ARBETSRAPPORT 1279-2026

Tidiga mätningar av tillväxt och fenologiegenskaper hos vårtbjörk

Arvbarhet och genetiska samband

Mateusz Liziniewicz



skogforsk

Innehåll

Förord **3**

Summary **4**

Sammanfattning **5**

Introduktion **6**

Material och metod **7**

Försök och material 7

Inventeringar 8

Univariat modell 8

Multivariat modell för genetiska korrelationer 9

PCA 10

Resultat **11**

Fenotypiska parametrar 11

Fenotypiska Korrelationer 11

Höjd och latitud 11

Vårfenologi och latitud 11

Höstfenologi och latitud 12

Blad kvar-klass (höstfenologi) och höjd 12

Fenologi och form 12

Arvbarhet 13

PCA 14

Diskussion **16**

Referenser **18**

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

Kvalitetsgranskning (Intern peer review) har genomförts juni 2026 av
Thomas Kraft, programchef Förädling. Därefter har Magnus Thor, Forskningschef,
granskat och godkänt publikationen för publicering 11 september 2026.

Redaktör: Charlotte Hessulf, charlotte.hessulf@skogforsk.se
©Skogforsk 2026 ISSN 1404-305X

Förord

Detta är en rapport för projektet ”Arvbarhet av fenologiska egenskaper hos förädlad björk” med syfte att skaffa information om tillväxtens start respektive avslutning för förädlad björk som består av F1-korsningar mellan genetiskt utvalda individer. Studien finansierades av Stiftelsen Petersson-Grebbe som har som ändamål att främja vetenskaplig forskning inom skogsbruk och skogsförädling.

Jag vill tacka Stiftelsen för finansiering av arbetet och bidraget till förädling av björk i Sverige.

Ekebo 2026-06-01

Summary

Early assessments of growth and phenological traits in silver birch (*Betula pendula*) were conducted in three genetic field trials in southern and central Sweden, comprising approximately 4,500 individuals from 85 full-sib families. The aim was to estimate heritability and genetic relationships between growth and phenology.

Results showed that height growth at age 2-3 years had low heritability (h^2 = 0.03-0.11), while stem form exhibited very low genetic control (h^2 < 0.05). In contrast, phenological traits displayed moderate to high heritability, particularly autumn phenology (h^2 up to 0.59), indicating strong genetic determination. Spring phenology showed moderate heritability (~0.30) but weaker and less consistent relationships with latitude compared to autumn phenology. Autumn phenology was strongly associated with geographic origin, with northern provenances exhibiting earlier autumn development.

Genetic correlations between growth and phenology were consistently close to zero, suggesting that these traits are genetically independent at early ages. However, very strong genetic correlations were observed between different measures of autumn phenology (r = 0.79-0.96). Principal component analysis confirmed a clear separation between phenological traits and growth.

Overall, the results indicate that phenological traits are under stronger genetic control than early height growth in young silver birch trials. The weak genetic correlations observed between phenology and early height suggest that these traits may be largely independent at juvenile stages. However, because heritability for height was low at these early ages, relationships between phenology and growth should be re-evaluated at older ages, when genetic control of growth is expected to increase.

Sammanfattning

Tidiga mätningar av tillväxt och fenologi hos vårtbjörk (*Betula pendula*) analyserades i tre genetiska fältförsök i södra och mellersta Sverige med totalt ca 4500 individer från 85 helsyskonfamiljer. Syftet var att skatta arvbarhet samt genetiska och fenotypiska samband mellan tillväxt och fenologiska egenskaper.

Resultaten visade att höjdtillväxt efter 2–3 år uppvisade låg arvbarhet (h^2 = 0,03–0,11), medan stamform hade mycket låg genetisk kontroll (h^2 < 0,05). Fenologiska egenskaper uppvisade däremot måttlig till hög arvbarhet, särskilt höstfenologi (h^2 upp till 0,59), vilket indikerar en stark genetisk styrning. Vårfenologi visade måttlig arvbarhet (≈0,30) men svagare och mer varierande samband med latitud jämfört med höstfenologi. Höstfenologi var tydligt kopplad till geografiskt ursprung, där nordliga provenienser uppvisade tidigare höstutveckling.

Genetiska korrelationer mellan tillväxt och fenologi var genomgående nära noll, vilket tyder på att dessa egenskaper är genetiskt oberoende i tidig ålder. Däremot observerades mycket starka genetiska samband mellan olika mått på höstfenologi (r = 0,79–0,96). PCA-analysen bekräftade en tydlig separation mellan fenologiska egenskaper och tillväxt.

