viss modifikation i fröplantagens förädlingsinriktning. Fröplantagen 125 Våge är i dagens läge att betrakta som ganska föråldrad (Tabell 9). När klonmaterialet valdes under 1960-talet fanns inte mycket fältförsöksdata att tillgå och enbart en begränsad vinst i höjdtillväxt uppnåddes (8,8 procent efter justering för pollenkontamination) genom plusträdsurvalet. Förbättrad överlevnad i de kärva områden som var målet hoppades man uppnå genom att idka viss sydförflyttning och använda sig av nordligare kloner i fröplantagen (65,8°N) än det tänkta målområdet (62,5°N–64,5°N). Men år 2007 då mycket mer fältförsöksdata insamlats ansågs detta inte vara tillräckligt. När särplockning av de 10 bättre (A-fraktion) och 42 sämre (B-fraktion) klonerna planlades såg man således till att urvalet gjordes med avseende på såväl överlevnad som tillväxt. För A-fraktionen uppgår således produktionsindex ända till 115,1 vid plantering på kärva lägen (PI_{fpl50}), vilket är nästan i nivå med en fröplantage med den genetiska nivån 1,25gS. Man skulle kunna invända att en ökning i genetisk vinst med 6,3 respektive 3,0 procentenheter för plantering på kärva respektive milda lokaler är ganska blygsam för A-fraktionens ganska skarpa urval av de tio bästa klonerna av totalt 52. Men man får då komma ihåg att särplockningen enbart kan styra genetiken med avseende på de särplockade klonernas genetiska bidrag i kraft av mödrar. Beräkningarna tar hänsyn till att det genetiska faderbidraget (pollen) kommer vara oförändrat i jämförelse med skörd av hela plantagen och därtill kommer även avdrag i den genetiska nivån till följd av pollenkontamination. Det är också värt att notera att B-fraktionens genetiska nivå faktiskt ligger under nivån för hela fröplantagen (-2,1 och -1,0 procentenheter för PI_{fpl50} respektive PI_{fpl85}). Om de tio klonerna i A-fraktionen är genomsnittligt bättre än fröplantagen i sin helhet så måste ju de 42 klonerna i B-fraktionen vara genomsnittligt något sämre. I praktiken tänker man sig ofta att använda B-fraktionens fröskörd i sådana situationer där man önskar få billig, om än ej optimal, förnygring och där investeringskostnaden för varje enskild uppväxande planta är begränsad. En sådan situation föreligger till exempel vid skogssådd.

Även i TvåO-plantagen 620 Gnarp har en särplockningsplan etablerats och registrerats i Rikslängden. Också denna särplockningsplan med 22 kloner i en A-fraktion och övriga 45 kloner i en B-fraktion, innefattade urval för såväl tillväxt som överlevnad. Eftersom 620 Gnarp har en genetisk överlevnadsvinst redan i sin helhet (2,0 procent) medför detta att A-fraktionens genetiska nivå i termer av produktionsindex ligger på hela 117,9 vid plantering i kärva lägen (PI_{fpl50}). I och med att förädlingsnivån är så pass hög för fröplantagen i sin helhet är förädlingsnivån även för B-fraktionen beaktansvärd. Vid plantering i kärva lägen presterar B-fraktionen i 620 Gnarp väl ($PI_{fpl50} = 109,6$) i jämförelse med den äldre EttO-fröplantagen 125 Våge som helhet ($PI_{fpl50} = 108,8$).

Givet att man strikt följer Plantvals databas och regelverk påverkar inte särplockning fröplantagefraktionernas standardiserade ursprung (LAT_{fpu}) eftersom fraktionernas

kloner anses ha samma genomsnittliga ursprungslatitud (LAT_{kloner}). Detta gäller 125 Våge, 620 Gnarp (Tabell 9) samt även alla andra fröplantager som ingick i denna studie (Bilaga 1, Tabell A1). I realiteten måste vi ändå betänka möjligheten att särplockningsfraktionernas standardiserade ursprungslatitud skulle kunna skilja sig åt eftersom klonernas reproduktiva bidrag till respektive skördefraktion skiljer sig markant åt. Därför gjorde vi klonvisa kontrollberäkningar av de standardiserade ursprungslatituderna för respektive skördefraktion för de fröplantager vi diskuterar här (125 Våge och 620 Gnarp). Genom denna kontrollräkning kunde vi påvisa att skillnaden i LAT_{fru} mellan A-fraktion och B-fraktion (efter hänsyn taget till fadersbidrag från hela fröplantagen och 40 procents pollenkontamination, se även avsnitt Standardiserat ursprung) var endast 0,05 grader för 125 Våge och 0,15 grader för 620 Gnarp. I 620 Gnarp fanns en tendens att A-fraktionen kunde ha något sydligare standardiserat ursprung (62,3 °N) än B-fraktionen (62,4 °N) eller plantagen som helhet. Dock var skillnaderna så små att man även i dessa fall kan hävda att Plantvals antagande om lika standardiserad ursprungslatitud är i praktiken giltigt.

Däremot har särplockningar påverkan på fröskördens genetiska diversitet och denna är ganska betydande. Om man bortser från pollenkontamination låg statusnummer för A-fraktionerna på 23,3 respektive 41,1 för 125 Våge och 620 Gnarp i jämförelse med N_S för fröplantagerna i sina helheter som låg på 49,1 och 62,0 (Tabell 9). Statusnummer för B-fraktionerna låg på 46,1 respektive 54,8 för 125 Våge och 620 Gnarp vilket är betydligt högre än N_S för A-fraktionerna, men samtidigt lägre än för fröplantagerna i sina helheter. Men även om särskilt särplockningen av A-fraktionen begränsar den genetiska diversiteten i betydande mån är det värt att notera att begränsningen inte är lika stark som man kunde förvänta sig med tanke på att tio av 52 kloner (19 procent) särplockades i 125 Våge och 22 av 67 kloner (33 procent) särplockades i 620 Gnarp. Återigen beror detta på att den genetiska diversiteten minskar enbart med avseende på de särplockade mödrarnas genetiska bidrag till fröskörden. Fädernas bidrag kommer att härröra från fröplantagen i sin helhet även vid en särplockning och därför sjunker inte N_S så mycket med tanke på andelen kloner som särplockades. Detta är även skälet till att den förväntade andelen självbefruktat frö knappt påverkades alls av särplockningen (generellt på 0,9–1,2 procent). Sannolikheten för självbefruktning beror ju främst på fröplantagens genetiska status som helhet och inte på vilka moderkloner som särplockas. Ytterligare genetisk diversitet tillkommer naturligtvis på grund av 40 procents inkorsning av vildpollen och med denna inräknad varierar N_S från 28,3 för den skarpt särplockade A-fraktionen i 125 Våge, till 96,9 för 620 Gnarp som helhet.

Exempel: genetisk gallring

Ett mer permanent sätt att påverka den genetiska sammansättningen hos fröskördar från fröplantager är att selektivt gallra bort vissa kloner eller åtminstone minska antalet rameter som vissa kloner är representerade med. Till exempel kan en fröplantage ha anlagts i ett tidigt skede då det ännu inte fanns särskilt mycket prestationsdata tillgängligt från avkommeförsök och klonförsök i fält. Men något årtionde senare kan det finnas betydligt mer data om klonerna. Således går det att i efterhand spetsa den genetiska nivån på en fröplantage genom att, baserat på nya försöksdata, gallra bort kloner som befunnits prestera mindre bra eller åtminstone minska antalet på rameter för sådana kloner. Liksom för fallet med särplockning så går det att förändra förädlingsriktningen hos en befintlig fröplantage något. Fröbehovet är en nyckelfaktor att ta hänsyn till när en genetisk gallring planeras, då

inledande fröskördar efter gallringen ofta blir något mindre än före densamma, man tar ju bort träd som potentiellt skulle kunna blomma och producera kott. Om gallringen blir för hård riskerar man även en minskning av fröplantagens interna pollenproduktion, vilken i sin tur skulle ge inkorsande pollen utifrån större möjligheter att befrukta fröplantagernas honblommor och därmed tillfälligt minska den genetiska vinsten genom förhöjd pollenkontamination. På grund av detta samt den genetiska gallringens permanenta karaktär görs genetiska gallringar oftast med mildare urvalsintensitet än särplockningar där urvalsintensiteten ofta kan vara tämligen skarp. Vid särplockning finns ju alltid möjligheten att plocka en B-fraktion som en försäkring. I gengäld påverkar en genetisk gallring det genetiska bidraget både på modersidan och på fadersidan, till skillnad från särplockning där enbart det genetiska bidraget på modersidan kan styras.

Tabell 10. Nyckeltal för tre fröplantager för vilka genetiska gallringar har genomförts. Genetisk nivå, standardiserat ursprung och genetisk diversitet anges för fröplantagerna innan och efter den genetiska gallringen.

Fröplantage	52 Maglehem		622 Pålberget		626 Alvik	
Grunddata						
Trädslag	Gran		Tall		Tall	
Frözon	G8-9S		T3, T7		T1, T3	
Omgång	EttO		TvåO		TvåO	
Förädlingsnivå	1g		1,25gS		1,25gS	
Latitud (°)	55,77		65,43		63,79	
Longitud (°)	14,17		21,27		20,30	
Höjd över havet (m)	30		15		5	
Etablerad år	1958		1993		1994	
Besläktade kloner?	Nej		Nej		Ja	
Pollineringsstart (t_{pol})	-		2003		2004	
Gallring	Innan	Efter	Innan	Efter	Innan	Efter
Inventeringsår	1993	1995	2014	2015	2020	2020
Pollenkontamination (i_{PK} , %)	-	-	40	40	40	40
Antal kloner (N)	36	32	106	78	82	52
Antal rameter (träd)	2006	1260	6129	4000	8423	5924
Genetisk vinst						
Genetisk vinst, höjdtillväxt (%)	10,0	10,0	8,8	8,8	8,8	8,8
Genetisk vinst, överlevnad (%)	-	-	2,0	2,0	2,0	2,0
Produktionsindex PI_{fpl50}	-	-	111,7	111,7	111,7	111,7
Produktionsindex PI_{fpl85}	110,0	110,0	108,8	108,8	108,8	108,8
Standardiserat ursprung						
Standard. ursprung, kloner (LAT_{kloner} , °)	*		66,7		67,5	
Standard. ursprung fröplantage (LAT_{fpu})	54,0*		66,3		66,7	
Genetisk diversitet						
Statusnummer exkl. PK (N_S)	34,9	26,9	22,7	25,4	46,3	29,6
Förv. % frö från självbefr. exkl. PK ($E(sj)$)	2,9	3,7	4,4	4,0	2,2	3,4
Statusnummer inkl. PK (N_S)	-	-	35,5	39,7	72,3	46,2
Förv. % frö från självbefr. inkl. PK ($E(sj)$)	-	-	2,6	2,4	1,3	2,0

* Plantval ger för närvarande inga konsekventa angivelser av standardiserat klonursprung och plantageursprung för gran. Därför anges här istället härkomst enligt Skogsstyrelsens rikslängd, 2021-05-26

Tre exempel på fröplantager där genetiska gallringar genomförts är den gamla EttO-granfröplantagen 52 Maglehem samt de två TvåO-tallfröplantagerna 626 Alvik och 622 Pålberget (Tabell 10).

Granfröplantagen 52 Maglehem är i skrivande stund ålderstigen, men har ändå behållits för att säkerställa tillgången på förädlad granfrö för frostfria delar av södra

Götaland (zon G8-9S). Någon hänsyn till pollenkontamination tas varken för genetisk vinst, standardiserat ursprung eller för genetisk diversitet enligt Plantvals rådande modeller för gran. År 1994 genomfördes en genetisk gallring i 52 Maglehem där antalet kloner minskades från 36 till 32 och antalet rameter minskade från 2006 till 1260. Gallringen gick till på så sätt att de fyra kloner som hade lägst genetisk prestanda i form av volymtillväxt togs bort. De kloner som presterade bättre men som fortfarande inte var de tio bästa fick sin representation minskad i proportion till sin prestation (Prescher m.fl. 2008), ett tillvägagångssätt som syftade till att efterlikna fröplantager som anlagts under konceptet linjärgruppering (Linear Deployment, antalet rameter per klon är proportionellt beroende av deras avelsvärden, se avsnitt Genetisk vinst). Den genetiska nivån för fröskördar från 52 Maglehem har trots detta inte ökat i Plantval, då vinstangivelserna för gran ännu är grovt skattade och det krävs ytterligare sammanställning av forskningsresultat för att motivera en genetisk höjning av en granfröplantage som resultat av en gallring baserad på linjär gruppering. Dock påverkades den genetiska diversiteten tämligen påtagligt av gallringen och N_s sjönk från 34,9 innan gallring till 26,9 efter gallring. Även andelen frö som förväntas härröra från självbefruktning ökade från 2,9 till 3,7 vilket skiljer sig markant från motsvarande situation vid särplockning (avsnitt Exempel: Genetisk gallring).

