

# Contortatalen levererar

Hög tillväxt och förbättrad genetik i svensk skog

Mari Suontama



Contortatall (*Pinus contorta* var. *latifolia*) klonförsök i Norrkrånge, förädlingszon 3.

# Innehåll

|                                                                                                  |           |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------|
| <b>Förord .....</b>                                                                              | <b>4</b>  |
| <b>Summary .....</b>                                                                             | <b>5</b>  |
| <b>Sammanfattning.....</b>                                                                       | <b>6</b>  |
| <b>Introduktion .....</b>                                                                        | <b>7</b>  |
| <b>Material och metoder .....</b>                                                                | <b>8</b>  |
| Material .....                                                                                   | 8         |
| Metoder .....                                                                                    | 10        |
| Genetiska analyser .....                                                                         | 10        |
| Prediktion av genetisk vinst.....                                                                | 12        |
| <b>Resultat .....</b>                                                                            | <b>12</b> |
| Fenotypisk beskrivning av fälttest .....                                                         | 12        |
| Estimerade genetiska parametrar .....                                                            | 13        |
| Estimerade additiva heritabiliteter och klonheritabiliteter inom hela försöksserien .....        | 13        |
| Estimerade genetiska korrelationer mellan försök som indikation av genotypmiljösamspel .....     | 13        |
| Estimerade heritabiliteter och genetiska korrelationer mellan egenskaper .....                   | 14        |
| Predikterade genetiska vinster .....                                                             | 15        |
| <b>Diskussion .....</b>                                                                          | <b>17</b> |
| Fenotypisk beskrivning av fälttest .....                                                         | 17        |
| Estimerade additiva och klonheritabiliteter inom hela försöksserien.....                         | 17        |
| Estimerade genetiska korrelationer mellan försök som indikation av genotyp-<br>miljösamspel..... | 18        |
| Estimerade heritabiliteter och genetiska korrelationer mellan egenskaper .....                   | 18        |
| Predikterade genetiska vinster .....                                                             | 19        |
| <b>Litteratur .....</b>                                                                          | <b>20</b> |



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

---

Kvalitetsgranskning (Intern peer review) har genomförts oktober 2025 av Thomas Kraft, programchef Förädling. Därefter har Magnus Thor, Forskningschef, granskat och godkänt publikationen för publicering 8 december 2025.

Redaktör: Charlotte Hessulf, charlotte.hessulf@skogforsk.se  
©Skogforsk 2025 ISSN 1404-305X

# Förord

Denna rapport beskriver en genetisk analys av avkommor från contortatall som har fälttestats för urval till nästa generation. Analysen och resultaten visar förädlingens framsteg för contortatall och ger riktlinjer för det fortsatta urvalsarbetet i förädlingen.

Sävar, december 2025

Mari Suontama

# Summary

In this report it was examined the heritability of traits such as growth, survival, and external wood quality by measuring tree development at 8 and 15 years of age. The study aims to show the extent to which these traits are influenced by genetics. It is also discussed what the results might mean for selecting trees. Different traits and environments were compared to assess whether trees can be selected that perform well under different conditions. Finally, the potential genetic gains in height, stem diameter, and survival were estimated based on the intensity of selection applied to the best-performing trees.

Height growth across all four trials was good at both 8 and 15 years of age, with average values exceeding 3 and 7 metres respectively. Survival at 8 years of age was high in all trials, with little phenotypic variation. By 15 years, survival had decreased by about 4% compared to the 8-year measurement, with an average of 74% across all trials. External wood traits such as stem straightness and branch quality were judged to be satisfactory, with average values for both characteristics.

Heritability for height growth and diameter ranged from low to moderate, with heritability for height increasing between ages 8 and 15. Clone heritability for these traits was moderate. Survival and quality traits exhibited low heritability, suggesting limited potential for genetic selection based on these measurements. Generally high genetic correlations for growth across different trial sites suggest that selection can be simultaneous within a breeding zone. Additive genetic correlations between height and diameter, as well as between height at 8 and 15 years, indicate good potential for early selection. The predicted genetic gains reflect the magnitude of heritability. Preliminary results also suggest that in the absence of genotype-by-environment interactions (GxE), genetic gains will not diminish even if selection is performed simultaneously across the entire breeding zone.

# Sammanfattning

I denna studie undersöktes hur pass ärftliga egenskaper som tillväxt, överlevnad och extern trädkvalitet är hos contortatallen (*Pinus contorta* var. *latifolia*) och vilka konsekvenser det får för urvalet av träd vid förädling. Mätningar gjordes av trädens utveckling vid 8 och 15 års ålder och därefter jämfördes olika egenskaper och miljöer för att undersöka om det är möjligt att välja träd som presterar bra under varierande förhållanden. Beräkningar gjordes också av hur stora genetiska förbättringar man kan förvänta sig vad gäller höjd, stamdiameter och överlevnad beroende på hur starkt selektionstrycket är.

Höjdtillväxten i samtliga fyra försök var god vid 8 och 15 års ålder, med genomsnittliga värden över 3 respektive 7 meter. Överlevnaden vid 8 års ålder var hög i samtliga försök, med liten fenotypisk variation. Vid 15 års ålder hade överlevnaden minskat med cirka 4 % jämfört med 8-årsmätningen, med ett medelvärde på 74 % över alla försök. Externa vedegenskaper som stamraket och grenkvalitet bedömdes som tillfredsställande, med genomsnittliga medelvärden för båda egenskaperna.

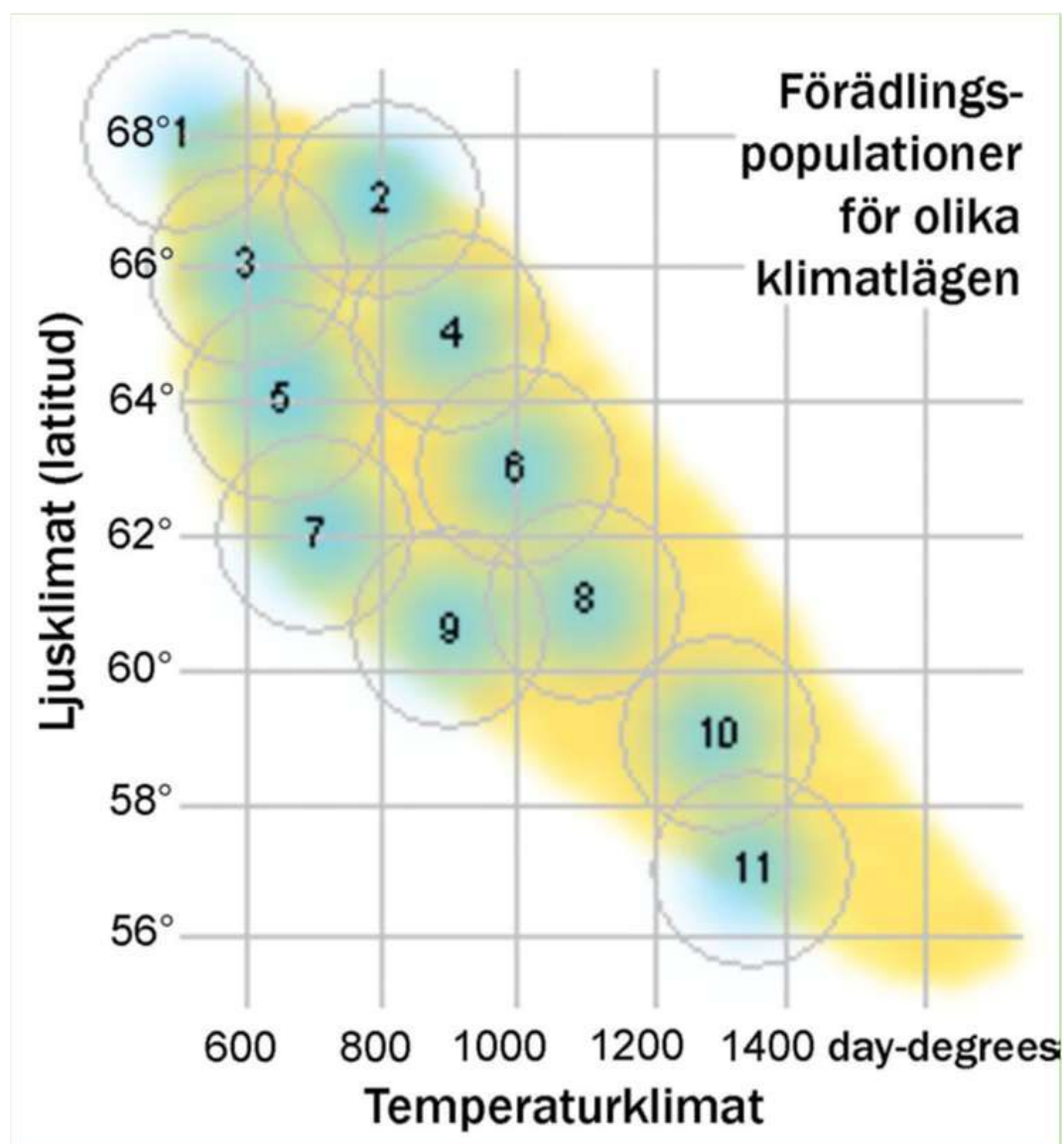
Heritabiliteten för höjdtillväxt och diameter varierade från låg till måttlig, och heritabiliteten för höjdtillväxt ökade mellan 8 och 15 års ålder. Klonärftligheten för dessa egenskaper var måttlig. Överlevnad och kvalitetsegenskaper visade låg heritabilitet, vilket innebär begränsade möjligheter till genetiskt urval baserat på dessa mätningar.