Sammantaget visar resultaten att fenologiska egenskaper står under starkare genetisk kontroll än tidig höjdtillväxt i unga björkförsök. De svaga genetiska korrelationerna mellan fenologi och tidig höjdtillväxt tyder på att dessa egenskaper i stor utsträckning är genetiskt oberoende under juvenila stadier. Eftersom arvbarheten för höjd var låg vid 2–3 års ålder bör dock sambanden mellan fenologi och tillväxt utvärderas igen vid högre åldrar, då den genetiska kontrollen över tillväxt förväntas öka.

Introduktion

I det norra tempererade klimatområdet regleras trädtillväxtens början och avslutning av temperatur och fotoperiodlängd (Håbjörg 1978). Tillväxtrytmen är starkt genetiskt betingad och av stor betydelse för plantans förmåga att överleva och utvecklas på olika lokaler (adaptation). Början och slutet av tillväxtperioden är en chans att öka tillväxt men är också kritisk för det enskilda trädets utveckling. Alltför tidig start eller alltför sen avslutning kan bli avgörande för trädet om det orsakar skador som leder till kvalitetsminskning eller plantors död. Det är endast individer som lyckas anpassa sin tillväxtrytm till klimatet som överlever. Det räcker dock inte med att vara anpassad till ett ”medelklimat” utan träden måste också klara av extremsituationer. Den klimatiska anpassningen är troligen starkt styrd av sådana extrema förlopp (Koski & Selkäinaho 1982).

Ett flertal studier har visat att provenienser av olika trädslag som flyttas norrut påbörjar respektive avslutar tillväxten senare än lokalt material (Rehfeldt m.fl. 1999, Stener 1997). För sydligt förflyttat material gäller det motsatta förhållandet, dvs. tillväxten påbörjas respektive avslutas tidigare. Förflyttning av materialet ger möjlighet till tillväxtförbättring (Viherä-Aarnio & Veling 2008, Rehfeldt m.fl. 2002). Däremot leder en för lång förflyttning till en dålig klimatisk anpassning som ökar sannolikheten för att materialet skadas av vår- eller höstfroster. Härdigheten, dvs. förmågan att klara av låga temperaturer under vinterperioden, påverkas också negativt om träden inte hinner invintra i tid. Klimatskador kan yttra sig som tillväxtnedsättningar, kvalitetsdefekter eller som ökad avgång, vilka samtliga leder till mer eller mindre allvarliga ekonomiska konsekvenser. Betydelsen av trädens klimatanpassning har nu accentuerats, inte minst mot bakgrund av den pågående klimatförändringen. Man prognosticerar att medeltemperaturen i Sverige kommer att öka 3-5°C fram till år 2100, vilket leder till en ökad vegetationsperiod med upp till 100 dagar i södra och 40 dagar i norra Sverige (Brázdil m.fl. 2010, Jönsson & Bärring 2011). Proveniensstudier med tre försök i Sverige visade att det går att flytta björken utan stora konsekvenser (Stener 1996, Stener 1997). Söder om latitud 61 kan sydförflyttning göras med 3 grader och nordförflyttning med 2 grader från proveniensens ursprungslatitud. Norr om latitud 61 är den maximala rekommenderade förflyttningen 2 grader söderut och 1,5 grader norrut.

Vid operativ skogsträdsförädling baserad på individer, vilken bedrivs i Sverige, är det viktigt att inte bara ha information om individernas tillväxt- och stamkvalitetsegenskaper utan också om deras fenologiska egenskaper, dvs. när tillväxten initieras respektive avslutas. På basis av sådan information har man möjlighet att selektera och fördela materialet till regioner där det är klimatiskt välanpassat. Förutsättningarna för selektion är goda eftersom det finns en stor genetisk variation i såväl produktions-, kvalitets- som i tillväxtrytmegenskaper (t.ex. Wang & Tigerstedt 1993). För ett basmaterial för förädling konstaterade Stener (1996) att tillväxtens startpunkt inte påverkades markant av klonernas ursprung och rekommenderade att inte ta hänsyn till variabeln vid urval för förädling eller fröodlingar. Vårfrostskador har än så länge inte varit ett problem i björkplanteringar. Däremot rekommenderades att ytterligare studera fenologiska variabler under olika år för att ta hänsyn till variation i vädret. Betydelsen av höstfenologiska egenskaper belystes mer eftersom det fanns större variation mellan kloner (Stener 1996). Variablerna betraktades som viktigare och mer kontroll över höstvariabler rekommenderades. Det har att göra med invintringsförmåga där alltför sen invintring kan leda till stamskador och kvalitetsnedsättning. Stener (1996) påstod dock

att det går att välja individer som kombinerar bra tillväxt med tidig invintring vilket är önskvärt på lokaler med större sannolikhet för kalla temperaturer under hösten.