Tallfröplantagerna 622 Pålberget (ej samma plantage som 623 Pålberget nämnd i avsnitt Exempel: Inventeringar vid stigande fröplantageålder) och 626 Alvik (ej samma plantage som 627 Alvik nämnd i avsnitt Stickprov av kloninventeringar för tall- och granfröplantager) genomgick också genetiska gallringar år 2015 respektive år 2020. I bägge dessa fall erhöles ej någon ökning i genetisk nivå vad beträffar tillväxt och överlevnad och anledningen är att dessa genetiska gallringar snarare fokuserades på att öka resistensen mot angrepp av Törskatesvamp (*Cronartium pini*). Urval för tillväxt och överlevnad gjordes enbart i den mån det var nödvändigt för att bibehålla den genetiska nivån från innan gallringen, de genetiska vinster som uppnåddes var ökad törskatefrihet hos förnyngningsmaterialet från fröplantagerna. Vid kontrollberäkningar av den standardiserade ursprungslatituden (LAT_{fpu}) baserade på kloninventeringsdata före och efter gallring, framgick att LAT_{fpu} ökade med enbart 0.09 och 0.03 grader i Pålberget och Alvik som en följd av gallringen. Således påverkades det standardiserade ursprunget inte nämnvärt av dessa genetiska gallringar och Plantvals antagande om ett konstant LAT_{fpu} synes vara gångbart även i detta fall.

Men med avseende på genetiska diversiteten kan intressanta mönster observeras (Tabell 10). I 626 Alvik gallrades 30 kloner bort (37 procent av klonantalet) och 2499 rameter (30 procent) vilket fick till följd att N_s minskade från 46,3 till 29,6 förutsatt att man ignorerar pollenkontamination. Den förväntade andelen frö från självkorsning ökade från 2,2 procent innan gallring till 3,4 procent efter gallring. I 626 Alvik förekommer även ett visst släktskap mellan tre kloner men detta släktskap är så begränsat att dess påverkan på övriga mönster och slutsatser är försumbar. Med en genetisk gallring av denna styrka var dessa förändringar alltså att förvänta. I 622 Pålberget gallrades 28 kloner bort (26 procent) och 2129 rameter (35 procent). Men trots denna väl tilltagna gallring ökade N_s överraskande nog från 22,7 innan gallring till 25,4 efter gallring (exklusive pollenkontamination). Likaså minskade den förväntade andelen frö från självkorsningar något från 4,4 till 4,0 procent. Det kan tyckas paradoxalt att den genetiska diversiteten ökade till följd av en gallring där det nominella antalet kloner minskades ganska drastiskt men man får här ta hänsyn till de speciella förhållanden som rådde i 622 Pålberget innan gallring. Det ska först understrykas att 622 Pålberget innan gallring dominerades kraftigt av sex äldre

plusträdskloner av norrbottniskt ursprung. Innan gallringen var enbart dessa sex kloner (av totalt 106) representerade av hela 2963 rameter (48 procent av hela fröplantagen) vilket är en kraftig överrepresentation. Det är högst sannolikt att denna dominans är orsaken till att N_s innan gallring (22,7) var mycket lägre än det totala klonantalet (106). Vissa av dessa äldre pluskloner hade dock visat sig vara mottagliga för törskate och vid gallringen bestämdes det således att man måste sätta en övre gräns för hur många rameter dessa kloner fick ha efter gallring. Vid gallringen togs alltså en av de sex äldre klonerna bort helt och hållet och de övriga fem begränsades i antal till sammanlagt 1567 rameter efter gallring (39 procent). Samtidigt gallrade man bort 27 andra nyare och mindre representerade kloner, mestadels för att de var alltför känsliga för törskateangrepp men ibland även för att de uppvisade bristande prestanda med avseende på volymtillväxt eller överlevnad. Denna genetiska gallring fick då till följd att de äldre plusklonernas tidigare dominans i fröplantagen försvagades, vilket gav större möjligheter till de övriga kvarvarande och dittills underrepresenterade klonerna (73 st.) att ge ett större relativt genetiskt bidrag till fröskördens sammansättning. Således ökade statusnumret i 622 Pålberget som ett resultat av en genetisk gallring där det totala klonantalet faktiskt minskade. Om utgångsläget för en fröplantage är en skev fördelning av rameter per klon, är det alltså fullt möjligt att genom genetisk gallring öka den genetiska diversiteten förutsatt att denna gallring medför en mindre skev rametfördelning mellan de kvarvarande klonerna.

Släktskap mellan kloner i nyare fröplantager (TreO och FyrO)

Vid etableringen av första och andra omgångens fröplantager (EttO och TvåO) kunde man oftast anta att alla de ingående klonerna varit helt obestämda med varandra. Klonerna i dessa fröplantager var som regel plusträd som valts i skogen (generation P_0). Åtgärder vidtogs också för att minimera eventuellt släktskap, till exempel genom att välja plusträd med visst avstånd från varandra. De genetiska vinsterna från dessa urval bestod främst i en allmän urvalseffekt från det riktade urvalet i skogen samt att dessa kloner efter en period dessutom testades genom sina avkommor, antingen i fält eller genom frystester (för detaljer om nordliga tallfröplantager se Tabell 11b i Rosvall m.fl. 1998), från friavblommade kottar eller från kontrollerade korsningar. Genom insamlade data från denna avkommeprövning kunde således ett bättre preciserat urval göras bland de existerande plusträdsföräldrarna. Denna urvalsmetod går ofta under namnet urval bakåt.

Men vid komplettering av vissa TreO-plantager samt vid anläggning av kommande FyrO kommer andelen utvalda individer från nästa generations bestämda F_1 -kloner att öka. Detta beror på förädlingens allmänna framskridande och att tillgången till fälttestade avkommekloner (generation F_1) har ökat. Dessa testade kloner kan alltså frambringa egna genetiska vinster utöver de genetiska vinster som förelåg för deras föräldrar. När man väljer sådana avkommekloner kallas urvalsmetoden ofta urval framåt (jämför urval bakåt tidigare). Men i gengäld kan naturligtvis sannolikheten öka för att sådana avkommekloner (F_1) är släkt med varandra (helsyskon eller halvsyskon) eller med elitkloner från föräldragenerationen (P_0) som fortfarande används vid fröplantageanläggningar.

Allt detta gör att man i framtiden behöver ägna lite extra uppmärksamhet åt den genetiska diversiteten eftersom denna inte enbart påverkas av antalet kloner i fröplantagen eller rametfördelningen mellan dessa, utan även av släktskapet mellan

klonerna. Ett högre genomsnittligt släktskap mellan fröplantagekloner innebär föga förvånande ett högre gruppsläktskap (θ_{fpl}) och ett lägre statusnummer (N_S).

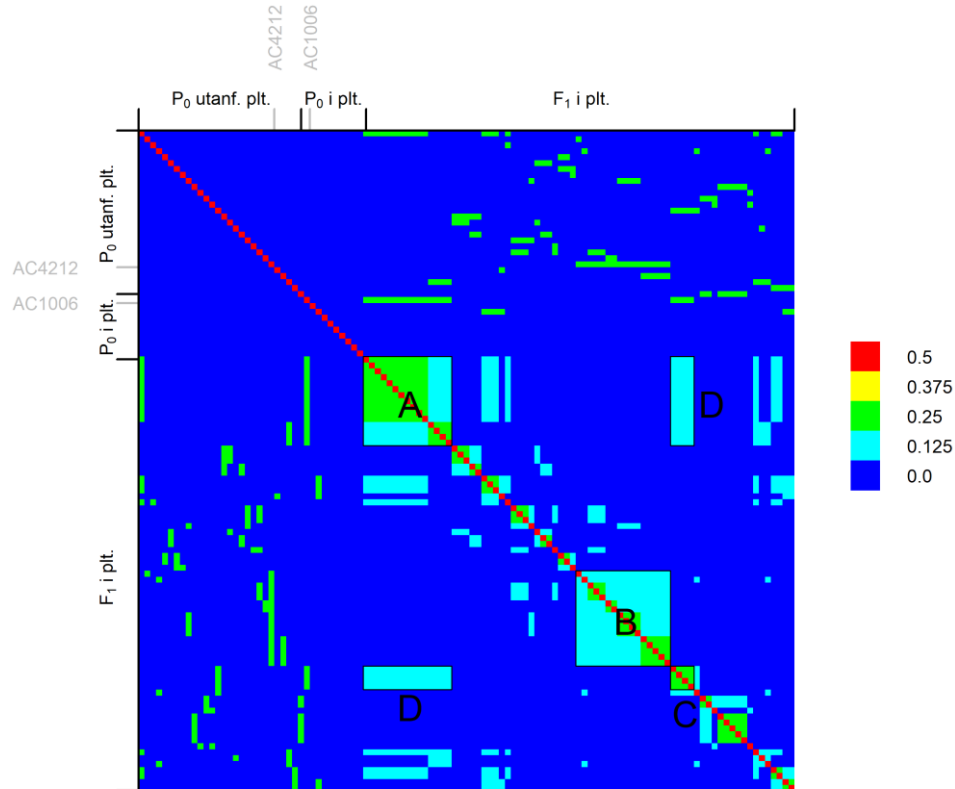
Tabell 11. Nyckeltal för tallfröplantage 643 Dag Lindgren som innehåller besläktade kloner och för vilken det finns två kloninventeringar. Genetisk nivå, standardiserat ursprung och genetisk diversitet anges.

Grunddata		
Frözon	T10	
Omgång	TreO	
Förädlingsnivå	1,5g	
Latitud (°)	63,92	
Longitud (°)	19,84	
Höjd över havet (m)	80	
Etableringsår	2013	
Pollineringsstart (t_{pol})	2023	
Inventeringsår	2013	2021
Pollenkontamination (i_{PK} , %)	100	100
Antal kloner (N)	84	84
Antal rameter (träd)	2454	1798
Genetisk vinst		
Genetisk vinst, höjdtillväxt (%)*	15,0	15,0
Produktionsindex PI_{fplBS} *	115,0	115,0
Standardiserat ursprung		
Standard. ursprung, kloner (LAT_{kloner} , °)	64,4	64,4
Standard. ursprung fröplantage (LAT_{fpu})	63,9	63,9
Genetisk diversitet		
Statusnummer exkl. PK. (N_S)	18,0	17,8
Förv. % frö från självbefr. exkl. PK ($E(sj)$)	2,0	2,5
Statusnummer inkl. PK (N_S)	72,0	71,3
Förv. % frö från självbefr. inkl. PK ($E(sj)$)	0,0	0,0

* Eftersom denna plantage är av förädlingsklassen 1,5g och avsedd för milda lokaler finns inga genetiska vinster i överlevnad och således rapporterar vi enbart PI_{fplBS} .

Som exempel på en fröplantage där klonerna har ett ganska omfattande släktskap tar vi nu 643 Dag Lindgren (ibland även kallad Brån). Denna TreO-tallfröplantage (genetisk nivå på 1,5g) anlades år 2013, är tänkt att tjäna tallfrözon T10 (milda lokaler i Västernorrlands och Västerbottens län) och började alldeles nyligen producera frö (Tabell 11). Vid anläggningen hanterades balanseringen av genetisk vinst mot släktskap genom en tidig version av dataprogrammet OPSEL (Mullin 2014, 2017) som ger optimerade förslag på urval av plantagekloner och deras rametfrekvenser för att maximera den genetiska vinsten givet på förhand satta minimigränser för N_S . Denna typ av optimering resulterar ofta i ojämna fördelningar av rameter per klon som många gånger även påminner om linjärgruppering (linear deployment). I denna rapport skattades den genetiska diversiteten på grundval av två kloninventeringar av fröplantagen, en vid dess bildande då rametantalet uppgick till 2454 och en år 2021 då rametantalet sjunkit till 1798 på grund av vissa etableringsproblem kopplade till riklig gräsväxt och torka. I likhet med våra observationer av skapade och ofrivilliga

störningar i fröplantager (avsnitt Exempel: störningar – skapade och ofrivilliga), befanns dessa avgångar knappt ha påverkat den genetiska diversiteten alls (N_s sjönk från 18.0 till 17.8).