Huvudsakligen höga genetiska korrelationer för tillväxt mellan olika försökslokaler indikerar att selektion kan göras samtidigt för hela förädlingszonen. Additiva genetiska korrelationer mellan höjd och diameter, samt mellan höjd vid 8 och 15 års ålder, tyder på goda möjligheter till preliminärt urval vid tidig ålder. De predikterade genetiska vinsterna speglar heritabilitetens storlek. Resultaten tyder dessutom preliminärt på att i frånvaro av genotyp–miljöinteraktion (GxE) kommer vinsterna inte att minska, även om urvalet sker samtidigt inom hela förädlingszonen.

# Introduktion

Contortatall är det tredje mest planterade trädslaget efter gran och tall i Sverige. År 2023 planterades 8,2 miljoner contortatallar (Skogsstyrelsen 2024). Contorta växer 36 % snabbare och har en 10 år kortare omloppstid än vanlig tall (Elfving & Norgren 1993, Elfving m.fl. 2001). Dessutom har contorta visat sig vara resistent mot törskate (*Cronartium pini*), som i dagsläget minskar produktionen och försämrar överlevnaden hos tall (Persson m.fl. 2024).

Det nuvarande förädlingsmaterialet för contorta bygger på frö- och risinsamlingar från västra Kanada under 1970-talet. För att initiera ett effektivt förädlingsprogram föreslogs sex fröplantagezoner och elva förädlingspopulationer i Sverige för testning och selektion (Figur 1). Dessa zoner skulle spegla kanadensiska provenienser med motsvarande latitud och höjd över havet baserat på tidiga resultat från provenienstester (Ericsson 1993).



Figur 1. Fröplantagezoner och elva förädlingspopulationer i Sverige för testning och selektion contorta.

Insamlingar av plusträd, som är utvalda föräldrar till nästa generation, testades i avkommetester inom samtliga sex fröplantagezoner och jämfördes med tall. Contorta visade bättre höjdtillväxt och överlevnad än tall, med undantag för en lokal där tall uppvisade bättre fältprestanda för varje egenskap (Ericsson 1993). Resultaten för anpassning och stabilitet visade att contorta hade högre överlevnad än tall, trots förekomsten av skador. Däremot var tall mer stabil än contorta när det gällde rotsystemet, vilket kan ha påverkats av plantskoleskötsel, plantering och markförhållanden (Ericsson 1993).

Status för förädlingsprogrammet är pågående fälttestning av F<sub>2</sub>-kandidater. Kandidaterna i den senaste förädlingsronden utgörs huvudsakligen av sticklingsförökade kloner. Den första etablerade försöksserien i F<sub>2</sub>-generationen består av kandidater till fröplantagezon 3.

Materialet i denna försöksserie omfattar sticklingar planterade på fyra olika lokaler. Fördelningen av klonat material över flera olika miljöer möjliggör en mer noggrann uppskattning av både additiva och icke-additiva varianser samt genotyp-miljöinteraktion. Dock kan utmaningar uppstå när klonreplikationerna inte är tillräckliga för varje lokal, exempelvis på grund av misslyckad förökning.

Tidigare studier har visat att icke-additiva effekter kan vara viktigare hos unga träd (Balocchi m.fl. 1993), medan additiv genetisk varians ökar med åldern (Dean m.fl. 2006). Egenskaper där relevant icke-additiv genetisk varians har observerats inkluderar tillväxt och vissa vedegenskaper (Calleja-Rodriguez m.fl. 2021).

Ärftligheten för tillväxt, överlevnad och kvalitet skattades i denna studie baserat på mätningar vid 8 och 15 års ålder. Additiv och klonheritabilitet kommer att presenteras, och deras implikationer för avelsprogrammet diskuteras. Genetiska korrelationer mellan egenskaper och miljöer uppskattades för att bedöma effektiviteten av multipel egenskapsselektion i varierande miljöer. Dessutom estimerades genetiska vinster för höjd, diameter och överlevnad vid olika selektionsintensiteter.

## Material och metoder

### Material

Försöksmaterial i denna studie (Tabell 1) är sticklingsförökade träd på fyra olika lokaler i norra Sverige (61°N-63°N) som täcker contortatallens fröplantageszon 3 (Ericsson 1993). Det finns totalt 236 familjer i varje försök, i genomsnitt 7,7 individuella genotyper per familj och 6 rameter (replikation av samma trädindivid) per genotyp över fyra studier. Antalet rameter per genotyp i ett försök är i genomsnitt 1,5. Det begränsade antalet rameter per genotyp i respektive försök innebär att en försöksvis uppskattning inte var genomförbar.

Tabell 1. Beskrivning av försökserier i C3.