I allmänhet är kunskap om björkens anpassningsförmåga bristande. Trädslaget anses ha ganska stor anpassningsförmåga men den aspekten var bara studerad på ett brett genetiskt material från förädlingsprogram, dvs. utvalda plusträd. Idag har förädlingsarbetet gått till testning av den nya generationen, dvs. korsningar mellan flera av de utvalda individerna, ofta från ganska skilda geografiska regioner. Regelbundna observationer av de nya genetiska generationerna är viktiga för att säkerställa framtidens urval som passar till svenska förhållanden. 2023 planterades de första F1-helsyskonförsöken med avkommor från fyra sydsvenska förädlingspopulationer vilka studerades i denna studie.

Material och metod

Försök och material

Våren och hösten 2023 etablerades tre genetiska fältförsök med vårtbjörk (Tabell 1). Materialet i försöken består av avkommor från 85 helsyskonfamiljer. Familjerna är korsningar mellan föräldrar utvalda till de fyra sydsvenska förädlingspopulationerna, dvs. det finns information om genetiskt värde av både mamma och pappa. Familjernas ursprung definierades som ett medellatitudvärde mellan härkomst av mor och far. I försöken planterades mellan 1 och 50 plantor per familj. Syftet med försöket är att identifiera de bästa individerna inom familjerna till framtida förädling och fröplantager. Sammanlagt ca 4500 plantor undersöktes.

Tabell 1. Beskrivning av försök.

Försök	Lat/Long	Planterad	Planttyp	Antal plantor Antal familjer	Förband (m)	Antal familjer per popula-tion
Vedema F1528	13,6366670°E 56,2001655°N	Vår 2023	1/0*	3200 88	2 x 2	B1 - 38 B2 - 8 B3 - 14 B4 – 26
Arnungared F1530	12,5592°E 57,34378°N	Höst 2023	1/1**	1700 80	2 x 2	B1 - 35 B2 - 9 B3 - 11 B4 – 23
Älghammar F1534	17,12219°E 59,02588°N	Höst 2023	1/1**	1200 88	2 x 2	B1 - 39 B2 -8 B3 - 14 B4 – 25

* = ettårig planta, ** = tvåårig planta

Dessa försök har nu vuxit två år i fält och är väl etablerade och därför mycket lämpliga för att användas till fenologiska studier.

Inventeringar

Vårfenologi bedömdes vid två tillfällen under våren 2025 i försöken Vedema (VF2_1 och VF2_2 - 14 april, 21 april) och Arnungared (17 april, 26 april). Tillväxtstarten bedöms via knoppstadiet för varje individ i sju klasser (Figur 1). Den första bedömningen utfördes under samma dag av tre personer i Vedema och två personer i Arnungared. Efter fenologibedömning mäts höjd av alla träd (H2 – 2 år i fält).



Figur 1. Fenologiklasserna för björk (Pieriste m fl. 2022)

Hösten 2025 bedömdes två fenologiska egenskaper i alla försök, höstfärgning av löv (BF3 - 0%, 0-10% av löv borta, 90-100% av löv borta), höstlövsförlust i en procentuell skala (BK3 - 0%, 0-10 % löv kvar, 10-20% löv kvar, ..., 90-100% löv kvar). Bedömningarna utfördes 17 september i Vedema, 24 september i Arungared och mellan 22 och 23 september i Älghammar. Höjd av alla träd mättes i alla försök vintern 2025/2026.

Univariat modell

För att skatta genetiska parametrar och erhålla skattade individvärden (adjusted values) för samtliga egenskaper användes en modell estimerad med Restricted Maximum Likelihood (REML) i ASReml-R (The VSNi Team 2023). Den initiala analysen genomfördes separat för varje försök och variabeln för att korrigera fenotyperna för lokala fältvariationer enligt följande modell:

$$y = X\beta + Z_1 u + Z_2 a + e$$

där y är observationerna för respektive variabel, β är den fasta intercept-termen, u är slumpmässiga effekter av yta och a är slumpmässiga additiva genetiska effekter. De additiva genetiska effekterna modellerades på individnivå genom termen vm(treeid,

ainv), där treeid länkar varje träd till släktskapsmatrisens invers (A-invers). Detta innebär att

$$a \sim N(0, A\sigma_a^2),$$

vilket tar hänsyn till det förväntade släktskapet mellan individer (helsyskonfamiljer) vid skattning av den additiva genetiska variansen.

Residualvariationen modellerades initialt med en tvådimensionell rumslig struktur:

$$\text{residual} = \text{ar1(PROW):ar1(PPOS)},$$

vilket i ASReml-R specificerades som residual = ~ ar1(PROW):ar1(PPOS). Här representerar PROW och PPOS rad- respektive kolumnposition i fältet, och en AR1-process antas i båda riktningarna. Detta innebär att närliggande träd i både rad- och kolumnriktning antas ha korrelerade residualer, vilket fångar gradvisa rumsliga mönster i fältvariationen.