Figur 11. Heatmap över släktskapsmatrix som visar parvisa släktskap mellan tallkloner i fröplantagen 643 Dag Lindgren samt samtliga föräldrakloner till dessa ($\theta_{i,j}$, sannolikheten för indentitet genom nedärvning, IBD vid slumpmässig dragning av varsin allel från klonparet). Föräldrakloner (ursprungliga plusträd, P₀) som inte är representerade i fröplantagen står i övre vänstra hörnet, därefter föräldrakloner (P₀) som finns i fröplantagen och sist avkommekloner som finns i fröplantagen (F₁) i nedre högra delen av matrisen. Markerat område A visar det betydande släktskapet mellan kloner till vilka plusträdet AC1006 är mor, område B visar betydande släktskap mellan kloner till vilka plusträdet AC4212 är mor, område C visar betydande släktskap mellan kloner till vilka plusträd AC1006 är far, och område D visar det halvsyskonsläktskap som föreligger mellan kloner inom område A och område C där AC1006 är gemensam förälder. Klonerna AC4212 och AC1006 är själva indikerade i figuren. F₁-klonerna för denna matris (rader och kolumner) har på förhand sorterats så att de hamnar helsyskonfamiljevis.

Något som är desto mer anmärkningsvärt är att fröplantagens statusnummer (17,8–18) är mycket lägre (med en faktor 4,67) än det nominella antalet kloner i fröplantagen (84). Detta beror främst på ett beaktansvärt släktskap mellan dessa kloner som illustreras i matrisform (heatmap) i Figur 11. För den stora majoriteten av EttO- och TvåO-fröplantager skulle en sådan matris ha varit helt blå (inget släktskap, $\theta_{i,j} = 0$) med undantag för diagonalelementen som hade varit röda (självsläktskap, $\theta_{i,i} = 0,5$). Detta är också fallet om man enbart betraktar P₀-klonernas (plusträdsföräldrar) inbördes släktskap i övre vänstra hörnet av släktskapsmatrisen. Men utöver detta är det lätt att se att det finns en del släktskap mellan P₀- och F₁-kloner (föräldraavkommesläktskap, $\theta_{i,j} = 0,25$) i undre vänstra och övre högra delen av släktskapsmatrisen. Dessutom finns det även släktskap mellan F₁-kloner då de ofta har

gemensamma föräldrar ($\theta_{ij} = 0,125$ för halvsyskon och $\theta_{ij} = 0,25$ för helsyskon) vilket kan ses i den undre högra delen av släktskapsmatrisen.

I detta sammanhang är det värt att notera att P_o-klonerna AC1006 och AC4212, tack vare sina höga avelsvärden, är representerade med 19 respektive 16 avkommor i fröplantagen. P_o-klonen AC1006 är dessutom i sig självt representerad med rameter i fröplantagen, medan P_o-klonen AC4212 däremot inte var med som egen klon utan enbart representerad som förälder till F₁-kloner i fröplantagen. Släktskap mellan avkommor till just AC4212 och AC1006 är markerade inom områdena A–D i Figur 11. Dessa två P_o-kloner har alltså en betydande genetisk vikt i fröplantagen och bidrar därmed både till dess höga genetiska vinst och till att N_S är så mycket lägre (17,8) än de 84 kloner som finns i fröplantagen.

Förvisso visar Figur 11 släktskapet mellan de kloner som ingår i fröplantage 643 Dag Lindgren, men som förut nämnts påverkas diversiteten även av fördelningen av rameter mellan dessa kloner och detta är inte möjligt att observera i en släktskapsmatris. Man kan då fråga sig huruvida det lägre statusnumret främst beror på släktskapet mellan klonerna eller om en skev rametfördelning bidrog till det lägre statusnumret?

För att besvara denna fråga gjordes en extra beräkning i PIDS där alla genetiska bidrag från varje klon som ingick i fröplantagen sattes till 1 (och där övriga föräldrakloner sattes till 0). Dessa angivelser fick alltså ersätta de inventeringsdata som i allmänhet används för beräkningar av genetisk vinst och diversitet i PIDS. Resultatet av denna beräkning var ett gruppsläktskap (θ_{fpl}) på 0,030 och ett statusnummer (N_S) på 16,7 vilket ska jämföras med $\theta_{fpl} = 0,028$ och N_S = 17,8 erhållna för den senaste inventeringen år 2021 (Tabell 12). Det står således helt klart att anledningen till 643 Dag Lindgrens begränsade statusnummer beror på släktskapet mellan klonerna och inte på ojämn representation av kloner. Det kan till och med tyckas konstraintuitivt att en helt jämn rametfördelning över de i fröplantagen 84 ingående klonerna skulle ha resulterat i en lägre genetisk diversitet än för de något skevare fördelningar som förelåg vid rametinventeringarna år 2013 och 2021.

Tabell 12. Detaljerade genetiska diversitetsparametrar för tallfröplantage 643 Dag Lindgren (A) samt procentuell genetisk representation för de betydelsefulla P_o-klonerna AC1006 och AC4212 (B) beräknade efter jämn fördelning av rameter över kloner och på de faktiska rametfördelningarna från existerande inventeringsdata.

A. Detaljerade diversitetsparametrar*	N_S	ϑ_{fpl}**	ϑ_{sj}	ϑ_{par}
Beräknat vid jämn klonfördelning	16,7	0,030	0,006	0,024
Beräknat från inventering 2013	18,0	0,028	0,010	0,017
Beräknat från inventering 2021	17,8	0,028	0,012	0,016
B. Klonrepresentation***	AC1006	AC4212		
Representation vid jämn klonfördelning	12,5 %	9,5 %		
Representation på rametnivå 2013	13,1 %	6,5 %		
Representation på rametnivå 2021	13,1 %	5,3 %		

* Se avsnitt [Diversitetsskattningar baserade på genotypdata från fröplantageskördar](#) för detaljerade parameterbeskrivningar.

** Notera att $\vartheta_{fpl} = \vartheta_{sj} + \vartheta_{par}$

*** Den genetiska representationen för föräldraklonen *i* beräknas som $\sum n_j/N$ där *n_j* innefattar hela representationen av klonen *i* självt samt halva representationen av alla avkommekloner till *i*.

Vid en djupare jämförande studie av den genetiska diversiteten i fröplantagen 643 Dag Lindgren (Tabell 12A) kan man se att det största bidraget till de ingående klonernas gruppsläktskap härrör från det parvisa och rametantalviktade släktskapet mellan kloner (θ_{par} från 0,016 till 0,024) och enbart ett mindre bidrag kom från klonernas självsläktskap som bestäms helt och hållet av rametfördelningen (θ_{sj} från 0,006 till 0,012). Vid en helt jämn rametfördelning över klonerna hade θ_{sj} således varit enbart 0,006 att jämföra med 0,010 och 0,012 vid 2013 och 2021 års inventeringar, vilket är fullt väntat. Men denna sänkning i släktskapet (och ökning av den genetiska diversiteten) kompenseras mer än väl av att en jämn klonfördelning hade resulterat i högre parvis släktskap mellan klonerna ($\theta_{par} = 0,024$) än vad som förelåg med de ojämna rametfördelningar som rådde år 2013 och 2021 ($\theta_{par} = 0,016$ och 0,017).

Fenomenet kan också förstås genom en djupare betraktelse av den genetiska representationen av de mest inflytelserika P_0 -klonerna AC1006 och AC4212 (Tabell 12B) vars bidrag till högre släktskap redan tidigare illustrerats i Figur 11. Om man betraktar den mest betydelsefulla föräldraklonen, AC1006, så utövar den ett genetiskt inflytande på ca 13 procent oavsett om man baserar denna representation på en jämn rametfördelning över klonerna eller på de ojämna fördelningar som förelåg vid inventeringarna 2013 och 2021. Men om man betraktar den andra inflytelserika föräldraklonen AC4212 så kan man se att den skulle haft ett högre inflytande om rametfördelningen över kloner hade varit jämn (9,5 procent) än vad som faktiskt förelåg vid inventeringarna (5,3–6,5 procent). Det genetiska inflytandet från AC4212 minskas alltså genom att dess många avkommor (16 F_1 -kloner) har färre rameter per klon än vad som är genomsnittet för fröplantagen.

Sammanfattningsvis kan man säga att en skev rametfördelning mellan kloner kan sänka θ_{fpl} och höja N_s om de kloner som uppvisar liten släktskap med andra kloner i fröplantagen erhåller fler rameter vid etablering än sådana kloner som uppvisar större släktskap (till exempel AC4212). Det förenklade grundantagandet att en jämn rametfördelning mellan kloner alltid ger den högsta genetiska diversiteten gäller alltså inte nödvändigtvis om det finns släktskap mellan klonerna. Detta gör designen av framtida fröplantager lite extra komplex, vilket också ökar behovet av för ändamålet avancerade optimeringsprogram (såsom OPSEL) för att på bästa sätt balansera den genetiska vinsten och diversiteten.

Jämförelser mellan kloninventeringar och DNA-analyser av skördar

Alla de beräkningar och resultat som redovisats och jämförts i föregående avsnitt har baserats antingen på inventeringar av rameter eller på generella modeller i Plantval som agerar på fröplantagenivå. Sådana beräkningar utgår därmed från att klonernas fertilitet är proportionellt beroende av deras rametantal och att parning sker helt slumpmässigt. Dessutom antas det att pollenkontaminationen för tallfröplantager följer den av Almquist m.fl. (2010) tidigare utvecklade modellen samt att den antas vara obefintlig i granfröplantager. Det är först nyligen med förbättrad och storskalig DNA-profilerings teknik som man i större utsträckning har kunnat verifiera hur väl dessa antaganden stämmer med verkligheten och hur användbara de är för praktisk användning, till exempel vid bedömning av genetisk diversitet för trädförädlare, fröplantageägare, producerande plantskola, skogsägare och för reglerande myndigheter såsom Skogsstyrelsen. Därför diskuterar vi här tre tallfröplantager och tre granfröplantager och gör jämförelser mellan analysresultat framtagna med

kloninventering å ena sidan och med DNA-profilering av skörden på den andra sidan (Heuchel m.fl. 2022). Jämförelserna görs här enbart i termer av genetisk vinst och genetisk diversitet.

Bedömningar av den genetiska vinsten gjordes alltid utgående från Plantvals allmänna ramverk (avsnitt Genetisk vinst) och den enda faktor som kunde påverka parametrar skattade från kloninventeringsdata och DNA-profileringsdata var skilda skattningar av pollenkontaminationen (PK). Men jämförelser av den genetiska diversiteten var mer komplicerade eftersom den, förutom graden av pollenkontamination, också påverkas starkt av fertilitetsvariationer och parningsdynamik inom fröplantagerna. Fertilitetsvariation och parningsdynamik kan observeras med DNA-profileringsdata men är inte observerbar från kloninventeringsdata vars diversitetsskattningar är beroende av antaganden om att fertiliteten för varje klon är linjärt proportionell mot antalet levande rameter för klonen (*jämn fertilitet per träd*) samt att alla kloner parar sig slumpmässigt med alla (*panmiktisk parning*). För att särskilja effekter på den genetiska diversiteten som beror på avvikelser från antaganden om jämn fertilitet och panmixi från effekter beroende av pollenkontamination, gjordes två diversitetsskattningar både för kloninventeringsdata och för DNA-profileringsdata. I den ena gruppen av skattningar gjordes på förhand antagandet att pollenkontaminationen var obefintlig och i DNA-profileringsanalysen uteslöts således frön som härrörde från inkorsning av vildpollen (parametrar N_S utan PK, N_{ep} , $E(sj)$ utan PK och $O(sj)$ utan PK). Skillnader mellan resultat från kloninventeringsdata och DNA-profileringsdata beror i detta fall alltså enbart på hur stora avvikelser från jämn fertilitet och panmixi som DNA-profileringsdata uppvisar. I den andra gruppen av diversitetsskattningar togs full hänsyn till pollenkontaminationen (parametrar N_S med PK, N_{ep2} , $E(sj)$ med PK och $O(sj)$ med PK). För dessa skattningar använde sig kloninventeringsanalyserna av Plantvals modell för pollenkontamination (Almqvist m.fl. 2010) under antagandet att allt inkorsande pollen härstammade från många, obesläktade och ej inavlade fäder. I DNA-profileringsanalyserna tog man även med frön som genererats från inkorsning och där gjordes antagandet att varje sådant frö hade en unik fader. I detta fall beror alltså skillnader mellan kloninventerings- och DNA-profileringsdata både på avvikelser från jämn fertilitet, panmixi och på skillnader i graden och arten av pollenkontamination.

Jämförelser kan även göras i termer av andelen frö genererad genom självkorsning och som således är inavlade avkomma. Andelen självkorsning skattades antingen som förväntad självkorsning givet kloninventeringsdata och elementär sannolikhetskalkyl ($E(sj)$), avsnitt Genetisk diversitet), eller genom faktiska observationer genom DNA-profilering av fröskördar ($O(sj)$), avsnitt Diversitetsskattningar baserade på fröplantageinventeringar).