| <b>Edsäng Söderhamn S23S0860727</b>     | <b>Observationer</b> | <b>Min</b> | <b>Max</b> | <b>Medel</b> | <b>Enhet</b> | <b>StdDev</b> |
|-----------------------------------------|----------------------|------------|------------|--------------|--------------|---------------|
| Höjd 8                                  | 2067                 | 30         | 490        | 304,50       | cm           | 72,04         |
| Vitalitet 8                             | 2758                 | 0          | 3          | 2,72         | klass 0–3    | 0,84          |
| Höjd 15                                 | 1894                 | 5          | 110        | 73,07        | dm           | 11,51         |
| Vitalitet 15                            | 2747                 | 0          | 3          | 2,07         | klass 0–3    | 1,36          |
| Diameter 15                             | 1862                 | 13         | 162        | 97,31        | mm           | 22,14         |
| Rakhet 15                               | 1591                 | 1          | 3          | 2,71         | klass 1–3    | 0,55          |
| Grenkval 15                             | 1832                 | 2          | 7          | 4,90         | klass 1–9    | 0,51          |
| Lutning 15                              | 1959                 | 0          | 4          | 0,28         | klass 0–4    | 0,89          |
| Toppskifte 15                           | 1979                 | 0          | 3          | 0,07         | klass 0–9    | 0,35          |
| <b>Norrkrånge Härnösand S23S0860728</b> | <b>Observationer</b> | <b>Min</b> | <b>Max</b> | <b>Medel</b> | <b>Enhet</b> | <b>StdDev</b> |
| Höjd 8                                  | 2010                 | 25         | 459        | 282,80       | cm           | 56,82         |
| Vitalitet 8                             | 2676                 | 0          | 3          | 2,61         | klass 0–3    | 0,97          |
| Höjd 15                                 | 1910                 | 20         | 96         | 68,78        | dm           | 9,46          |
| Vitalitet 15                            | 2687                 | 0          | 3          | 2,13         | klass 0–3    | 1,35          |
| Diameter 15                             | 1884                 | 3          | 149        | 92,82        | mm           | 18,57         |
| Rakhet 15                               | 1664                 | 1          | 3          | 2,94         | klass 1–3    | 0,28          |
| Grenkval 15                             | 1879                 | 3          | 7          | 4,92         | klass 1–9    | 0,43          |
| Lutning 15                              | 1932                 | 0          | 4          | 0,12         | klass 0–4    | 0,51          |
| Toppskifte 15                           | 1920                 | 0          | 3          | 0,08         | klass 0–9    | 0,39          |
| <b>Vallsta S23S0860729</b>              | <b>Observationer</b> | <b>Min</b> | <b>Max</b> | <b>Medel</b> | <b>Enhet</b> | <b>StdDev</b> |
| Höjd 8                                  | 2119                 | 50         | 459        | 282,78       | cm           | 57,24         |
| Vitalitet 8                             | 2812                 | 0          | 3          | 2,87         | klass 0–3    | 0,58          |
| Höjd 15                                 | 2080                 | 13         | 97         | 67,99        | dm           | 10,63         |
| Vitalitet 15                            | 2872                 | 0          | 3          | 2,17         | klass 0–3    | 1,34          |
| Diameter 15                             | 2078                 | 5          | 146        | 88,24        | mm           | 19,36         |
| Rakhet 15                               | 1807                 | 1          | 3          | 2,87         | klass 0–3    | 0,39          |
| Grenkval 15                             | 2072                 | 2          | 7          | 4,98         | klass 1–9    | 0,32          |
| Lutning 15                              | 2081                 | 0          | 3          | 0,05         | klass 0–3    | 0,27          |
| Toppskifte 15                           | 2081                 | 0          | 3          | 0,17         | klass 0–9    | 0,57          |
| <b>Sollefteå S23S0860730</b>            | <b>Observationer</b> | <b>Min</b> | <b>Max</b> | <b>Medel</b> | <b>Enhet</b> | <b>StdDev</b> |
| Höjd 8                                  | 2362                 | 35         | 557        | 270,41       | cm           | 68,27         |
| Vitalitet 8                             | 2681                 | 0          | 3          | 2,90         | klass 0–3    | 0,47          |
| Höjd 15                                 | 2165                 | 20         | 106        | 69,90        | dm           | 10,05         |
| Vitalitet 15                            | 2635                 | 0          | 3          | 2,46         | klass 0–3    | 1,15          |
| Diameter 15                             | 2138                 | 20         | 162        | 84,76        | mm           | 17,51         |
| Rakhet 15                               | 2006                 | 1          | 3          | 2,91         | klass 0–3    | 0,34          |
| Grenkval 15                             | 2135                 | 2          | 7          | 4,93         | klass 1–9    | 0,42          |
| Lutning 15                              | 2173                 | 0          | 4          | 0,07         | klass 0–4    | 0,45          |
| Toppskifte 15                           | 2171                 | 0          | 3          | 0,09         | klass 0–9    | 0,42          |

## Metoder

Egenskaper i studien bedömdes vid 8 och 15 års ålder, det vill säga 8 respektive 15 år efter plantering (Tabell 1). Vid den tidiga mätningen registrerades höjdtillväxt, överlevnad och förekomst av skador. Vid senare mätningar kvantifierades höjd, överlevnad, diameter, stamraket, grenkvalitet, lutning och förekomst av toppskifte. För att beakta mikromiljöeffekter, inklusive rad- och kolumneffekter i försöksdesignen, användes spatialt justerade värden i analysen. De justerade värdena beräknades med ASReml (Gilmour m.fl. 2015) i enlighet med den metodik som tidigare beskrivits av Calleja-Rodriguez m.fl. (2019).

## Genetiska analyser

Data analyserades samtidigt för samtliga fyra försök på grund av det begränsade antalet repeter per genotyp inom varje försök. I det första analyssteget (Modell 1) beräknades additiv och klonal heritabilitet med hjälp av univariata modeller för respektive egenskap. Den linjära blandade modell som användes var följande:

$$\mathbf{y} = \mathbf{Xb} + \mathbf{Za} + \mathbf{Zd} + \mathbf{e}$$

Där  $\mathbf{y}$  är vektorn för observationerna,  $\mathbf{b}$  representerar vektorn för de fasta effekterna av medelvärde och försök, och  $\mathbf{X}$  är incidensmatrisen för de fasta effekterna.  $\mathbf{a}$  är en vektor för slumpmässiga additiva genetiska effekter, medan  $\mathbf{Z}$  är matrisen som relaterar observationer till dessa effekter,  $\mathbf{d}$  är en vektor för icke-additiva genetiska effekter, och  $\mathbf{Z}$  utgör incidensmatrisen som relaterar observationer till de icke-additiva genetiska effekterna. Slutligen är  $\mathbf{e}$  vektorn för slumpmässiga residualeffekter ( $\mathbf{I}\sigma_e^2$ ) vilka var icke-korrelerade.

I det andra analyssteget (Modell 2) tillämpades en multivariat linjär mixad modell för att skatta additiva genetiska korrelationer mellan försökslokalerna. Den genetiska varians-kovariansmatrisen definieras som  $\mathbf{V}(\mathbf{a}) = \mathbf{G} = \begin{bmatrix} G_{11} & G_{12} \\ G_{21} & G_{22} \end{bmatrix}$ , där  $g_{ii}$  representerar den additiva genetiska variansen för försökslokal  $i$ , medan  $g_{ij}$  anger den genetiska kovariansen mellan lokal  $i$  och  $j$  för en given egenskap. Residualvarianser ( $\mathbf{I}\sigma_e^2$ ) mellan försökslokalerna antogs vara okorrelerade.

I det tredje analyssteget (Modell 3) tillämpades samma multivariata modell för att uppskatta genetiska korrelationer mellan egenskaper inom varje försökslokal. Här representerar  $G_{ii}$  den additiva genetiska variansen för egenskap  $i$ , medan  $G_{ij}$  anger den genetiska kovariansen mellan egenskaperna  $i$  och  $j$ . Lokalspecifik additiv genetisk varians analyserades för varje egenskap enligt  $\mathbf{V}(\mathbf{a}) = \begin{bmatrix} a_{11} & a_{21} \\ a_{12} & a_{22} \end{bmatrix}$ , där  $a_{11}$  och  $a_{22}$  är de additiva genetiska varianserna för egenskaperna  $i$  och  $j$ , medan  $a_{12}$  och  $a_{21}$  representerar de additiva genetiska kovarianserna mellan egenskaperna inom en försökslokal. Den icke-additiva genetiska variansen  $\mathbf{V}(\mathbf{d})$  modellerades som  $\mathbf{I}\sigma_d^2$  för varje egenskap och antogs vara okorrelerad mellan egenskaperna  $i$  och  $j$ . Residualvariansen  $\mathbf{V}(\mathbf{e})$  ( $\mathbf{I}\sigma_e^2$ ) modellerades separat för varje egenskap inom respektive försökslokal och antogs vara korrelerad inom varje lokal.

Residualvarians-kovariansmatrisen definieras som  $\mathbf{R} = \begin{bmatrix} r_{11} & r_{12} \\ r_{21} & r_{22} \end{bmatrix}$ , där  $r_{ii}$  och  $r_{jj}$  representerar residualvarianserna för respektive egenskap, medan  $r_{ij}$  och  $r_{ji}$  anger residuallkovarianserna mellan egenskaperna inom en försökslokal.