I de fall den rumsliga modellen med ar1(PROW):ar1(PPOS) inte konvergerade ersattes residualstrukturen med en enklare modell med oberoende fel, residual = ~ id(units), det vill säga:

$$e \sim N(0, I\sigma_e^2),$$

för att ändå kunna skatta genetiska parametrar utan rumslig struktur i residualerna.

Multivariat modell för genetiska korrelationer

För att skatta den genetiska varians–kovariansstrukturen mellan tillväxt- och fenologiegenskaper användes en multivariat blandad modell estimerad med Restricted Maximum Likelihood (REML) i ASReml-R. Modellen specificerades med egenskaperna som multivariata responsvariabler och möjliggjorde simultan skattning av både genetiska varianskomponenter och genetiska korrelationer.

De additiva genetiska effekterna modellerades med hjälp av släktskapsmatrisens invers (A-invers) genom termen vm(treeid, ainv):corgh(trait), vilket innebär att varje individ ges en slumpmässig genetisk effekt baserad på additiv släktskap och att den genetiska korrelationsstrukturen mellan egenskaper skattas fritt. Denna ospecificerade struktur (corgh) är biologiskt motiverad eftersom den inte förutsätter något särskilt mönster av genetiska samband utan tillåter att varje korrelation uppskattas direkt från data.

Residualvariationen modellerades med en diagonal struktur (diag(trait)), vilket innebär att residualerna antogs vara oberoende mellan egenskaper men med egen varians för varje egenskap. Denna specifikation valdes av två skäl: (1) tidigare försök att modellera residual korrelationsstruktur med corgh(trait) resulterade i numeriska problem och bristande konvergens, vilket indikerar att det saknas tillräckligt statistiskt stöd i data för att skatta residuala kovarianser; (2) i multivariata genetiska modeller är residualkorrelationer ofta mindre biologiskt relevanta än de genetiska korrelationerna, eftersom residualkomponenten huvudsakligen fångar tillfällig miljöpåverkan och mätfel och inte representerar ärftliga samband. Genom att använda diag(trait) säkerställdes

modellens konvergens och stabilitet utan att påverka skattningen av de genetiska parametrarna. Modellen kan formuleras enligt:

$Y = Xb + Zu + e$

där Y är vektorn av fenotypiska observationer för flera egenskaper, b representerar de fasta effekterna (trait-specifika medelvärden), u är de slumpmässiga additiva genetiska effekterna som antas vara

$u \sim N(0, G \otimes A)$

där A är den additiva släktskapsmatrisen och G är den genetiska varians–kovariansmatrisen som skattas fritt med corgh. Residualerna modellerades som

$e \sim N(0, R \otimes I)$,

där R är en diagonal residualmatris,

$R = \text{diag}(\sigma^2_{e,\text{trait}})$,

vilket innebär att residualvariansen får skilja sig mellan egenskaper, men att inga residuala kovarianser (residualkorrelationer) antas förekomma.

PCA

Principal Component Analysis (PCA) användes för att beskriva den multivariata strukturen i fenotypdata och för att identifiera mönster av samvariation mellan egenskaper. PCA är en dimensionsreducerande metod som transformerar de ursprungliga, korrelerade variablerna till ett nytt set av okorrelerade komponenter (principal components, PC eller Dim). Dessa komponenter ordnas efter hur stor del av den totala variansen de förklarar, där PC1 förklarar mest variation, följt av PC2 osv.

I denna studie genomfördes PCA på skalade (centrerade och standardiserade) variabler för att säkerställa att egenskaper mätta i olika enheter bidrar jämförbart till analysen. Varians–kovariansstrukturen estimerades och eigenvektorer samt eigenvärden användes för att beräkna komponenternas riktning och styrka.

Resultaten visualiserades i ett biplot-diagram, där individer eller familjer projiceras i rummet definierat av de två första komponenterna, medan vektorerna representerar variablernas samband med respektive komponent. Långa vektorer indikerar starkt bidrag till variationen, och vinkeln mellan vektorer återspeglar korrelationsmönster: små vinklar indikerar positiva korrelationer, 90° indikerar ingen korrelation och motstående riktningar indikerar negativa korrelationer.

Resultat

Fenotypiska parametrar

Överlevnad i det sydliga försöket Vedema var 95 % efter två år men var under 70 % i de två andra försöken (Tabell 2). Efter två år i fält var plantorna i snitt ca 1,2 m höga i två sydliga försöken. I det nordliga försöket var snittet 1,1 m efter tre år medan det i de två sydliga var 2,1 m och 1,4 m. Maximum höjd av enskilda träd var 2,92 m i Vedema, 2,4 m i Arnungared och 2,4 m i Älghammar. Form skilde sig lite mellan försöken och det nordligaste försöket hade den sämsta stamformen. Vårfenologi skiljde sig mellan de två sydliga försöken även fast andra bedömning i Arungared var en vecka efter Vedema. Variabeln blad kvar skiljde sig inte mellan försök men det fanns ett tydligt mönster för bladfall. Det sydligaste försöket hade ca 40 % av bladfall följt av 50 % och 60 % längs latitudgradienten (Tabell 2).