Tallfröplantager

De tre tallfröplantagerna 123 Klocke (EttO), 604 Lilla Istad (TvåO) och 621 Västerhus (TvåO+) jämfördes på detta vis (Tabell 13). För 123 Klocke DNA-profilerades tre olika skördeår (1985, 1996 och 2008) och dessa jämfördes med kloninventeringar genomförda år 1970 och 1998 men där man använt funktionen för förväntad pollenkontamination (Almqvist m.fl. 2010) vid stigande plantageålder för att göra jämförbara prediktioner för de år för vilka det fanns skördedata. Det ska här även betonas att 123 Klocke genomgick en skötselgallring år 2004 vilket innebar att de två tidigare skördarna inträffade innan denna medan den senaste skörden genomfördes efter gallringen. För tallfröplantagerna 604 Lilla Istad och 621 Västerhus gjordes

jämförelser enbart med avseende på en fröskörd vardera (år 2007 respektive 2014). Eftersom samtliga studerade fröplantager innehöll kloner som valts främst för sin överlägsna tillväxt diskuterar vi här genetisk vinst i just termer av tillväxt. Vi antar således att det producerade plantmaterialet används på milda lokaler givet ursprungs latituden och ingen hänsyn tas till överlevnad i denna jämförelse.

Tabell 13. Jämförelse av den genetiska diversiteten i skördar från tallfröplantager skattade genom kloninventeringar (Skogforsk) och skattade genom DNA-profilering av stickprov från skördarna (Umeå Universitet, EMG). Om flera inventeringar fanns att tillgå väljs den som låg närmast den DNA-profilerade skörden i tid.

Fröplantage	123 Klocke			604 Lilla Istad	621 Västerhus
Grunddata					
Frözon	T1c-T3			T19	T13, T10
Omgång	EttO			TvåO	TvåO+
Förädlingsnivå	1g			1,25g	1,5g
Latitud (°)	62,95			56,95	63,32
Longitud (°)	18,37			16,81	18,57
Höjd över havet (m)	75			9	15
Etablerad år	1970			1982	1991
Besläktade kloner?	Nej			Nej	Nej
Pollineringsstart (t_{pol})	1980			1992	2002
Vinst & diversitet från kloninventering					
År för inventeringsdata	1970	1970	1998**	1995	2014
Antal kloner enl. dokumentation (N)	63	63	63	40	29
Antal inventerade rameter (träd)	3113	3113	581**	5110	3817
Förv. pollenkontamination enl modell (i_{PK} , %)*	88	40	40	40	40
Genetisk vinst, höjdtillväxt (%)*	7,4	8,8	8,8	10,8	20,8
Statusnummer exkl PK. (N_s)	60,0	60,0	54,8	32,3	20,1
Statusnummer inkl. PK (N_s)*	189,9	93,7	85,6	50,5	31,4
Förv. % frö från självbefr. exkl. PK ($E(sj)$)	1,7	1,7	1,8	3,1	5,0
Förv. % frö från självbefr. inkl. PK ($E(sj)$)*	0,2	1,0	1,1	1,9	3,0
Vinst & diversitet från DNA-analys av skörd					
Skördeår	1985	1996	2008	2007	2014
Antal DNA-profilerade frön (n)	215	293	301	314	299
Antal obs. föräldrakloner enl DNA-analys (N_{obs})	48	59	57	37	40***
Pollenkontamination enl DNA-analys (i_{PKobs} , %)	87	12	48	43	31
Genetisk vinst, höjdtillväxt inkl PK (%)	7,4	9,6	8,6	10,7	21,7
Effektivt antal föräldrar exkl PK. (N_{ep})	29,8	51,5	36,7	26,6	16,8
Effektivt antal föräldrar inkl PK. (N_{ep2})	122,0	59,5	68,7	46,1	24,0
Obs. % frö från självbefr. exkl. PK ($O(sj)$)	25,0	6,8	10,5	3,0	4,5
Obs. % frö från självbefr. inkl. PK ($O(sj)$)	2,8	5,8	5,3	1,6	3,0

* Dessa egenskaper har framskrivits till året för den angivna skörden genom att använda närmaste inventeringsdata och sedan justera värden med hjälp av prognosmodellen för förväntad procentandel pollenkontamination vid stigande fröplantageålder (Almqvist m.fl. 2010).

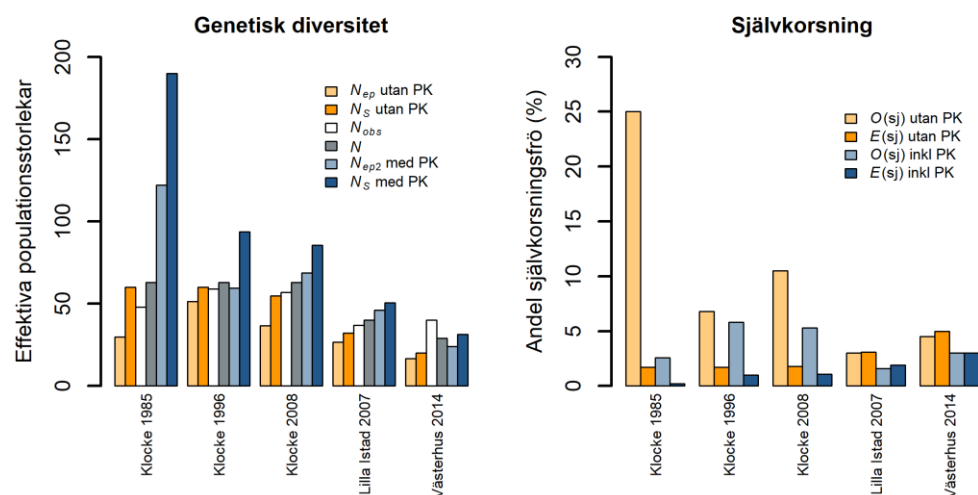
** Baserat på en partiell inventering.

*** Inkluderar även enskilda vilda träd som tagit över som grundstammar i fröplantagen.

Observerad pollenkontamination från DNA-profileringen av skördar varierade från 12 procent för Klocke år 1996 till 87 procent för Klocke år 1985. Pollenkontaminationen för Klocke år 1985 är påtagligt hög i jämförelse med alla andra analyserade tallfröskördar för vilka pollenkontaminationen aldrig var högre än 50 procent. Troligen beror detta på att Klocke var en relativt ung och omogen fröplantage vid detta skördetillfälle (15 år, 1985). Denna observation stämmer tämligen väl med de prediktionsfunktioner som finns framtagna för tallfröplantager och som förutspådde en PK på 88 procent vid detta tillfälle. För alla andra skördar och tallfröplantager hade prediktionsfunktionen planat ut på 40 procents pollenkontamination då alla dessa

skördar skedde vid äldre fröplantageåldrar (23–38 år). Dessa prediktioner stämde grovt överens med den pollenkontamination som observerades i fröskördarna (12–48 procent) även om fröskörden i Klocke år 1996 (PK = 12 procent) härvidlag uppvisade en lägre pollenkontamination än förväntat. Den observerade pollenkontaminationen för Klocke år 2008 var högre (PK = 48 procent) än den för 1996, vilket kan vara en effekt av skötselgallringen år 2004 som öppnat upp för en högre grad av inkorsning av vildpollen.

Förutsatt antagandet att Plantvals övriga regler (bortsett från prediktionerna av pollenkontamination) är rimliga innebär detta att de förväntade genetiska vinsterna blir relativt lika mellan Plantvals prognoser (7,4–20,8 procent) och motsvarande prognoser baserade på observerad pollenkontamination (7,4–21,7 procent). I bägge fall sattes den lägsta genetiska vinsten för Klockes fröskörd för år 1985 (7,4 procent) medan den högsta genetiska vinsten sattes för Västerhus fröskörd år 2014 (20,8–21,7 procent). Variationsspannet mellan dessa två ytterligheter förklaras dels av att Klocke är en första omgångens fröplantage (EttO) med relativt låg genetisk vinst medan Västerhus är en TvåO-plantage av tämligen modernt snitt med extra väl underbyggt urval av högpresterande kloner samt att Västerhus etablerades med hjälp av linjär gruppering, vilket sammantaget skulle motivera att den åsätts genetiska vinster i paritet med en TreO-plantage. Den andra faktorn som bidrar till dessa ytterligheter är som tidigare nämnts att skörden för Klocke år 1985 skedde då denna fröplantage ännu var relativt omogen och pollenkontaminationen därmed var hög vilket sänker den genetiska vinsten. Skörden från Västerhus år 2014 å andra sidan skedde då denna fröplantage uppnått en ålder av 23 år och då uppnått full pollenproduktion, vilket begränsar pollenkontaminationen och därmed säkrar en hög genetisk vinst. Även härvidlag stämde modellprediktioner av pollenkontaminationen (40 procent) och observerad pollenkontamination (31 procent) väl överens.



Figur 12. Skattningar av effektiva populationsstorlekar för fem tallfröplantageskördar (visade på X-axeln med namn och årtal för skörd) som mått på genetisk diversitet (vänstra diagrammet) baserat på kloninventeringar (N och N_s) och DNA-analyser av fröskördar (N_{obs} , N_{ep} , N_{ep2}). Vidare visas förväntad ($E(sj)$) och observerad självkorsningsgrad ($O(sj)$) i dessa skördar (högra diagrammet) baserat på kloninventering respektive observationer från DNA-profilering av fröskörden. PK = pollenkontamination.

För de i studien fem tallfröplantageskördarna kan skattningar av effektiva populationsstorlekar, samt även förväntningar och observationer av avkommor genererade av självkorsning, betraktas i Figur 12. Det var här tydligt att statusnummer skattade utan hänsyn till pollenkontamination (N_{ep} , N_S utan PK) alltid var lägre än respektive statusnummer skattade med hänsyn till pollenkontamination (N_{ep2} , N_S med PK). Detta var förväntat med tanke på den ganska betydande andelen inkorsning i tallfröplantagerna. Vidare var statusnummer skattade från DNA-profileringsdata 14–50 procent lägre (i genomsnitt 26 procent) än respektive statusnummer skattade från kloninventeringar utifall att pollenkontaminationen negligerades och 9–38 procent lägre (i genomsnitt 25 procent lägre) ifall hänsyn togs till pollenkontamination (Figur 12). Detta resultat ligger väl i linje med en tidigare markörstudie på en fröskörd från Västerhus där antalet effektiva pollendonatorer skattades till 12,2 att jämföra med 19,7 om man teoretiskt skulle utgå från kloninventeringsdata (Torimaru m.fl. 2012). Det är således tydligt att genetisk diversitet skattad med hjälp av DNA-profileringsdata gav lägre skattningar av statusnummer än kloninventeringsdata och resultaten antyder att detta främst beror på avvikelser från antagandet om jämn fertilitet snarare än att bedömningen av pollenkontamination skilde sig åt mellan metoderna (se även Heuchel m.fl. 2022). Detta är särskilt tydligt för N_{ep} utan hänsyn tagen till inkorsning för skördarna från Klocke år 1985 och 2008. Det förstnämnda året var fröplantagen tämligen ung och omogen vilket är en känd orsak till ojämn fertilitet, medan skörden år 2008 kan spegla en påverkan på klonernas fertilitetsbalans till följd av den nyligen genomförda skötselgallringen. Dessa resultat antyder att man ej okritiskt kan göra ett antagande om jämn fertilitet vid beräkning av N_S från kloninventeringar. Dock ska det här påpekas att pollenkontaminationen i sig framstod som en viktigare faktor än variabiliteten i fertilitet eftersom N_{ep2} skattad från DNA-profileringsdata, som tar hänsyn till pollenkontamination, låg -1 till 103 procent högre (i genomsnitt 38 procent högre) än N_S skattad utan hänsyn till pollenkontamination. Med detta i åtanke skulle man kunna argumentera för att man vid beräkningar av statusnummer med kloninventeringsdata tar hänsyn till pollenkontamination enligt prediktionsmodellen och därefter justerar ned skattningen med 25 procent för att ta hänsyn till variationen i klonfertilitet. Ett mer försiktigt och konservativt alternativ vore att man vid diversitetsskattningar från kloninventeringsdata medvetet väljer att bortse från pollenkontamination. Man kan då vara tämligen säker på att den genetiska diversiteten inte överskattas (även om den då ofta underskattas i stället).