Den additiva genetiska heritabiliteten ( $\hat{h}_i^2$ ) uppskattades utifrån Modell 1:

$$\hat{h}_i^2 = \frac{\hat{\sigma}_{A_i}^2}{(\hat{\sigma}_{A_i}^2 + \hat{\sigma}_{D_i}^2 + \hat{\sigma}_{e_i}^2)}$$

där  $\hat{\sigma}_{A_i}^2$  representerar den additiva genetiska variansen,  $\hat{\sigma}_{D_i}^2$  den icke-additiva genetiska variansen, och  $\hat{\sigma}_{e_i}^2$  residualvariansen för en given egenskap. Klonal heritabilitet ( $\hat{H}_i^2$ ) uppskattades utifrån Modell 1 enligt följande:

$$\hat{H}_i^2 = \frac{\hat{\sigma}_{A_i}^2 + \hat{\sigma}_{D_i}^2}{(\hat{\sigma}_{A_i}^2 + \hat{\sigma}_{D_i}^2 + \hat{\sigma}_{e_i}^2)}$$

Additiva genetiska korrelationer ( $r_{km}$ ) mellan försökslokaler för varje egenskap uppskattades utifrån Modell 2 enligt följande:

$$\frac{\hat{\sigma}_{A_{ikm}}}{\sqrt{\hat{\sigma}_{A_{ik}}^2 \times \hat{\sigma}_{A_{im}}^2}}$$

där  $\hat{\sigma}_{A_{ikm}}$  representerar den additiva genetiska kovariansen för egenskap i mellan försökslokal k och m, medan  $\hat{\sigma}_{A_{ik}}^2$ ,  $\hat{\sigma}_{A_{im}}^2$  är de additiva genetiska varianserna för egenskap i inom försökslokal k respektive m.

Den additiva genetiska heritabiliteten ( $\hat{h}_{ij}^2$ ) för varje egenskap i inom försökslokal j uppskattades utifrån Modell 3 enligt följande:

$$\hat{h}_{ij}^2 = \frac{\hat{\sigma}_{A_i}^2}{(\hat{\sigma}_{A_i}^2 + \hat{\sigma}_{D_i}^2 + \hat{\sigma}_{e_{ij}}^2)}$$

där  $\hat{\sigma}_{A_i}^2$ ,  $\hat{\sigma}_{D_i}^2$  estimat av additiva respektive icke-additiva genetiska varianser över försökslokaler, medan och  $\hat{\sigma}_{e_{ij}}^2$  är residualvariansen för egenskap i inom försökslokal j.

Den klonala heritabiliteten ( $\hat{H}_{ij}^2$ ) för varje egenskap i inom försökslokal j uppskattades utifrån Modell 3 enligt följande:

$$\hat{H}_i^2 = \frac{\hat{\sigma}_{A_i}^2 + \hat{\sigma}_{D_i}^2}{(\hat{\sigma}_{A_i}^2 + \hat{\sigma}_{D_i}^2 + \hat{\sigma}_{e_{ij}}^2)}$$

där  $\hat{\sigma}_{A_i}^2$ ,  $\hat{\sigma}_{D_i}^2$  där representerar estimat av additiva respektive icke-additiva genetiska varianser över försökslokaler, medan och  $\hat{\sigma}_{e_{ij}}^2$  är residualvariansen för egenskap i inom försökslokal j.

Additiva genetiska korrelationer uppskattades mellan egenskaper utifrån den multivariata Modellen 3, där korrelationen mellan två egenskaper

$i$  och  $j$  beräknades enligt följande:

$$r_{ij} = \frac{\hat{\sigma}_{A_{ij}}}{\sqrt{\hat{\sigma}_{A_i}^2 \times \hat{\sigma}_{A_j}^2}}$$

där  $\hat{\sigma}_{A_{ij}}$  representerar den additiva genetiska kovariansen mellan egenskaper i och j, medan  $\hat{\sigma}_{A_i}^2, \hat{\sigma}_{A_j}^2$  är de additiva genetiska varianserna för respektive egenskap i och j.

Estimat av varianskomponenter och genetiska parametrar analyserades med ASReml 4.2 (Gilmour m.fl. 2021).

### Prediktion av genetisk vinst

Den predikterade genetiska vinsten ( $\Delta G$ ) estimerades baserat på BLUP

avelsvärden (EBV) på följande:

$$\Delta G = \frac{EBV_s - EBV_t}{EBV_t} \times 100$$

Där  $EBV_s$  är medelvärde av de estimerade avelsvärdena för de utvalda individerna, medan  $EBV_t$  avser den totala populationen. Selektionen genomfördes på 1 %, 5 % och 10 % av individerna baserat på höjdtillväxt vid 8 och 15 års ålder, samt diameter och överlevnad vid 15 års ålder.

För att beräkna vinstnivåer med hänsyn till genetisk diversitet valdes kandidater för förädlingspopulationen ut med hjälp av OPSEL 2.0 (Mullin 2017). Selektionsandelarna bestämdes till 1 %, 5 % och 10 %. Ojämnt bidrag från urvalskandidater fastställdes, och begränsningen av genetisk diversitet sattes till 0,025 (gemensamt ursprung). Höjdtillväxt vid 8 och 15 års ålder samt diameter vid 15 års ålder användes som urvalskriterium för varje omgång.

## Resultat

### Fenotypisk beskrivning av fälttest

Det sydligaste försöket hade den högsta höjdtillväxten vid 8 och 15 års ålder, med genomsnittliga värden över 3 respektive 7 meter (Tabell 1). De övriga tre försöken skilde sig inte nämnvärt i höjdmätningar, men låg under dessa nivåer vid 8 och 15 års ålder. Diametern i brösthöjd vid 15 års ålder följde en liknande trend som höjdtillväxten, där det sydligaste försöket hade de största träden (97,31 mm).

Överlevnaden vid 8 års ålder var god i samtliga försök, med liten fenotypisk variation. När träden blev äldre minskade överlevnaden vid 15 års ålder med cirka 4 % jämfört med 8-årsmätningen, och medelvärde över alla försök var 74 %. Den bästa överlevnaden vid 15 års ålder noterades vid det nordligaste försöket (82 %), medan den lägsta överlevnaden registrerades vid det sydligaste försöket (70 %).

Externa vedkvalitetsegenskaper som stamrakhet och grenkvalitet visade sig vara av rimlig kvalitet, med ett genomsnitt på 2,86 för stamrakhet och 4,93 för grenkvalitet över alla försök.

Ett antal skador registrerades i försöken. Andelen med lutning var 4 %, flerstammighet eller flertoppighet 6 % och älgsador 2 %, sett över samtliga försök.

## Estimerade genetiska parametrar

### Estimerade additiva heritabiliteter och klonheritabiliteter inom hela försöksserien

De högsta estimaten av additiv genetisk heritabilitet predikterades för höjd- och diametertillväxt (Tabell 2). Heritabiliteten för dessa egenskaper varierade från låg till måttlig (0,13–0,27), där höjdtillväxtens heritabilitet ökade från 8 till 15 års ålder, från 0,13 till 0,27. De estimerade klonheritabiliteterna vid båda åldrarna var måttliga (0,16–0,31).

Överlevnaden visade låga estimat av både additiv genetisk heritabilitet och klonheritabilitet vid 8 och 15 års ålder (0,01–0,05). För externa vedkvalitetsegenskaper såsom stamraket och grenkvalitet var heritabiliteten från nära noll till låg.

Även toppskifte visade låga estimat av additiv heritabilitet och klonheritabiliteter (0,03–0,04). Lutning, som var kraftigt förekommande i vissa försök, analyserades men visade ingen genetisk variation alls.