Tabell 1. Överlevnad (Ö3, %) samt tillväxt- och kvalitetsvariabler för björk i tre försök (Vedema, Arungared och Älghammar). Medelhöjd vid år 2 (H2, dm) och år 3 (H3, dm) anges tillsammans med maximala värden (H2 max*, H3 max). Kvalitetsbedömningar omfattar stamform (FORM2), vitalitet/frostrisk (VF2), blad kvar (BK3) och bladfärg i hösten (BF3) vid år 2. Värden anges som medel ± standardavvikelse. NM = ej mätt.

Försök/Variabeln	Ö3 (%)	H2 (dm)	H2 max*	FORM2	VF2	BK3	BF3	H3	H3 max	Abs max
Vedema	95	13±3,5	19,7±4,1	2,2±1,5	3,6±0,9	5,5±2,0	4,4±2,1	21±5,8	31,2±6,2	4,6
Arnungared	61	11±3,1	14,2±2,6	2,7±1,9	2,1±1,0	5,5±3,1	5,4±2,6	14±4,0	18,3±4,0	2,6
Älghammar	46	NM	NM	3,4±1,7	NM	6,0±1,8	6,4±1,9	11±3,9	14,9±4,4	2,3

*H2max, H3max – snitt av maxvärde för familjer i försök

Fenotypiska Korrelationer

Höjd och latitud

Sambandet mellan familjernas ursprungslatitud och plantornas höjd var genomgående mycket svagt (Figur 2). Varken i Älghammar eller Arnungared fanns någon signifikant korrelation (R ≈ 0), vilket indikerar att höjdtillväxten inte systematiskt påverkas av breddgraden hos provenienserna. I Vedema sågs en svagt negativ trend (R = −0,27), men sambandet var svagt och nära icke-signifikant. Sammantaget tyder resultaten på att höjdtillväxten är fenotypiskt oberoende av proveniensernas latitud.

Vårfenologi och latitud

Resultaten för vårfenologi var varierande mellan lokalerna. I Älghammar utfördes inte mätningar på våren. Däremot visade Arnungared och Vedema en svagt positiv korrelation (R ≈ 0,26–0,30), vilket innebär att familjer från högre latituder sköt knoppar något senare. Effekterna var signifikanta men måttliga.

Höstfenologi och latitud

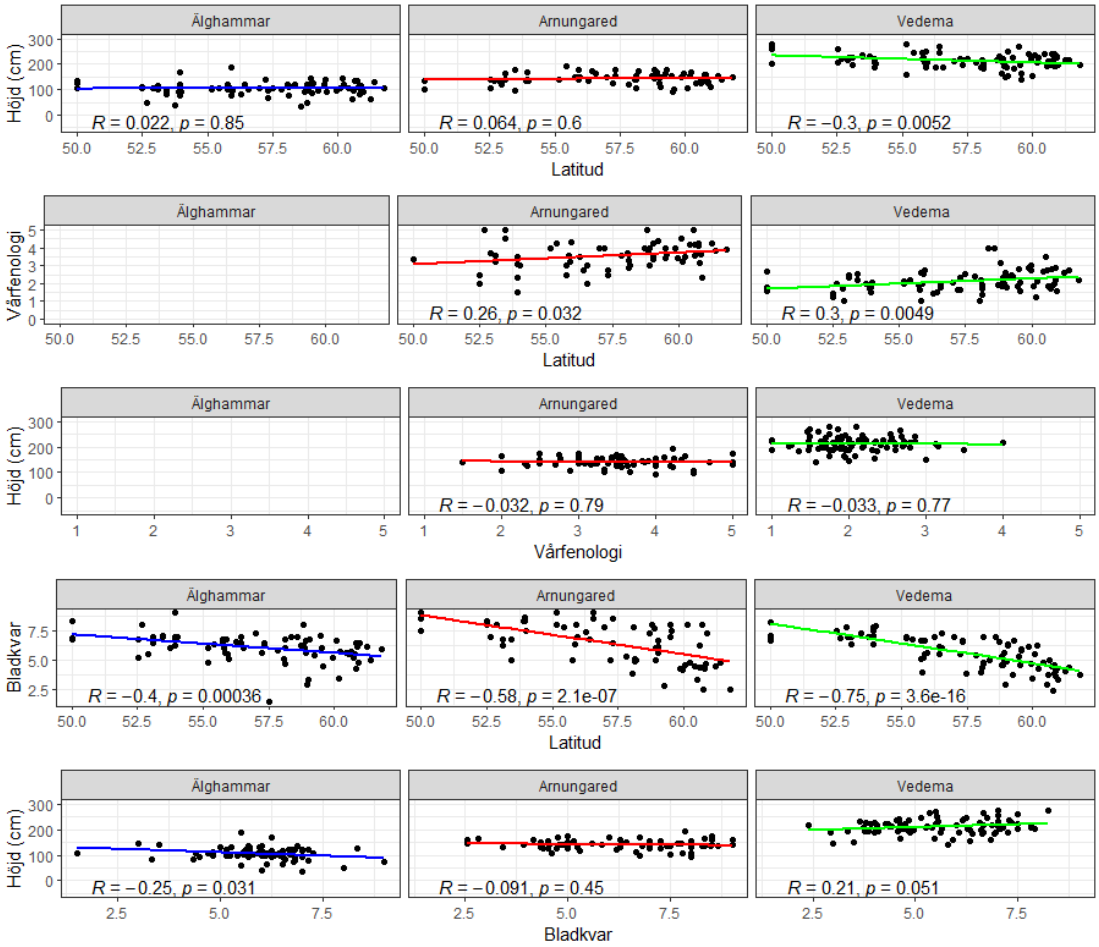
I samtliga tre lokaler fanns en tydlig negativ korrelation mellan latitud och höstfenologi: familjer från nordligare breddgrader uppvisade tidigare höstfenologiska utvecklingsstadier. Korrelationerna var starka i Arnungared (R = −0,73) och Vedema (R = −0,75) och måttliga i Älghammar (R = −0,4). Dessa signifikanta samband visar att höstfenologi är starkt strukturerad beroende på proveniensens geografiska ursprung.