Om man betraktar andelen självkorsning stämmer förväntad självkorsning från kloninventeringar ($E(sj)$) och observerad självkorsning ($O(sj)$) från DNA-profilering av skörden tämligen väl för skördar från fröplantagerna 604 Lilla Istad och 621 Västerhus (Figur 12). För skördar från 123 Klocke däremot var det tydligt att observerad andel självkorsat frö var påtagligt större (med en faktor 4,8–14,7) än den förväntade självkorsningsandelen oavsett om man tog hänsyn till pollenkontamination eller inte. Detta antyder ett ganska betydande avsteg från antagandet om panmiktisk parning. Anledningen till denna avvikelse kan dels vara att klonmaterialet för Klocke har extremt nordligt ursprung (67,7°N, Bilaga, Tabell A1) och det finns indikationer på att sådana nordliga material kan ha större tolerans till inavel och att en större andel självkorsade frön således kan vara livskraftiga (Kärkkäinen m.fl. 1996). En annan aspekt är att fröplantagelokalens egen belägna breddgrad (62,95°N, Tabell 13) var mycket sydligare än klonernas ursprung, vilket kan få till följd att blomningsdynamik och parningsdynamik påverkas. Klocke etablerades år 1970 då man ej tog särskilt stor hänsyn till detta. Denna typ av lokalisering undviks nuförtiden vid nyanläggning av fröplantager. Just den kraftiga sydflyttningen av Klockes klonmaterial innebär att

det finns extra begränsningar införda i Plantval för Klockes användningsområde som går utöver de regler som redovisas i denna rapport (se Berlin m.fl. 2019, specialfall i Bilaga H).

Granfröplantager

Totalt fyra fröskördar från tre granfröplantager analyserades och jämfördes. De tre granfröplantagerna var 52 Maglehem (EttO), 7 Lillpite (EttO) samt 501 Bredinge (TvåO). Både 52 Maglehem och 501 Bredinge är tänkta att försörja fröbehoven i södra Götaland där den förstnämnda inriktar sig på milda, ej frostlänta områden medan den sistnämnda är tänkt för områden som är just frostlänta (Tabell 14). Två av skördarna togs från 52 Maglehem som tidigare behandlats som exempel för fallet genetiska gallringar (Avsnitt Exempel: Genetisk gallring) och det är där värt att notera att den ena skörden (1993) togs innan gallringen som ägde rum år 1994 medan den andra skörden togs år 2000 efter gallringen (Prescher m.fl. 2008). Övriga skördar, en från 7 Lillpite och 501 Bredinge vardera, togs år 1983 respektive 2000.

Gällande pollenkontamination och genetisk vinst är bilden i gran enklare än motsvarande för tall med anledning av att Plantval systematiskt ignorerar effekten av pollenkontamination i gran. Eftersom antagandet PK = 0 procent görs konsekvent i Plantval, är de förväntade genetiska vinsterna konstanta över tid. Emellertid indikerar DNA-profileringsdata från skördeanalyserna att det ändå föreligger en viss, om än låg inkorsning i granfröplantager (varierade från 4 till 27 procent). Beräkningar av den genetiska vinsten som tar hänsyn till en sådan grad av inkorsning ligger i spannet 9,7–13,5 procent i jämförelse med Plantvals angivelse 10–15 procent vilket utgör tämligen marginella skillnader (Tabell 14). Det ska också noteras att DNA-profileringen av skörden från 501 Bredinge (som hade högst PK på 27 procent) hade den begränsningen att enbart en delmängd (ungefärligen 2/3) av dess föräldrakloner kunde DNA-profileras på grund av en genetisk gallring som gjordes efter den analyserade skörden men innan DNA-profileringsstudien (Heuchel m.fl. 2022). Detta gör att en viss mängd av frön, som till synes är skapade av inkorsande vildpollen, i själva verket kan tillhöra faderkloner inom fröplantagen som inte kunnat DNA-profileras och därmed skulle skattningen av pollenkontaminationen för Bredinge kunna vara felaktigt hög. Sammanfattningsvis förefaller det från dessa resultat som att andelen pollenkontamination i granfröplantager är konsekvent lägre än för tall, åtminstone för mogna plantager. Man bör vara försiktig med att generalisera denna slutsats alltför långt eftersom inga granfröskördar analyserade i denna undersökning genererades av riktigt unga granfröplantager (skörden från 7 Lillpite är den skörd som skedde vid lägst plantageålder, 20 år). Det finns goda skäl att misstänka att en större grad av pollenkontamination förekommer för granfröskördar från plantager som just påbörjat sin fröproduktion i likhet med de trender och modeller som redan är etablerade för tall.

Tabell 14. Jämförelse av den genetiska diversiteten i skördar från granfröplantager skattade genom kloninventeringar (Skogforsk) och skattade genom DNA-profilering av stickprov från skördarna (Umeå Universitet, EMG). Om flera inventeringar fanns att tillgå valdes den som låg närmast den DNA-profilerade skörden i tid.

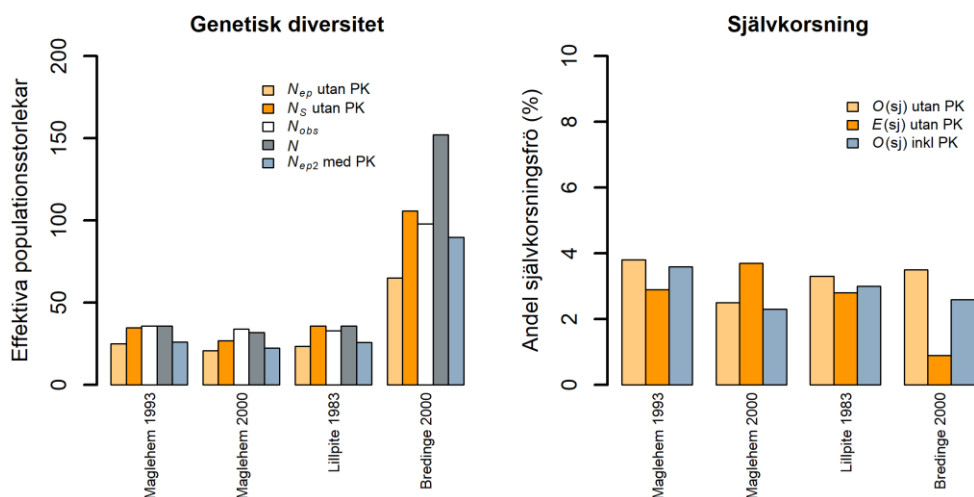
Fröplantage	52 Maglehem		7 Lillpite	501 Bredinge
Grunddata				
Frözon	G8-9S		G2	G7
Omgång	EttO		EttO	TvåO
Förädlingsnivå	1g		1g	1,25g
Latitud (°)	55,77		65,37	56,47
Longitud (°)	14,17		21,17	16,42
Höjd över havet (m)	30		5	25
Etablerad år	1958		1963	1983
Besläktade kloner?	Nej		Nej	Nej
Vinst & diversitet från kloninventering				
År för inventeringsdata	1993	1995	1963*	2012
Antal kloner enl. dokumentation (N)	36	32	36	152
Antal inventerade rameter (träd)	2006	1260	6250	4184
Genetisk vinst, höjdtillväxt (%)	10	10	10	15
Statusnummer (N_s)	34,9	26,9	35,9	105,9
Förv. % frö från självbefr. ($E(sj)$)	2,9	3,7	2,8	0,9
Vinst & diversitet från DNA-analys av skörd				
Skördeår	1993	2000	1983	2000
Antal DNA-profilerade frön (n)	137	304	231	431
Antal obs. föräldrakloner enl DNA-analys (N_{obs})	36	34	33	98
Pollenkontamination enl DNA-analys (i_{PKobs} , %)	4	7	9	27
Genetisk vinst, höjdtillväxt inkl PK (%)	9,9	9,8	9,7	13,5
Effektivt antal föräldrar exkl PK. (N_{ep})	25,1	20,9	23,6	65,0
Effektivt antal föräldrar inkl PK. (N_{ep2})	26,2	22,4	26,0	89,7
Obs. % frö från självbefr. exkl. PK ($O(sj)$)	3,8	2,5	3,3	3,5
Obs. % frö från självbefr. inkl. PK ($O(sj)$)	3,6	2,3	3,0	2,6

Notering: I analysen på gran tas enligt Plantvals nuvarande regler ingen hänsyn till pollenkontamination vid kloninventeringar. Dock rapporteras observerad pollenkontamination vid DNA-analys av fröskördar.

* Baserat på en partiell inventering

Vid betraktelse av den genetiska diversiteten kan man konstatera att de olika måtten på effektiva populationsstorlekar följer varandra tämligen väl åt mellan fröplantager och skördar (Figur 13). För fröplantager med relativt få kloner i utgångsläget, såsom 52 Maglehem och 7 Lillpite, var alla skattningar på effektiva populationsstorlekar (N_s , N_{ep} , N_{ep2}) också tämligen låga (20,9–35,9) oavsett om de bestämts med kloninventeringsdata eller DNA-profilering. För den fröplantage där antalet kloner var stort (501 Bredinge) var samtliga estimat av N_s , N_{ep} och N_{ep2} också höga (65,0–105,9). Samtliga skattningar av den genetiska diversiteten syntes även visa effekten av den genetiska gallring i 52 Maglehem som tidigare behandlats i avsnitt Exempel: genetisk gallring (skattningar på 25,1–34,9 innan gallring och 20,9–26,9 efter gallring) och som även beskrivits av Prescher m.fl. (2008). En betydande anledning till denna följsamhet är att den observerade pollenkontaminationsnivån var konsekvent låg (max 27 procent). Detta ligger således relativt nära Plantvals något grova antagande om att pollenkontamination saknas i gran. Detta mönster skiljer sig också betydligt från både antaganden och faktiska observationer gjorda på tall där pollenkontaminationen

befanns ha stort inflytande på den genetiska diversiteten. Heuchel m.fl. (2022) argumenterade i sin studie för ett schablonantagande om tio procent pollenkontamination vid full pollenproduktion för granfröplantager, vilket skulle stämma väl överens med resultaten också i denna rapport.



Figur 13. Skattningar av effektiva populationsstorlekar för fyra granfröplantageskördar (visade på X-axeln med namn och årtal för skörd) som mått på genetisk diversitet (vänstra diagrammet) baserat på kloninventeringar (N och N_S) och DNA-analyser av fröskördar (N_{obs} , N_{ep} , N_{ep2}). Vidare visas förväntad ($E(sj)$) och observerad självkorsningsgrad ($O(sj)$) i dessa skördar (högra diagrammet) baserat på kloninventering respektive observerad självkorsningsgrad från DNA-profilering av fröskörden. PK = pollenkontamination.

En annan mindre framträdande, men likafullt viktig, skillnad mellan tall och gran var att N_{ep} och N_{ep2} skattad med DNA-profileringsdata av skörden alltid var lägre (med 15–39 procent) än N_S skattat med kloninventeringsdata (Figur 13) och denna trend var konsekvent oavsett om hänsyn togs till pollenkontamination (N_{ep2} i genomsnitt 21 procent lägre än N_S) eller ej (N_{ep} i genomsnitt 31 procent lägre än N_S). Även detta kan delvis förklaras med den konsekvent låga andelen pollenkontamination som annars har visats vara en betydande källa till genetisk diversitet. Men i likhet med tall, så räcker inte pollenkontamination som förklaring då N_{ep} fortfarande var systematiskt lägre än N_S trots att bägge mått helt bortser från inkorsning. Således måste man även för gran dra slutsatsen att det finns variationer i fertilitet mellan fröplantagekloner som inte kan hänföras till rametantal, något som även diskuteras i större detalj i Heuchel m.fl. (2022). För fallet gran, skulle man alltså kunna argumentera för att statusnummer (N_S) baserade på kloninventeringar borde justeras ned med 25 procent för att bättre återspegla den genetiska diversiteten. Till skillnad från tall, skulle en sådan justering vara motiverad även för N_S helt utan hänsyn till pollenkontaminationen eftersom denna ändå verkar vara relativt blygsam för gran.

Angående den förväntade och observerade andelen frö genererad genom självkorsning, syntes inga tydliga trender för granfröplantager, framför allt om man jämför med de ganska spektakulära trender som tallfröplantagerna härvid uppvisade (jämför Figur 12). I vissa fall var de förväntade skattningarna baserade på kloninventering ($E(sj)$) påtagligt lägre än observerad andel självkorsning ($O(sj)$), till exempel för Bredinge år 2000) medan för skörden från Maglehem år 2000 var situationen den motsatta. Eftersom andelen pollenkontamination var tämligen låg generellt påverkade denna inte andelen självkorsning särskilt mycket. Möjligen kan

man spekulera i att ett visst avsteg från panmixi kan skönjas då $O(sj)$ i Bredeinge var lika stor som för de andra fröplantageskördarna (2,3–3,8 procent) trots att Bredeinge har många fler kloner samt större genetisk diversitet och skattningarna av $E(sj)$ därför var så mycket lägre. Detta indikerar att närbelägna träd korsas mer med varandra än träd på större avstånd, något som skulle vara möjligt att detektera genom andelen självkorsning, i synnerhet för fröplantager som har många kloner och i övrigt hög genetisk diversitet.