Tabell 2. Skattade additiva genetiska arvbarheter ( $h^2$ ) och klonärftligheter ( $H^2$ ) över försöksserier för varje egenskap, inklusive deras standardfel.

| Egenskap      | Observationer | $h^2$  | s.e    | $H^2$  | s.e    |
|---------------|---------------|--------|--------|--------|--------|
| Höjd 8        | 8558          | 0,1316 | 0,0189 | 0,1621 | 0,0123 |
| Vitalitet 8   | 10 927        | 0,0095 | 0,0058 | 0,0406 | 0,0072 |
| Höjd 15       | 8049          | 0,2707 | 0,0307 | 0,3134 | 0,0154 |
| Vitalitet 15  | 10 941        | 0,0058 | 0,0057 | 0,0556 | 0,0077 |
| Diameter 15   | 7962          | 0,1760 | 0,0231 | 0,2086 | 0,0138 |
| Rakhet 15     | 7068          | 0,0143 | 0,0071 | 0,0189 | 0,0086 |
| Grenkval 15   | 7918          | 0,0291 | 0,0093 | 0,0504 | 0,0091 |
| Toppskifte 15 | 8151          | 0,0397 | 0,0096 | 0,0408 | 0,0091 |

### Estimerade genetiska korrelationer mellan försök som indikation av genotypmiljösamspel

De estimerade additiva genetiska korrelationerna mellan försök för höjdtillväxt (0,86–0,98) och diametertillväxt (0,89–0,95) var höga och visade inga tecken på genotyp-miljösamspel (Tabell 3). Standardfelen för dessa korrelationer var små, vilket gör att estimaten kan betraktas som statistiskt tillförlitliga.

Ingen tydlig ålderstrend kunde observeras i genotyp-miljösamspelen, men de parvisa korrelationerna mellan försöken för höjdtillväxt varierade beroende på ålder. Däremot var de genetiska korrelationerna mellan försöken för överlevnad endast måttliga, med de flesta under 0,70, vilket tyder på ett visst genotyp-miljösamspel. Standardfelen för dessa korrelationer var större än för höjd- och diametertillväxt.

Tabell 3. Skattade genetiska korrelationer mellan försökslokaler, med tillhörande standardfel, som en indikation på storleken av genotyp–miljösamspel.

|                     |                          |                          |                          |
|---------------------|--------------------------|--------------------------|--------------------------|
| <b>Höjd 8</b>       | S727                     | S728                     | S729                     |
| S727                |                          |                          |                          |
| S728                | 0,9051 <sub>0,1098</sub> |                          |                          |
| S729                | 0,8643 <sub>0,1008</sub> | 0,8677 <sub>0,0719</sub> |                          |
| S730                | 0,9183 <sub>0,1197</sub> | 0,9462 <sub>0,0866</sub> | 0,8791 <sub>0,0787</sub> |
| <b>Vit 8</b>        | S727                     | S728                     | S729                     |
| S727                |                          |                          |                          |
| S728                | 0,5455 <sub>0,4341</sub> |                          |                          |
| S729                | 0,6293 <sub>0,4795</sub> | 0,8685 <sub>0,2457</sub> |                          |
| S730                | 0,5535 <sub>0,4369</sub> | 0,3451 <sub>0,2232</sub> | 0,6717 <sub>0,2364</sub> |
| <b>Höjd 15</b>      | S727                     | S728                     | S729                     |
| S727                |                          |                          |                          |
| S728                | 0,8665 <sub>0,0541</sub> |                          |                          |
| S729                | 0,9043 <sub>0,0537</sub> | 0,9164 <sub>0,0439</sub> |                          |
| S730                | 0,9870 <sub>0,0459</sub> | 0,9211 <sub>0,0377</sub> | 0,9505 <sub>0,0389</sub> |
| <b>Vitalitet 15</b> | S727                     | S728                     | S729                     |
| S727                |                          |                          |                          |
| S728                | 0,5962 <sub>0,2735</sub> |                          |                          |
| S729                | 0,4624 <sub>0,2915</sub> | 0,6767 <sub>0,1883</sub> |                          |
| S730                | 0,6304 <sub>0,2775</sub> | 0,3067 <sub>0,1749</sub> | 0,6105 <sub>0,1871</sub> |
| <b>Diameter 15</b>  |                          |                          |                          |
| S727                |                          |                          |                          |
| S728                | 0,8960 <sub>0,0764</sub> |                          |                          |
| S729                | 0,9365 <sub>0,0827</sub> | 0,9334 <sub>0,0645</sub> |                          |
| S730                | 0,9442 <sub>0,0836</sub> | 0,9472 <sub>0,0638</sub> | 0,9548 <sub>0,0698</sub> |

### Estimerade heritabiliteter och genetiska korrelationer mellan egenskaper

De estimerade additiva genetiska heritabiliteterna för höjd- och diameterstillväxt från multivariat analys visade måttliga värden, där höjdtillväxtens estimat ökade med åldern (Tabell 4). Trenden i höjdheritabilitet överensstämmer med resultaten från univariat analys.

De estimerade klonheritabiliteterna var måttliga för tillväxtegenskaper, men skillnaden mellan additiva och klonestimater var mindre än i univariat analys. De additiva heritabiliteterna för höjd och diameter varierade mellan försökslokaler, där skillnaderna var särskilt stora för höjdtillväxt. Vid 8 års ålder varierade estimaten från 0,10 till 0,20, och vid 15 års ålder från 0,14 till 0,25 (Tabell 4). Liknande variationer observerades för diameter, där de additiva heritabiliteterna låg mellan 0,07 och 0,21 beroende på försökslokal. Klonheritabiliteten reflekterade trenden i de additiva heritabiliteterna.

Tabell 4a och 4b. Skattad additiv genetisk arvbarhet (ovan) och klonärftlighet med tillhörande standardfel (4a). Skattade additiva genetiska korrelationer mellan egenskaper samt deras standardfel (4b).

| a)                  | Höjd 8                                               | Höjd 15                                              | Vitalitet 15                                         | Diameter 15                                          | Rakhet 15                                            |
|---------------------|------------------------------------------------------|------------------------------------------------------|------------------------------------------------------|------------------------------------------------------|------------------------------------------------------|
| <b>S727</b>         | 0,1027 <sub>0,0086</sub><br>0,1045 <sub>0,0084</sub> | 0,1401 <sub>0,0106</sub><br>0,1542 <sub>0,0096</sub> | 0,0033 <sub>0,0026</sub><br>0,0163 <sub>0,0033</sub> | 0,0711 <sub>0,0069</sub><br>0,0756 <sub>0,0061</sub> | 0,0130 <sub>0,0079</sub><br>0,0312 <sub>0,0087</sub> |
| <b>S728</b>         | 0,1619 <sub>0,0130</sub><br>0,1648 <sub>0,0126</sub> | 0,1694 <sub>0,0124</sub><br>0,1864 <sub>0,0112</sub> | 0,0039 <sub>0,0031</sub><br>0,0196 <sub>0,0039</sub> | 0,2162 <sub>0,0186</sub><br>0,2298 <sub>0,0160</sub> | 0,0069 <sub>0,0042</sub><br>0,0166 <sub>0,0047</sub> |
| <b>S729</b>         | 0,2065 <sub>0,0158</sub><br>0,2101 <sub>0,0153</sub> | 0,2560 <sub>0,0173</sub><br>0,2817 <sub>0,0152</sub> | 0,0039 <sub>0,0031</sub><br>0,0196 <sub>0,0039</sub> | 0,1460 <sub>0,0134</sub><br>0,1552 <sub>0,0117</sub> | 0,0197 <sub>0,0119</sub><br>0,0472 <sub>0,0131</sub> |
| <b>S730</b>         | 0,1416 <sub>0,0114</sub><br>0,1441 <sub>0,0111</sub> | 0,2457 <sub>0,0167</sub><br>0,2704 <sub>0,0147</sub> | 0,0051 <sub>0,0040</sub><br>0,0255 <sub>0,0051</sub> | 0,2127 <sub>0,0183</sub><br>0,2261 <sub>0,0157</sub> | 0,0023 <sub>0,0014</sub><br>0,0055 <sub>0,0016</sub> |
| b)                  | <b>Höjd 8</b>                                        | <b>Höjd 15</b>                                       | <b>Vitalitet 15</b>                                  | <b>Diameter 15</b>                                   | <b>Rakhet 15</b>                                     |
| <b>Höjd 8</b>       |                                                      | 0,9187 <sub>0,0166</sub>                             | 0,4531 <sub>0,2230</sub>                             | 0,7338 <sub>0,0328</sub>                             | -0,0601 <sub>0,1522</sub>                            |
| <b>Höjd 15</b>      |                                                      |                                                      | 0,5235 <sub>0,2214</sub>                             | 0,7007 <sub>0,0339</sub>                             | -0,0119 <sub>0,1434</sub>                            |
| <b>Vitalitet 15</b> |                                                      |                                                      |                                                      | 0,5005 <sub>0,2201</sub>                             | 0,3680 <sub>0,3892</sub>                             |
| <b>Diameter 15</b>  |                                                      |                                                      |                                                      |                                                      | -0,1937 <sub>0,1611</sub>                            |