Blad kvar-klass (höstfenologi) och höjd

Sambandet mellan mängden kvarvarande blad och höjd var generellt svagt. Endast Älghammar visade en signifikant, måttlig negativ korrelation (R = −0,25), vilket antyder att träd med mindre kvarvarande blad i högre grad hade större höjd. I Arnungared och Vedema var korrelationerna svaga och icke-signifikanta (R ≈ 0).

Fenologi och form

I fenotypiska korrelationer var sambandet mellan vårfenologi och form svagt men negativt (Tabell 4) vilket indikerar att tidig knoppsprickning kan leda till försämring av stammens kvalitet.



Figur 1. Fenotypiska samband mellan latitud, treårshöjd, vårfenologi och höstfenologi (blad kvar, BK) i tre försök (Älghammar, Arnungared och Vedema). Punkterna representerar observationer för enskilda familjer och linjer visar anpassade linjära regressioner. R anger Pearsons korrelationskoefficient och p-värdet signifikansnivån.

Arvbarhet

Arvbarhetsskattningarna varierade lite mellan egenskaperna och mellan de tre försöken (Tabell 3). Höjd (H) uppvisade genomgående låga heritabiliteter, med h^2-värden mellan 0,11 och 0,03. Trädform (FORM) hade mycket låg arvbarhet i samtliga försök ($h^2 < 0,05$), vilket indikerar att formen vid denna ålder är starkt miljöstyrd och därmed mindre lämplig som selektionskriterium i unga planteringar.

De fenologiska egenskaperna uppvisade i jämförelse betydligt högre genetisk styrning. Vårfenologi (VF) hade måttliga heritabiliteter på omkring 0,30 i både Vedema och Arnungared, vilket tyder på en stabil genetisk komponent även om den statistiska säkerheten var lägre i Vedema. Höstfenologi, mätt som andelen blad kvar (BK) och höstfärg (BF), visade de högsta arvbarheterna i analysen. I Vedema var arvbarheten för BK 0,55 och för BF 0,59, vilket visar att höstfenologiska variationer i detta försök till stor del förklaras av genetiska skillnader. I Arnungared och Älghammar var heritabiliteten lägre för båda höstegenskaperna, med värden mellan 0,09 och 0,25, vilket antyder en större miljöpåverkan i dessa försök.

Tabell 2. Skattningar av arvbarhet ($h^2 \pm SE$) för egenskaperna höjd vid år 2 (H2) och år 3 (H3), stamform (FORM), vårfenologi (VF), blad kvar (BK) och bladfärg (BF) i tre försök (Vedema, Arnungared och Älghammar). NM = ej mätt; ns = ej spatialjusterade residualer.