Begränsningar med skördedata

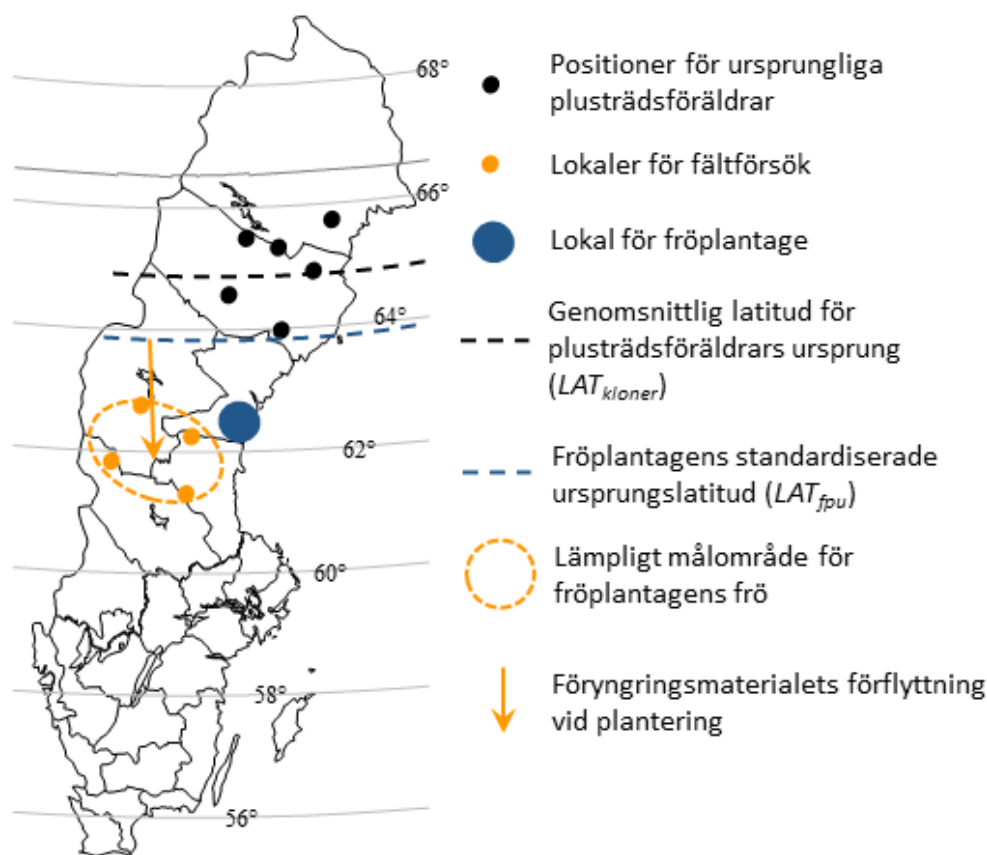
Vi har hittills betraktat DNA-profileringsdata från fröskördar som ett genomgående bättre underlag för skattningar av pollenkontamination och genetisk diversitet än kloninventeringsdata, främst på grundval av att man inte behöver göra lika många teoretiska antaganden för att göra beräkningarna. Dock ska det påpekas att även skördebaserade data har sina egna begränsningar. Det främsta exemplet är den begränsade provtagningsstorlek för varje skörd som i denna studie varierade från 137 till 431 frön (Tabeller 13 och 14). Denna begränsning beror främst på att det fortfarande är kostsamt och tidsödande att DNA-profilera många individer från gran och tall. Dessa trädarters genom är svårbehandlade och DNA-extraktion från barrträdsvävnader är en besvärlig process. När kvoten mellan provstorlek och antal föräldrakloner kan vara så låg som 2,8 (i fallet 501 Bredeinge) faller det sig naturligt att föräldrakloner kan missas vid provtagningen och att N_{ep} och N_{ep2} kan bli underskattade eller åtminstone vara behäftade med vissa slumpmässiga skattningsfel. Detta bör man ha i åtanke vid vidare analys och vid utfärdande av rekommendationer och det vore även önskvärt att framtida studier skulle kunna analysera något mer omfattande provtagningar än de som visas här.

Diskussion om standardiserat ursprung

Som tidigare nämnts, är den standardiserade ursprungslatituden för en fröplantage (LAT_{fpu}) en sammanvägning av föräldraträdens genomsnittliga ursprungslatitud och fröplantagens belägenhet såsom beskrivs närmre i avsnitt [Standardiserat ursprung](#). För tallens föryngringsmaterial använder Plantval denna ursprungslatitud för att beräkna effekten av förflyttning i termer av tillväxt och överlevnad (med hjälp av förflyttningseffekter, Berlin m.fl. 2016). Dessa förflyttningseffekter adderas sedan till de effekter av genetisk vinst som vi redan diskuterat tidigare (avsnitt [Genetisk vinst](#)). Effekterna av förflyttning har i sig inte behandlats i denna rapport och kommer ej heller diskuteras ingående, men dessa effekter är likafullt anledningen till att fröplantagens standardiserade ursprungslatitud anses vara en viktig och relevant parameter.

Ett konceptuellt exempel är en förflyttning som ofta görs genom användning av förädlat föryngringsmaterial från en tallfröplantage i norra Sverige (Figur 14). I norra Sverige är det vanligt att förädlat tallföryngringsmaterial förflyttas söderut för att materialet vid plantering då uppvisar bättre hårdighet och överlevnadsförmåga i jämförelse med lokala frökällor (Berlin m.fl. 2016). En fröplantage designad för det tänkta kärva norrländska området (streckad orangefärgad oval) innefattar alltså ett klonmaterial av betydligt nordligare och hårdigare ursprung (svarta linjen). I gengäld kommer detta material ha en något sämre höjdtillväxt än ett lokalt material eftersom den har en långsammare tillväxtrytm. Men som nämnts i avsnitt [Standardiserat ursprung](#) så kommer inte denna fröplantage kunna producera ett material som helt och hållet motsvarar denna hårdighet, eftersom fröplantagen i sig vanligtvis är

lokaliserad i ett mildare och sydligare läge och kontaminationen av lokalt pollen således förväntas påverka fröskördens genomsnittliga hårdighet så att den inte är fullt så stark (blå linje). Det ska betonas att den standardiserade ursprungs­latituden i viss mån kan användas som ett indirekt mått på föryngrings­materialets hårdighet. I slutändan är den genomsnittliga förflyttningen av ett fröplantagematerial skillnaden mellan latituden för föryngringslokalen och den standardiserade ursprungs­latituden (orange­färgad pil). I nuvarande prediktions­modeller för tall utgör sådana förflyttningar en mycket viktig komponent för prediktion av föryngrings­materialets prestanda (höjdtillväxt och överlevnads­förmåga) utöver den genetiska urvals­vinst som redan redovisats i avsnitt Genetisk vinst.



Figur 14. Konceptuell exempelfigur (här tall i norra Sverige) som visar relationerna mellan plusträds ursprung (svarta symboler), fröplantagens belägenhet och dess standardiserade ursprung (blåfärgade symboler) samt lokaler där kandidatträdd har fälttestats och planerat användningsområde för plantagefröet och den effektiva förflyttningen av densamma (orange­färgade symboler).

I detta sammanhang ska det nämnas att en liknande parameter, härkomstlatitud, definieras och används av Skogsstyrelsen för att beskriva och reglera ett föryngrings­materials lämplighet för att planteras och växa i specifika områden (SKSFS 2002:2). I praktiken sammanfaller fröplantagers härkomstlatitud ofta med dess standardiserade ursprungs­latitud men det finns en del undantag. Det ska betonas att vi i denna rapport begränsar oss till att diskutera fröplantagers standardiserade ursprungs­latituder, även om diskussionen till stora delar kan anses vara relevant också för härkomstlatituderna.

Utöver modellering av tillväxt och härdighet med förflyttningsmodeller, baseras de nyare fröplantagernas prestanda (TreO och till en begränsad omfattning vissa TvåO) även på resultat från fältförsöksdata (avkommeprövningar och/eller klontester). Lokaliseringen av dessa fälttest sammanfaller med fröplantagematerialets tänkta användningsområde (Figur 14, orangefärgade symboler) men inkluderar även viss miljövariation för att säkerställa att det testade materialet är någorlunda robust. Tillkomsten av sådana testdata kan påverka synen på föryngringsmaterialets lämplighet för ett område och detta reflekteras inte nödvändigtvis av föräldraklonernas ursprungslatitud (LAT_{kloner}) eller en fröplantages standardiserade ursprungslatitud (LAT_{fpu}). Ursprungslatituden ärvs nämligen strikt Mendelskt från ursprungligt valt plusträd (man antar här att plusträdet i sig självt är representativt för lokalt beståndsmaterial på orten) till dess avkommor och ursprungslatituden påverkas alltså inte av data från fälttester.

För gran- eller tallmaterial planterat på mildare lokaler kan andra typer av förflyttningar än den som visas i Figur 14 vara aktuella, även om grundprinciperna för hur ursprungslatitud beskrivs och används är desamma. Hittills har dessa mått plus genetiska vinster från Plantval ansetts vara tillräckliga för att beskriva föryngringsmaterialens härdighet och tillväxtförmåga. Förflyttningfunktionerna utvecklades ursprungligen för oförädlade proveniensmaterial (Berlin m.fl. 2016, Persson m.fl. 1994) men deras giltighet och användbarhet har även nyligen demonstrerats för tallkloner som genomgått avkommeprövning och där föryngringsmaterialet testats i fält (Hayatgheibi m.fl. 2020). En sådan demonstration är mycket relevant för tallfröplantager av typen TreO som utgörs av just sådana testade plusträdskloner.

Men inför anläggandet av fjärde omgångens fröplantager och på än längre sikt så finns det likväl flera anledningar att ompröva koncepten med ursprung baserat på latitud. Det finns också behov av forskning för att göra denna omprövning och för att kunna föreslå bättre modeller för att beskriva härdighet och lämplighet för specifika fröplantagematerial. Här redovisar vi tre rimliga invändningar mot det rådande bruket av ursprungslatitud på lång sikt.

1. På principiellt biologiska grunder kan man ifrågasätta huruvida variabeln latitud är den lämpligaste deskriptorn för ett föryngringsmaterials härdighet eller lämplighet. Därmed kan man även ifrågasätta latitudens roll som den viktigaste dynamiska komponenten även för förflyttningsmodeller. Även om latitud förefaller fungera tillfyllest för tallmaterial och planteringslokaler norr om 60°N (Berlin m.fl. 2016) är det inte säkert att denna variabel är lika användbar utanför detta område. Det är dessutom tydligt att latituden används som en indirekt och förenklad beskrivning av andra geografiska och klimatiska faktorer som är mer direkt kopplade till kärvheten på en planteringslokal och till härdigheten och lämpligheten för plantering av ett föryngringsmaterial på just denna lokal. Här kan till exempel nämnas att latitud kan vara en indikation på generellt temperaturklimat, temperatursumma, längden på tillväxtsång samt fotoperiod vilka alla har betydande inverkan på såväl lokalens kärvhet som på ett föryngringsmaterials lämplighet. Frågan infinner sig då om inte modellerna skulle kunna få väsentligt bättre precision och omfång, om dessa variabler ingick direkt i modellen snarare än att approximeras med hjälp av latituden. Nyligen utvecklades till exempel de första fullt tillämpbara förflyttningfunktionerna för gran (Liziniwicz m.fl. 2023) och den studien

antydde att dagslängden vid ett visst datum på året fungerade bättre som modellvariabel för fotoperiod än vad latitud gjorde. Man kan då fråga sig huruvida modeller och regelverk baserat på latituder och förflyttningar i antal breddgrader är det lämpligaste för granplantmaterial.