Överlevnaden vid 15 års ålder hade låga, och i vissa fall nära noll, estimat av heritabilitet, utan signifikanta skillnader mellan försökslokaler. De additiva heritabiliteterna och klonheritabiliteterna för stamrakhet var låga och nära noll, och visade inga signifikanta skillnader mellan försökslokaler.

De additiva genetiska korrelationerna mellan höjd och diameter var höga (0,70–0,91), med den starkaste korrelationen mellan höjdtillväxt vid 8 och 15 års ålder. De estimerade additiva genetiska korrelationerna mellan tillväxtegenskaper och överlevnad varierade mellan 0,45 och 0,52.

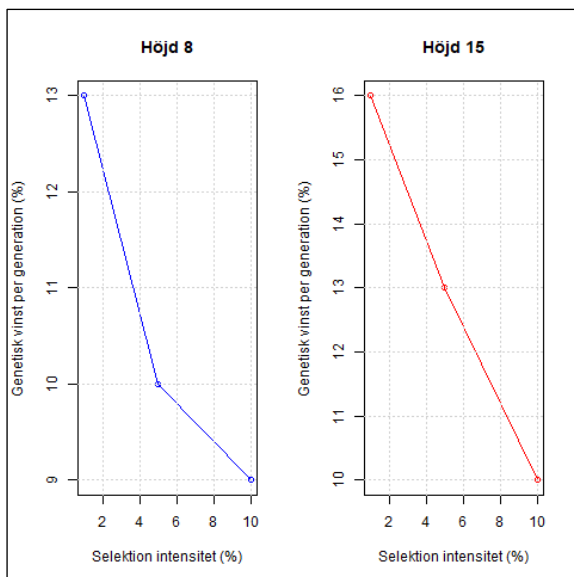
Stamrakhet hade generellt låga additiva genetiska korrelationer med övriga egenskaper, med undantag för överlevnad, där korrelationen var positiv (0,36).

### Predikterade genetiska vinster

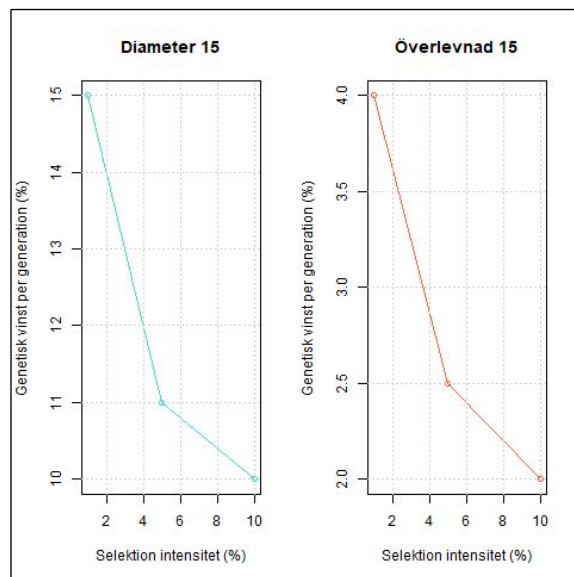
De predikterade genetiska vinsterna med trunkeringsurval, där individer valdes baserat på rankningen av deras avelsvärde, varierade från 9 till 13 % vid 8 års ålder och från 10 till 16 % vid 15 års ålder för höjdtillväxt (Figur 2). Diametertillväxt vid 15 års ålder uppvisade genetiska vinster mellan 10 och 15 %, medan vitaliteten vid samma ålder ökade med endast 2 % (Figur 3).

Med OPSEL-urval kunde släktskap mellan kandidater beaktas för att bevara genetisk diversitet. Genetiska vinster för höjdtillväxt vid 8 och 15 års ålder låg mellan 11 och 13 % respektive 15 och 17 % (Figur 4). Även diametertillväxt uppvisade högre vinster med OPSEL jämfört med trunkeringsurval, med en ökning från 13 till 15 % (Figur 5).

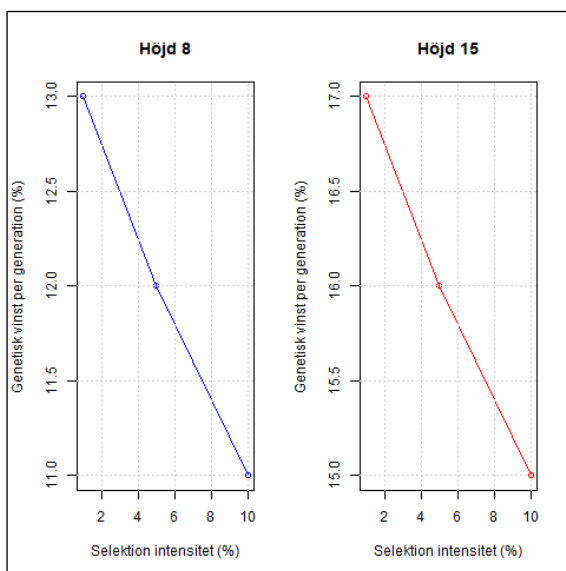
Den fastställda släktskapsnivån (0,025) kunde bevaras vid en selektionsintensitet på 5 och 10 %, men överskreds vid den striktaste selektionen för samtliga egenskaper (0,04).



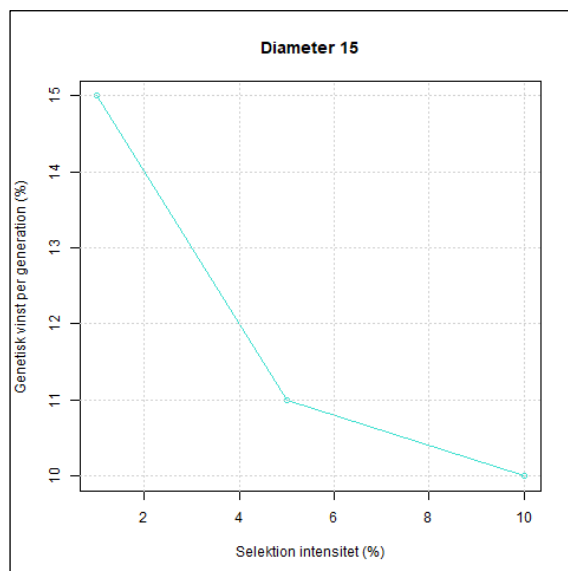
Figur 2. Predikterad genetisk vinst för höjdtillväxt på ranking av 1, 5, och 10 % av individer.



Figur 3. Predikterad genetisk vinst för diameter och överlevnad på ranking av 1, 5, och 10 % av individer.