Egenskap	Vedema	Arnungared	Älghammar
H2	0,11±0,02	0,05±0,03	NM
H3	0,07±0,02	0,03±0,02	0,06±0,03ns
FORM	0,03±0,001ns	0,03±0,02ns	0,01±0,02ns
VF*	0,30±0,05ns	0,30±0,07	NM
BK	0,55±0,07	0,25±0,1	0,09±0,03
BF	0,59±0,07	0,15±0,08	0,13±0,04

*vid andra tillfälle

De genetiska korrelationerna ovanför diagonalen (Tabell 4) visar hur egenskaperna samvarierar genetiskt med varandra över de tre försöken. Sammantaget är sambanden mellan höjd (H2), trädkronans form (FORM) och vårfenologi (VF) generellt svaga eller obefintliga, vilket indikerar att dessa egenskaper i stort sett är genetiskt oberoende. Höjd uppvisar nästan inga stabila genetiska samband med någon av fenologiegenskaperna, varken med vår- eller höstfenologi (BK, BF).

Mellan form (FORM) och höstfenologi finns däremot vissa måttliga positiva korrelationer (t.ex. FORM–BK och FORM–BF), vilket antyder att träd med bättre form tenderar att också ha senare bladfällning och starkare höstfärg, åtminstone i vissa av försöken.

Vårfenologi (VF) har genomgående mycket svaga genetiska korrelationer med både höjd, form och höstfenologi, vilket visar att vårens fenologiska utveckling är genetiskt frikopplad från både tillväxt och höstens senescensmönster.

De starkaste genetiska sambanden återfinns mellan de två höstfenologiegenskaperna BK (andel blad kvar) och BF (andel höstfärg), där korrelationerna är mycket höga (0,79–0,96). Detta bekräftar att båda variablerna fångar samma underliggande genetiska process – variation i höstfenologi/senescens – och att dessa egenskaper i praktiken är nära integrerade.

Tabell 3. Genetiska (ovanför diagonalen) och fenotypiska (under diagonalen) korrelationer mellan variabler i försöken i Vedema, Arnungared och Älghammar.

Var	H2	FORM	VF	BK	BF	H3
H2	1	NC/-0,13/-	NC/-0,05/-	NC/-0,11/-	NC/-0,03/-	NC/0,28/-
FORM	-0,2/-0,06/-	1	-0,01/-0,13/-	0,13/0,24/0,15	0,14/0,23/0,22	NC/-0,07/NC
VF	0/-0,21/-	-0,34/-0,33/-	1	-0,07/-0,09/-	-0,05/-0,08/-	NC/-0,01/-
BK	-0.01/-0,15/-	0,53/0,53/0,07	-0,52/-0,27	1	0,93/0,79/0,82	NC/0,01/NC
BF	0/0,02/-	0,52/0,51/0,23	-0,53/-0,28	0,96/0,92/0,90	1	NC/0,02/NC
H3	0,9/0,49/-	-0,22/0,05/-0,28	0,05/-0,03/	0,11/0,05/-0,17	0,10/0,24/-0,23	1

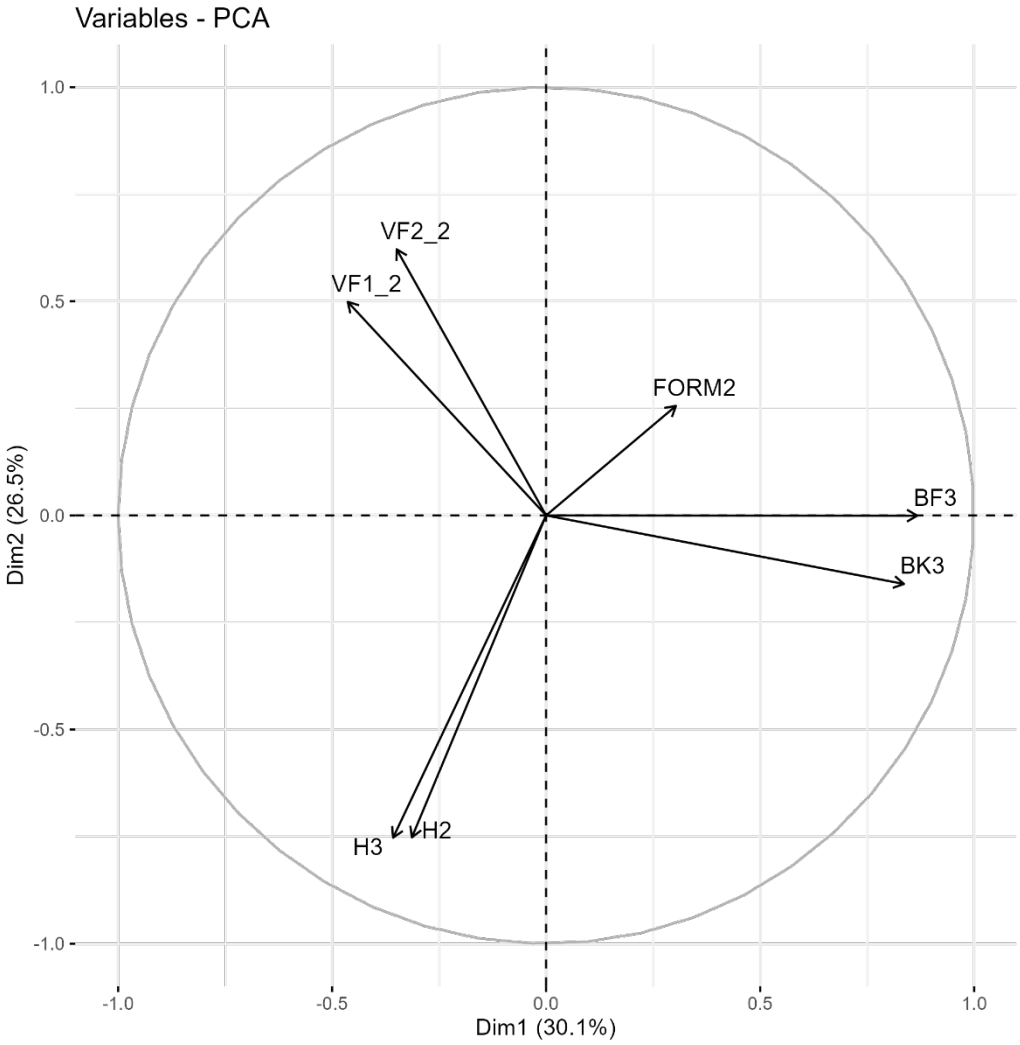
Minustecken (-) indikerar att mätningar ej utfördes, NC – multivariat modell konvergerades ej.