2. Konceptet med ursprungs latitud baseras också på ett implicit antagande om att klimatiska faktorer för en lokal, kopplad till ursprung, fälttest eller applikativ plantering, är genomsnittligt konstant över tid. Men vi har nu ett stort antal klimatologiska prognoser som visar omfattande klimatförändringar under hela innevarande seklet och med all säkerhet även nästa sekel därtill (IPCC 2014). Latituden kan förvisso delvis vara en deskriptor för fotoperioden och denna påverkas inte av klimatförändringar. Men latituden var även delvis tänkt som deskriptor för allmän klimatologisk kärvhet och givet de kommande klimatförändringarna är det därför tvivelaktigt att latitud fortsatt kommer att vara en informativ deskriptor i det avseendet. Med progressivt större klimatförändringar finns det en påtaglig risk att beskrivningar av lokaler, härkomst och ursprung baserad på latitud kan vara intetsägande eller till och med missvisande i en framtida föröyrngingssituation (Hallingbäck m.fl. 2021). Härvidlag bör det övervägas att ersätta latitud med en eller flera andra variabler som mer direkt beskriver en lokals beskaffenhet med tanke på planteringsföröyrnging med tall och gran. Sådana variabler skulle skapa bättre förflyttningsmodeller som på ett bättre sätt kan ta hänsyn till klimatförändringarna och bättre beskriva härdigheten och lämpligheten för ett föröyrngingsmaterial för en specifik lokal och en specifik tidsperiod för vilken klimatprognoser är tillgängliga.
3. Även om de nuvarande förflyttningsmodellerna för tall har visats vara relevanta och robusta för föröyrngingsmaterial förädlad till en viss nivå (testade pluskloner), är det inte säkert att de kommer att förbli relevanta när förädlingen går in i urval av avkommekloner och där man kan använda testat F_1 - eller F_2 -material i fröplantagerna. En känslig punkt hos de befintliga förflyttningsmodellerna är att de utvecklades på grundval av föröyrngingsmaterialens ursprung och de tar för närvarande inte hänsyn till fälttestningsdata inhämtade från andra lokaler och miljöer. Å andra sidan skulle ett alternativt system som använder sig av fälttestlokalernas latitud inte lägga någon vikt alls vid testmaterialens föräldraursprung vilket också är ett betydande förbiseende. Man skulle här kunna spekulera i att informativa deskriptorer för ett föröyrngingsmaterial borde kunna vikta förhållanden som råder på ursprung och testlokal, för att korrekt kunna skatta ett föröyrngingsmaterials sanna lämplighet för en specifik miljö och en specifik planteringslokal. Men för närvarande är det okänt hur en sådan viktning bäst skulle kunna göras och det skulle kräva nyutveckling av modeller, insamling av nya fältförsöksdata och därmed mer forskning.

Syftet med detta avsnitt har inte varit att redovisa några resultat från våra inventeringar eller undersökningar eftersom tillförlitliga data för en sådan analys ännu inte är tillgängliga. Diskussionen här rör snarare frågor kring standardiserat ursprung och dess giltighet och användbarhet givet ny klimatkunskap och förädlingsframsteg. Dessa frågor har uppstått under arbetets gång och vi har identifierat ett antal specifika frågor som borde vara föremål för ytterligare forskning.

Slutsatser och rekommendationer

I denna studie har vi med hjälp av data från Plantval och kloninventeringar från 24 tallfröplantager och nio granfröplantager studerat och utvärderat mått på genetisk vinst, standardiserat ursprung samt genetisk diversitet (främst kvantifierat som statusnummer, N_s). På detta sätt har vi även kunnat studera hur stabila dessa parametrar är över tid och hur de påverkas av ofrivilliga störningar eller av specifika skötselåtgärder. Vi har även kunnat jämföra parameterskattningar, framför allt av den genetiska diversiteten, från kloninventeringar med motsvarande skattningar från DNA-profileringsdata av skörden från samma fröplantage. Denna undersökning gjordes för tre tallplantager, tre granplantager och data från sammanlagt nio skördar ingick i jämförelsen. På detta sätt kunde vi framför allt utvärdera rimligheten i vissa antaganden som man vanligen gör när man skattar den genetiska diversiteten baserat på inventeringsdata. Från våra resultat och diskussioner kan vi göra följande slutsatser och rekommendationer.

- Andelen pollenkontamination i fröplantagen har en betydande påverkan på såväl genetisk vinst, standardiserat ursprung och på genetisk diversitet där den genetiska vinsten sänks, den genetiska diversiteten höjs, och det standardiserade ursprunget närmar sig fröplantagens egen position med ökande pollenkontamination. Påverkan var särskilt tydlig med avseende på skattat statusnummer. Detta gör att fröplantagens egen mognad och pollenproduktion är en mycket viktig faktor att ta hänsyn till även framgent. I längden kan man tänka sig att Plantval skulle kunna låta prediktera egenskaper hos enskilda fröskördar (årgångar) för varje fröplantage för att ännu bättre ta hänsyn till denna faktor än idag.
- Givet resultaten från våra inventeringsanalyser verkar det inte som icke-genetiska skötselåtgärder och naturliga störningar har någon framträdande betydelse för den genetiska vinsten, det standardiserade ursprunget eller den genetiska diversiteten. Även större avgångar på grund av kalamiteter tycks enbart ha en marginell betydelse i detta avseende. Det enda möjliga undantaget till denna observation är om störningarna eller ingreppen skulle vara selektivt inriktade mot enskilda kloner eller om de på allvar skulle påverka fröplantagens sammanlagda pollenproduktion vilket i sin tur skulle ändra andelen pollenkontamination, något som visade sig vid DNA-profilering av skördedata för tallplantagen 123 Klocke. Men med avseende på störningar i sig, förefaller de parametrar vi studerade vara tämligen robusta och stabila. Följaktligen finns det inget behov av att göra förändringar eller nyregistreringar i rikslängden som följd av störningar eller skötselgallringar.
- Skötselåtgärder selektivt inriktade på fröplantagens genetiska sammansättning, såsom genetisk gallring och skörd genom särplockning visade sig ha en betydande påverkan på såväl genetisk vinst som diversitet men inte på det standardiserade ursprunget. Både särplockning och genetisk gallring erbjuder goda tillfällen till höjning av den genetiska vinsten eller förändringar av föryngringsmaterialets egenskaper i en önskad riktning. Beträffande den genetiska diversiteten påverkades denna i allmänhet negativt av särplockning. Men diversiteten kunde påverkas såväl negativt som positivt som följd av genetisk gallring, mycket beroende på hur den genetiska gallringen genomfördes och på fröplantagens genetiska egenskaper innan gallringen. I korthet förordas således fortsatt nyregistrering och uppdatering

av rikslängden för fröplantager som genomgått genetisk gallring och/eller särplockning av skörden.

- I de flesta befintliga fröplantager (EttO, TvåO och flera TreO), kan alla ingående kloner ses som obesläktade och därmed påverkas den genetiska diversiteten enbart av antalet kloner, rametfördelningen mellan dessa kloner och klonernas relativa fertilitet. Men för de nyaste TreO-plantagerna samt för de planerade FyrO-plantagerna blir släktskap mellan klonerna en allt viktigare faktor att ta hänsyn till för att på rätt sätt skatta den genetiska diversiteten, kvantifiera möjliga risker och göra informerade avvägningar mellan genetisk diversitet och vinst.
- Jämförelser mellan parametrar baserade på kloninventeringar av fröplantager och DNA-profilering av deras skördar visade på generellt god överensstämmelse mellan dessa. De tidigare utvecklade prediktionsmodeller som finns för pollenkontamination i tallfröplantager synes stämma tämligen väl med observerad pollenkontamination i skördar även om man skulle kunna argumentera för djupare undersökningar kring vilka störningar som potentiellt skulle kunna resultera i en pollenkontamination som avviker från modellerna. I och med den goda överensstämmelsen mellan predikterad och observerad pollenkontamination stämde även modellpredikterad genetisk vinst väl med genetisk vinst justerad med hjälp av observerad pollenkontamination. Även statusnummer (N_S), som mått på genetisk diversitet, korrelerade väl med antalet effektiva föräldrar skattade med hjälp av DNA-profilering av fröplantageskördar (N_{ep} och N_{ep2}). Dock var det tydligt att N_S -skattningarna var konsekvent något högre än motsvarande N_{ep} -skattningar, både för tall och gran, vilket antyder att variationer i klonfertilitet i realiteten sänker den genetiska diversiteten något i förhållande till vad som hade varit fallet vid jämn klonfertilitet. För tallplantager, där pollenkontamination var en viktigare faktor än ojämn fertilitet, kan man kompensera denna överskattning genom att konsekvent använda sig av N_S som utesluter pollenkontamination vid beräkning av genetisk diversitet. I praktiken kommer man då få ett rättvisande eller till och med något konservativt mått på den genetiska diversiteten. För granplantager däremot, där pollenkontamination aldrig syntes vara särskilt omfattande, kan det vara befogat att justera ner inventeringsbaserade skattningar på N_S med 25 procent för att på så vis ta höjd för ojämn fertilitet. Hursomhelst indikerade denna studie att kloninventeringsdata, möjligtvis kombinerat med prediktioner av pollenproduktion, är gott och väl användbara för kvantifiering av genetisk diversitet även om man ska vara medveten om begränsningarna.

Även om denna rapport har gjort en hel del för att undersöka stabilitet och robusthet hos de undersökta parametrarna, vore det likväl behövt med djupare forskning som med större provtagningsstorlekar kan ta jämförelser mellan kloninventeringsskattade och DNA-profileringskattade diversitetsparametrar till en ny nivå. Det skulle dessutom vara mycket intressant att djupare skärskåda hur pollenmolnets genetiska sammansättning i sig kan påverka fröskördens genetiska diversitet och bättre kartlägga trender i pollenkontamination för unga och omogna granfröplantager. Det sistnämnda är synnerligen relevant med tanke på att våra resultat antyder att inkorsningen för vuxna granplantager är tämligen låg.

Slutligen är det också angeläget att på ett djupare plan karakterisera ”lämplighetsområden” för olika förnyngningsmaterial som inte är behäftade med statistiskt oflexibla parametrar baserade på latitud och altitud men som på ett smidigt sätt kan ta hänsyn till fälttestningsdata och som har större flexibilitet med tanke på kommande klimatförändringar.

Referenser

- Almqvist, C., Karlsson, B., & Wennström, U. 2010. Förädlad skogsodlingsmaterial 2010–2050. Tillgång och behov samt förslag på åtgärder för att minimera brist och maximera genetisk vinst. Skogforsk. Redogörelse nr 3, 2010. 64 s.
- Andersson, B., & Ericsson, T. 2002. Beräkning av överlevnad, höjd och härkomstlatitud för material från nya tallplantager. Skogforsk. Arbetsrapport 513. 10 s.
- Berlin, M., Danell, Ö., Jansson, G., Andersson, B., Elfving, B., & Ericsson, T. 2009. A model to estimate economic weight of tree survival relative to volume production taking patchiness into account. *Scand. J. For. Res.* 24: 278–287.
- Berlin, M., Persson, T., Jansson, G., Haapanen, M., Ruotsalainen, S., Barring, L., & Andersson-Gull, B. 2016. Scots pine transfer effect models for growth and survival in Sweden and Finland. *Silva Fennica* 50(3): 1562. 21 s.
- Berlin, M., Almqvist, C., Haapanen, M., Högberg, K-A., Jansson, G., Persson, T., & Ruotsalainen, S. 2019. Common Scots pine deployment recommendations for Sweden and Finland. Arbetsrapport 1017-2019. Skogforsk. 64 s.
- Black-Samuelsson, S., Bergquist, J., & Uggla, C. 2017. Skogsträdens genetiska mångfald: status och åtgärdsbehov. Rapport 2017/17, Skogsstyrelsen. 49 s.
- Cockerham, C.C. 1967. Group inbreeding and coancestry. *Genetics*, 56: 89–104.
- Eriksson, U., 1996. Enhancing production of high-quality seed in Swedish conifer breeding. Doktorsavhandling. Institutionen för Skogsgenetik. Sveriges Lantbruksuniversitet. Uppsala. ISSN 1401-6230. ISBN 91-576-5213-9:45. 45 s.
- Funda, T., Wennström, U., Almqvist, C., Torimaru, T., Gull, B.A., & Wang, X.-R. 2015. Low rates of pollen contamination in a Scots pine seed orchard in Sweden: the exception or the norm? *Scand. J. For. Res.* 30(7): 573–586.
- Goudet, J., & Jombart, T. 2020. hierfstat: estimation and tests of hierarchical F-statistics. R package version 0.5-7. <https://cran.r-project.org/package=hierfstat>
- Funda, T., Wennström, U., Almqvist, C., Gull, B.A., & Wang, X.-R. 2016. Mating dynamics of Scots pine in isolation tents. *Tree Genet. Genom.* 12(6): 112.
- Hall, D., Zhao, W., Wennström, U., Andersson Gull, B., & Wang, X.-R. 2020. Parentage and relatedness reconstruction in *Pinus sylvestris* using genotyping-by-sequencing. *Heredity (Edinb)*. 124(5): 633–646.
- Hallingbäck, H.R., Burton, V., Vizcaíno-Palomar, N., Trotter, F., Liziniewicz, M., Marchi, M., Berlin, M., Ray, D., & Benito Garzón, M. 2021. Managing uncertainty in Scots pine range-wide adaptation under climate change. *Frontiers Ecol. Evol.* 9: 724051. 18 s.
- Hayatgheibi, H., Berlin, M., Haapanen, M., Kärkkäinen, K., & Persson, T. 2020. Application of transfer effect models for predicting growth and survival of genetically selected Scots pine seed sources in Sweden. *Forests*. 11: 1337. 10 s.
- Heuchel, A., Hall, D., Zhao, W., Gao, J., Wennström, U., & Wang, X.-R. 2022. Genetic diversity and background pollen contamination in Norway spruce and Scots pine seed orchard crops. *Forestry Research* 2: 8, 12 s.