Figur 4. Predikterad genetisk vinst för höjdtillväxt med OPSEL.



Figur 5. Predikterad genetisk vinst för diameter med OPSEL.

# Diskussion

## Fenotypisk beskrivning av fälttest

Träden i försöken har haft en bra tillväxt vid 8 och 15 års ålder. Dessa mätningar jämfört med tidigare studier ger en indikation på att materialet har förbättrats för produktionsegenskaper. Fälttestresultat från tidigare generationer av contortatall visar en betydligt mindre tillväxt vid liknande ålder (till exempel Fries & Lindgren 1986) där resultat från frö insamlat från plusträd under 1970-talet i Kanada testades i fältförsök i norra Sverige (Lat 64). Mätningar vid 10 års ålder visade en genomsnittlig höjdtillväxt på 3,5 meter över 13 olika fältförsök (Fries & Lindgren 1986). Proveniensförsök som planterades 1974 i det nordligaste contortaområdet (Lat 64–67) visade en tillväxt på 3,5 meter efter 15 år i fält (Ericsson 1993). Ericsson m.fl. (1994) rapporterade höjdtillväxt vid 10 års ålder på 1,2–2,5 meter vid samma latituder.

Försökslokalerna i denna studie är belägna i ett mer sydligt geografiskt område än studier refererat här (Fries & Lindgren 1986, Ericsson 1993), vilket mest sannolikt påverkar tillväxten. Tidigare studier har även visat att tillväxten hos contorta minskar vid högre altituder, särskilt över 800 meter (Fries & Lindgren 1986). Baserat på dessa resultat rekommenderade Fries och Lindgren (1986) att fröinsamlingar från högre altituder bör undvikas vid inkludering i det svenska förädlingsprogrammet. Förmodligen har frön med ursprung från högre latitud en sämre fysiologisk kvalitet än de från lägre latitud, vilket i sin tur leder till sämre tillväxt.

Överlevnaden i samtliga försök var god, men mortaliteten ökade något med trädens ålder. Mätningar från tidigare generationer har rapporterat att 49–77 % av träden förblev oskadade, med ett medelvärde på 65 % (Fries & Lindgren 1986). Ericsson m.fl. (1994) rapporterade att överlevnaden i avkommeförsök vid 10 års ålder, vid liknande latituder, varierade mellan 65 och 94 %. Resultatet i studien av den minskade överlevnaden vid högre ålder stöds av liknande resultat i tidigare studier. Jämfört med inhemsk tall uppvisar contorta högre tidig överlevnad och lägre naturlig mortalitet, vilket också bidrar till dess högre produktion (Norgren 1995) men högre mortalitet när träden blir äldre.

Fenotypiska mätvariabler för stamraket och grenkvalitet hade medelvärden av intermediärt värde i hela populationen. Äldre förädlingsmaterial från halvsyskonfamiljer visade att 53 % av träden hade stamraket i de två bästa klasserna, utan signifikant effekt av ursprung eller familj. Dock uppvisade vissa sydliga provenienser de mest krokiga träden (Fries & Lindgren 1986).

Fenotypiska trender för tillväxt, överlevnad och kvalitet från olika generationer och fälttestlokaler är inte direkt jämförbara utan en kombinerad statistisk analys, vilket bör beaktas. För att mer noggrant kunna jämföra trender i olika fenotypiska variabler över generationer bör en kombinerad analys genomföras med hänsyn till försökslokalernas specifika faktorer.

## Estimerade additiva och klonheritabiliteter inom hela försöksserien

Analysen av samtliga försök visade en måttlig additiv heritabilitet för höjdtillväxt vid både tidiga och senare mätningar, med en ökande trend i takt med trädens ålder. Detta kan förklaras av att miljömässiga tenderar att minska med stigande ålder. Icke-additiva genetiska effekter kan vara viktigare hos unga träd, medan den additiva genetiska variansen tenderar att öka över tid (Balocchi m.fl. 1993, Dean m.fl. 2006). Höjdtillväxt

uppvisar en ökande heritabilitetstrend hos svensk tall (Calleja-Rodriguez m.fl. 2019), och liknande mönster har rapporterats även för andra trädslag (Balocchi m.fl. 1993, Resende m.fl. 2021). Ericsson m.fl. (1994) rapporterade en heritabilitet för höjdtillväxt på 0,18–0,21 i halvsyskonfamiljer av contortatall från tidigare generationer på liknande latituder. Heritabiliteten för diameter var måttlig, vilket indikerar goda möjligheter för urval av produktionsrelaterade egenskaper, och låg i linje med tidigare estimat för denna egenskap (Hayatgheibi 2018).

Överlevnaden hos contortatall påverkades främst av slumpmässiga miljöfaktorer. Både den additiva genetiska heritabiliteten och klonheritabiliteten var låga, nära noll. Till skillnad från tillväxt kunde man inte se någon signifikant ökande trend med stigande ålder. Detta förklaras sannolikt av att överlevnad speglar trädens allmänna hälsa, vilket i sin tur påverkas av flera olika egenskaper – till exempel sjukdomsresistens. Ericsson m.fl. (1994) rapporterade även låg additiv heritabilitet för kondition i halvsyskonförsök från tidigare generationer.

Att externa kvalitetsegenskaper uppvisar låg heritabilitet behöver inte tolkas som begränsade möjligheter till selektion baserat på dessa egenskaper. Tidigare har man rapporterat varierande heritabilitet (0,05–0,16) för stamrakhet och toppskifte i olika lokaler i landet (Ericsson m.fl. 1994). Naturligtvis kan dessa egenskaper vara starkt påverkade av miljöfaktorer, men ett alternativ är att utveckla mer noggranna metoder för att mäta dessa kvalitetsegenskaper. Ny metodik, såsom LiDAR-baserade modeller, skulle kunna prövas för att möjliggöra förbättrade genetiska parametrar för dessa egenskaper.

### **Estimerade genetiska korrelationer mellan försök som indikation av genotyp-miljösamspel**

Höga genetiska korrelationer för egenskaper mellan försökslokaler är ett viktigt resultat, eftersom det indikerar att genotyper är stabila i olika miljöer. Detta kan även ses som en första indikation på att det kanske inte är nödvändigt att dela upp förädlingszonzon 3 i två separata populationer. En praktisk implikation av detta är naturligtvis att det sparar ekonomiska resurser, och som alternativ kan man i stället välja ut fler genotyper för hela området.

Genotyp-miljösamspel har studerats mycket inom skogsgenetik (Li m.fl. 2017), eftersom det påverkar noggrannheten i urvalet och rangordningen av kandidater om det inte beaktas i utvärderingen. För tillväxt och överlevnad har man tidigare inte rapporterat någon relevant G×E-effekt hos contortatall (Hayatgheibi 2018).

### **Estimerade heritabiliteter och genetiska korrelationer mellan egenskaper**

De höga genetiska korrelationerna mellan tillväxtegenskaperna tyder på möjligheten att göra urval redan i tidig ålder. Samtidigt finns det endast två mättpunkter, vilket gör att man kan ifrågasätta hur väl dessa egenskaper korrelerar med egenskaper i senare ålder och med egenskaper som ligger närmare förädlingsmålen. Tillväxtegenskaper visade inte några starka korrelationer med överlevnad och uppvisade stora standardfel, vilket sannolikt beror på att överlevnad huvudsakligen påverkas av slumpmässiga faktorer och i själva verket är en sammansatt egenskap.

Genetiska korrelationer mellan tillväxtegenskaper hos contortatall i Kanada har rapporterats vara huvudsakligen höga på både proveniens- och familjenivå, men en minskande trend var tydlig mellan åldrarna 7 och 24 för höjdtillväxt samt mellan åldrarna 7 och 19 för höjd och diameter, särskilt på familjenivå (Xie & Ying 1996). Kroon m.fl.

(2008) rapporterade lägre men måttliga genetiska korrelationer mellan höjd och diameter hos inhemsk tall. Tidigare studier om genetiska korrelationer mellan egenskaper hos contortatall testade i Sverige har främst fokuserat på sambandet mellan höjdtillväxt och kvalitetsrelaterade variabler samt resistens (Fries & Lindgren 1986, Ericsson & Danell 1995), och mellan diameter och vedegenskaper (Hayatgheibi 2018).

### **Predikterade genetiska vinster**

De estimerade genetiska vinsterna i tillväxt återspeglar den genetiska variationen och den additiva genetiska heritabiliteten för egenskaperna. Högre vinster kunde uppnås med OPSEL, som använder 'optimum contribution selection' för att optimera både genetisk vinst och diversitet. Vid ojämna bidrag, vilket var fallet i denna studie, kan selektionen optimeras för populationer med högre medelavelsvärden (Mullin 2017). Avelsvärdena i vinstberäkningarna baserades på en kombinerad analys av alla försök. Eftersom de genetiska korrelationerna mellan försökslokalerna var höga är det möjligt att göra gemensamt urval för hela förädlingszonen utan att förlora genetisk vinst på grund av instabila genotypprestanda.

Antalet förädlingspopulationer i contortatall är också relevant – i dagsläget har urval och testning ännu inte genomförts i alla de elva planerade populationerna. Antalet populationer kommer att fastställas när fler förädlingszoner har slututvärderats. Lindgren (1983) föreslog, baserat på en proveniensnivåanalys av G×E-interaktioner, att två eller tre frözoner skulle vara tillräckliga. Senare studier med additiva genetiska modeller har inte visat på några större G×E-interaktioner för tillväxtegenskaper, särskilt diameter (Hayatgheibi 2018). Dessa preliminära analyser av genetiska vinster kommer att bekräftas när sluturvalet för populationen har gjorts baserat på TREEPLAN®-avelsvärden, vilka tar hänsyn till hela den nationella databasen för contortatall.

# Litteratur

- Balocchi, C.E., F.E. Bridgewater, B.J. Zobel, & S. Jahromi. 1993. Age trends in genetic parameters for tree height in non-selected population of loblolly pine. *For. Sci.* 39:231–251.
- Calleja-Rodriguez, A., Andersson Gull, B., Wu, H. X., Mullin, T. J., & Persson, T. (2019). Genotype-by-environment interactions and the dynamic relationship between tree vitality and height in northern *Pinus sylvestris*. *Tree Genetics & Genomes*, 15, Article 36. <https://doi.org/10.1007/s11295-019-1343-8>.
- Calleja-Rodriguez, A., Chen, Z., Suontama, M., Pan, J., & Wu, H. X. (2021). Genomic predictions with nonadditive effects improved estimates of additive effects and predictions of total genetic values in *Pinus sylvestris*. *Frontiers in Plant Science*, 12, Article 666820. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.666820>.
- Dean, C.A., Cotterill, P.P. & Burdon, R.D. Early Selection of Radiata Pine I. Trends over Time in Additive and Dominance Genetic Variances and Covariances of Growth Traits. *Silvae Genetica* (2006) 55-4/5, 182-191.
- Elfving, B. & Norgren, J. 1993. Volymproduktion hos contortatall och tall i norra Sverige – en jämförelse baserad på fältförsök. Rapport 3, Institutionen för skogsskötsel, Sveriges lantbruksuniversitet, Umeå.
- Elfving, B., Ericsson, T., & Rosvall, O. 2001. The introduction of lodgepole pine for wood production in Sweden – a review. *Forest Ecology and Management*, 141(1–2), 15–29. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(00\)00485-0](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00485-0).
- Ericsson, T. 1993. Provenance qualities of the *Pinus contorta* breeding base in Sweden. Skogforsk, Report No. 4.
- Ericsson, T. (1993). Lodgepole pine (*Pinus contorta* var. *latifolia*) breeding in Sweden: Results and prospects based on early evaluations. Doctoral thesis, Swedish University of Agricultural Sciences, Faculty of Forestry, Department of Forest Genetics and Plant Physiology, Umeå, Sweden.
- Ericsson, T., Danell, Ö., & Rosvall, O. 1994. Height growth and heritability in lodgepole pine (*Pinus contorta*) in Swedish field trials. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 9(1–4), 1–9.
- Ericsson, T., & Danell, Ö. 1995. Genetic evaluation, multiple-trait selection criteria and genetic thinning of *Pinus contorta* var. *latifolia* seed orchards in Sweden. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 10 (4), 313–325. <https://doi.org/10.1080/02827589509382898>.
- Fries, A., & Lindgren, D. 1986. Performance of plus tree progenies of *Pinus contorta* originating north of latitude 55°N in a Swedish trial at 64°N. *Canadian Journal of Forest Research*, 16(3), 427–437. <https://doi.org/10.1139/x86-079>.
- Gilmour, A. R., Gogel, B. J., Cullis, B. R., Welham, S. J. & Thompson, R. 2021. ASReml User Guide Release 4.2 Functional Specification, VSN International Ltd, Hemel Hempstead, HP2 4TP, UK, [www.vsn.co.uk](http://www.vsn.co.uk).
- Hayatgheibi, H. 2018. Quantitative genetics of lodgepole pine (*Pinus contorta*) wood quality traits in Sweden. Doctoral thesis, Swedish University of Agricultural Sciences

- (SLU), Faculty of Forest Sciences, Department of Forest Genetics and Plant Physiology, Umeå, Sweden. *Acta Universitatis Agriculturae Sueciae*, 2018:31.
- Kroon, J., Andersson, B., & Mullin, T. J. 2008. Genetic variation in the diameter–height relationship in Scots pine (*Pinus sylvestris*). *Canadian Journal of Forest Research*, 38(6), 1493–1503. <https://doi.org/10.1139/X07-233>.
- Lindgren, K. 1983. Provenances of *Pinus contorta* in northern Sweden - Provenienser av *Pinus contorta* i norra Sverige. Doctoral thesis, Swedish University of Agricultural Sciences (SLU), Faculty of Forestry, Department of Forest Genetics and Plant Physiology, Umeå, Sweden. 91 pages. ISBN: 9157616019.
- Li, Y., Suontama, M., Burdon, R. D., & Dungey, H. S. 2017. Genotype by environment interactions in forest tree breeding: review of methodology and perspectives on research and application. *Tree Genetics & Genomes*, 13, Article 60. <https://doi.org/10.1007/s11295-017-1144-x>.
- Mullin, T. J. 2017. OPSEL 2.0: A computer program for optimal selection in tree breeding. Arbetsrapport från Skogforsk, No. 954. Uppsala, Sweden: Skogforsk – The Forestry Research Institute of Sweden.
- Norgren, J. 1995. Lodgepole pine (*Pinus contorta*) in Sweden: Growth, yield, and silvicultural potential. Doctoral thesis, Swedish University of Agricultural Sciences (SLU), Faculty of Forestry, Umeå, Sweden.
- Persson, T., Hall, D., Barklund, B., Samils, B. & Andersson Gull, B. 2024. The inheritance of resistance to Scots pine blister rust in *Pinus sylvestris*, *Forest Ecology and Management*, Volume 568, 2024,122135, ISSN 0378-1127.
- Resende, R. T., Resende, M. D. V., Silva-Junior, O. B., Azevedo, C. F., Takahashi, E. K., Silva, F. F. & Grattapaglia, D. 2021. Genomic selection for growth and wood quality in *Eucalyptus*: capturing the missing heritability and accelerating breeding for complex traits in forest trees. *New Phytologist*, 194(1), 116–128. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.04038.x>.
- Xie, C. Y., & Ying, C. C. 1996. Heritabilities, age–age correlations, and early selection in lodgepole pine (*Pinus contorta* ssp. *latifolia*). *Silvae Genetica*, 45(2–3), 101–110.