- IPCC. 2014. "Climate change 2014: synthesis report", kapitel i Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, red. R. K. Pachauri och L. A. Meyer (Geneva: IPCC).
- Jansson, G. 2007. Gains from selecting *Pinus sylvestris* in southern Sweden for volume per hectare. *Scand. J. For. Res.* 22: 185–192.
- Jansson, G., Hansen, J.K., Haapanen, M., Kvaalen, H., & Steffenrem, A. 2017. The genetic and economic gains from forest tree breeding programmes in Scandinavia and Finland. *Scand. J. For. Res.* 32(4): 273–286.
- Kärkkäinen, K., Koski, V., & Savolainen, O. 1996. Geographical variation in the inbreeding depression of Scots pine. *Evolution* 50(1): 111–119.
- Lacy, R.C. 1995. Clarification of genetic terms and their use in the management of captive populations. *Zoo Biology* 14: 565–578.
- Lindgren, D., Gea, L., & Jefferson, P. 1996. Loss of genetic diversity monitored by status number. *Silvae Genet.* 45(1): 52–59.
- Lindgren, D., & Mullin, T. 1998. Relatedness and status number in seed orchard crops. *Can. J. For. Res.* 28: 276–283.
- Lindgren, D., & Prescher, F. 2005. Optimal clone number for seed orchards with tested clones. *Silvae Genet.* 54(2): 80–92.
- Liziniewicz, M., & Berlin, M. 2019. Differences in growth and areal production between Norway spruce (*Picea abies* L. Karst) regeneration material representing different levels of genetic improvement. *For. Ecol. Manage.* 435: 158–169.
- Liziniewicz, M., Berlin, M., Solvin, T., Hallingbäck, H.R., Haapanen, M., Ruotsalainen, S., & Steffenrem, A. 2023. Development of a universal height response model for transfer of Norway spruce (*Picea abies* L. Karst) in Fennoscandia. *For. Ecol. Manage.* 528: 120628. 11 s.
- Lundkvist, K., Eriksson, G., Norell, L., & Ekberg, I. 1987. Inbreeding depression in two field trials of young *Pinus sylvestris* (L.). *Scand. J. For. Res.* 2: 281–290.
- McRae, T.A., Dutkowski, G.W., Pilbeam, D.J., Powell, M.B., & Tier, B. 2004. Genetic Evaluation Using the TREEPLAN® System. Proc. of IUFRO Joint Conference on Forest Genetics and Tree Breeding in the Age of Genomics: Progress and Future. 1–5 November. Charleston, South Carolina.
- Mullin, T.J. 2014. OPSEL 1.0: a computer program for optimal selection in forest tree breeding. Arbetsrapport 841-2014. Skogforsk. 28 s.
- Mullin, T.J. 2017. OPSEL 2.0: a computer program for optimal selection in tree breeding. Arbetsrapport 954-2017. Skogforsk. 25 s.
- Mullin, T.J., Persson, T., Abrahamsson, S., & Andersson Gull, B. 2019. Effects of inbreeding depression on seed production in Scots pine (*Pinus sylvestris*). *Can. J. For. Res.* 49: 854–860.
- Nielsen, R., Tarpy, D.R., & Reeve, H.K. 2003. Estimating effective paternity number in social insects and the effective number of alleles in a population. *Mol. Ecol.* 12:3157–3164.

- Persson, B. 1994. Effects of Climate and Provenance Transfer on Survival, Production and Stem Quality of Scots Pine (*Pinus sylvestris* L.) in Northern Sweden. Doktorsavhandling. Sveriges Lantbruksuniversitet.
- Prescher, F., Lindgren, D., & Karlsson, B. 2008. Genetic thinning of clonal seed orchards using linear deployment may improve both gain and diversity. *For. Ecol. Manage.* 254: 188–192.
- Ritland, K. 1996. Estimators for pairwise relatedness and individual inbreeding coefficients. *Genet. Res.* 67: 175–185.
- Rosvall, O., Andersson, B., & Ericsson, T. 1998. Beslutsunderlag för val av skogsodlingsmaterial i norra Sverige med trädslagsvisa guider. Redogörelse nr 1, 1998. Skogforsk. 66 s.
- Rosvall, O., Jansson, G., Andersson, B., Ericsson, T., Karlsson, B., Sonesson, J. & Stener L-G. 2001. Genetiska vinster i nuvarande och framtida fröplantager och klonblandningar. Redogörelse nr 1, 2001. Skogforsk. 41 s.
- Rosvall, O. 2003. Zon- och ägarvisa plantagearealer för tredje omgången fröplantager i Sverige. Arbetsrapport 549-2003. Skogforsk. 44 s.
- Rosvall, O., Andersson Gull, B., Berlin, M., Högberg, K.-A., Stener, L.-G., Jansson, G., Almqvist, C., & Westin, J. 2016. Skogsträdsförädling. Skogsskötselserien Nr 19. Skogsstyrelsen.
- Rosvall, O., & Wennström, U. 2008. Förädlingseffekter för simulering med Hugin i SKA 08. Arbetsrapport 665-2008. Skogforsk. 37 s.
- Skrøppa, T. 1996. Diallel crosses in *Picea abies*. II. Performance and inbreeding depression of selfed families. *For. Genet.* 3(2): 69–79.
- SKSFS 2002:2. Skogsstyrelsens föreskrifter om produktion för saluföring, saluföring samt införsel för saluföring av skogsodlingsmaterial. Skogsstyrelsens författningssamling. 10 s.
- Steffenrem, A., Raffin, A., Bianchi, S., Berlin, M., Nervo, G., & Facciotto, G. 2020. Common system for characterizing FRM for the different species case studies. Milestone 23 in *Adaptive BREEDING for productive, sustainable and resilient FORESTS under climate change*. B4EST.
- Torimaru, T., Wennström, U., Lindgren, D., & Wang, X.-R. 2012. Effects of male fecundity, interindividual distance and anisotropic pollen dispersal on mating success in a Scots pine (*Pinus sylvestris*) seed orchard. *Heredity* 108: 312–321.
- Wang, J.L. 2011. COANCESTRY: a program for simulating, estimating and analysing relatedness and inbreeding coefficients. *Mol. Ecol. Res.* 11(1): 141–145.
- Wu, H.X., Hallingbäck, H.R., & Sánchez, L. 2016. Performance of seven tree breeding strategies under conditions of inbreeding depression. *G3*. 6: 529–540

Bilaga 1. Kompletta inventeringsdata

Tabell A1: ... forts från föregående sida

Förläggare	Friton	Omgång	Förläggarens nivå	Lattitud (°)	Longitud (°)	Höjd över havet (m)	Etablerad år	Besiktade kloner?	Pollineringsstart (år)	Observeringspunkt (t)	Antal kloner (N)	Antal rameter	Andel pollenkontamination (f _{PK} %)	Genetisk vinst, höjd (%)	Genetisk vinst, överlevnad (%)	Prod. index P _{PK}	Prod. index P _{PK}	Standard. ursprung kloner (LAT _{PK})	Standard. ursprung fröplant. (LAT _{PK})	Gruppstörkt- nummer inkl. PK (N _J)	Status- nummer inkl. PK (N _J)	Fr. sällbe- trökning inkl. PK (F _J)	Form. % frö	Gruppstörkt- nummer inkl. PK (N _J)	Status- nummer inkl. PK (N _J)	Fr. sällbe- trökning inkl. PK (F _J)	
																											Form. % frö
621 Västerhus	T13, T10	T60+	1,5g	63,32	18,57	15	1991	Nej	2002	1991	29	4640	100	14,5	0,0	114,5	114,5	63,8	63,3	0,025	20,1	5,0	0,006	80,3	0,0		
							Ursprunglig inventering år 1991			2014	29	3817	40	20,8	0,0	120,8	120,8	63,8	63,6	0,025	20,1	5,0	0,016	31,4	3,0		
643 Dagg Lindgren	T10	TreO	1,5g	63,92	19,84	80	2013	Ja	2023	2013	84	2454	100	15,0	0,0	115,0	115,0	64,4	63,9	0,028	18,0	2,0	0,007	72,0	0,0		
							Ursprunglig inventering år 2013			2021	84	1798	100	15,0	0,0	115,0	115,0	64,4	63,9	0,028	17,8	2,5	0,007	71,3	0,0		
638 Hortlax elit	T6	TreO	1,5gS	65,29	21,41	10	2004	Nej	2017	2004	22	1178	100	12,0	2,5	115,7	112,0	66,2	65,5	0,027	18,8	5,4	0,007	75,2	0,0		
							Ursprunglig inventering år 2004			2023	22	1178	82	13,4	2,9	117,8	113,4	66,2	65,6	0,027	18,8	5,4	0,009	54,0	1,0		
634 Liljeblås	T2	TreO	1,5gS	65,39	21,23	15	2007	Nej	2017	2007	26	4526	100	12,5	3,0	116,9	112,5	67,1	66,0	0,021	23,8	4,2	0,005	95,2	0,0		
							Ursprunglig inventering år 2007			2023	26	4526	82	14,0	3,5	119,3	114,0	67,1	66,2	0,021	23,8	4,2	0,007	68,4	0,8		
631 Sonnersta	T10, T12	TreO	1,5g	63,48	18,92	120	2005	Ja	2014	2005	29	5419	100	15,0	0,0	115,0	115,0	63,8	63,4	0,022	22,6	4,2	0,006	90,6	0,0		
							Ursprunglig inventering år 2005			2023	29	5419	59	19,5	0,0	119,5	119,5	63,8	63,6	0,022	22,6	4,2	0,011	45,3	1,8		
633 Niluparna	T13	TreO	1,5g	62,00	16,42	160	2008	Nej	2013	2008	28	6616	100	15,0	0,0	115,0	115,0	62,2	61,8	0,022	21,9	4,4	0,006	87,6	0,0		
							Ursprunglig inventering år 2008			2023	28	6616	49	20,7	0,0	120,7	120,7	62,2	62,0	0,022	21,9	4,4	0,013	38,2	2,3		
632 Skeppsholmen	T7	TreO	1,5gS	62,53	17,45	5	2005	Nej	2015	2005	26	3557	100	12,5	3,0	116,9	112,5	65,8	63,9	0,023	21,4	4,6	0,006	85,6	0,0		
							Ursprunglig inventering år 2005			2023	26	3557	68	15,3	4,0	121,2	115,3	65,8	64,5	0,023	21,4	4,6	0,010	48,8	1,5		
??? Unbyn	T3	TreO	1,5gS	65,70	21,77	10	2016	Nej	2026	2016	35	4100	100	12,5	3,0	116,9	112,5	67,3	66,2	0,018	27,7	3,6	0,005	110,8	0,0		
							Ursprunglig inventering år 2016			2026	35	4100	100	12,5	3,0	116,9	112,5	67,3	66,2	0,018	27,7	3,6	0,005	110,8	0,0		
635 Öden	T10	TreO	1,5g	63,41	19,20	35	2011	Ja	2020	2011	32	8382	100	15,0	0,0	115,0	115,0	63,7	63,3	0,021	23,8	4,1	0,005	95,0	0,0		
							Ursprunglig inventering år 2011			2023	32	8382	95	15,5	0,0	115,5	115,5	63,7	63,3	0,021	23,8	4,1	0,006	86,8	0,2		
642 Liljeblås	T38	TreO	1,5g	59,71	17,13	26	2013	Ja	2023	2015	45	3715	100	15,0	0,0	115,0	115,0	59,9	59,5	0,024	20,5	3,5	0,006	82,0	0,0		
							Ursprunglig inventering år 2013			2019	45	3715	100	15,0	0,0	115,0	115,0	59,9	59,5	0,024	20,5	3,5	0,006	82,0	0,0		
??? Hortlax elit +	T6	TreO+	1,5gS	65,30	21,41	10	2019	Ja	2029	2019	14	968	100	12,5	3,0	116,9	112,5	65,6	65,2	0,048	10,4	8,5	0,012	41,6	0,0		
							Ursprunglig inventering år 2019			2029	14	968	100	12,5	3,0	116,9	112,5	65,6	65,2	0,048	10,4	8,5	0,012	41,6	0,0		

Notering: PK = Pollenkontamination