PCA

PCA-analysen visar att den största delen av variationen fångar en tydlig fenologisk gradient (PC1, 30,1 %). Vårfenologiska variabler (VF2_1 och VF2_2) pekar mot den negativa sidan av PC1, vilket indikerar tidig knoppbrytning. Höstfenologiska variabler (BK3 och BF3) ligger på motsatt sida och förklarar sen bladfällning och sen höstgulning. Dessa två fenologiska block är starkt negativt korrelerade med varandra.

Den andra komponenten (PC2, 26,5 %) representerar främst variation i höjdtillväxt (H), som är separerad från fenologi och utgör därmed en oberoende tillväxtdimension. Stamform (FORM2) visar svagare viktning och ligger nära centrum, vilket tyder på begränsat samband med både vår- och höstfenologi.

Sammantaget visar PCA att fenologi utgör den dominerande strukturen i data, medan höjd (H) varierar oberoende av fenologiska egenskaper. PCA-analys avspeglade också genetiska korrelationer mellan variabler.



Figur 2. Korrelationscirkel från en huvudkomponentanalys (PCA) som visar projektionen av variablerna H2 och H4, FORM2, VF1_2 och VF2_2, BK3, BF3 på de två första huvudkomponenterna (*Dim/PC*1 och *Dim/PC*2). Varje punkt (pil) representerar en variabel. Cirkeln (radie = 1) anger maximal möjlig korrelation med komponenterna; variabler nära cirkelns kant är väl representerade, medan variabler nära origo har svag representation. Avstånd från origo visar styrkan i sambandet med komponenterna, och vinkeln mellan variabler speglar deras inbördes korrelation (små vinklar = positiv korrelation, motsatta riktningar = negativ korrelation, ortogonala ≈ ingen korrelation).

Diskussion

De tidiga mätningarna visar att tidig höjd i försöksserien var under relativt svag genetisk kontroll, liksom trädformen. Efter två år var snitthöjden lite över 1 meter och maxhöjden i Vedemaförsöket var över 4 m efter tre år. Fenologiska egenskaper uppvisar måttlig till hög arvbarhet, särskilt i försök Vedema. De lägre heritabiliteterna för fenologi i Arnungared och Älghammar kan sannolikt förklaras av den reducerade överlevnaden i dessa två försök. Båda försöken planterades på hösten 2023, till skillnad från Vedema, som planterades på våren med samma plantmaterial. Fördröjningen berodde på en omfattande torrperiod från maj till slutet av juni, då inget regn föll. Plantorna fick därför stå kvar i plantskolan och planterades som tvååriga plantor på hösten. Dessa var relativt höga och kan ha haft svårare att etablera sig efter planteringen, vilket kan ha påverkat variationen och ökat det icke-genetiska bruset. Framöver är det bättre att plantera färdiga plantor trots ogynnsamma väderförhållande än att försöka odla dem en säsong till i plantskola.

Mot denna bakgrund bedöms försöksserien i nuläget som mindre lämplig för tidigt urval av kandidater inom familjerna för vidare förädling. I den nuvarande strategin för björk väljs den bästa individen inom varje familj för fortsatt björkförädling, och urval utförs vanligtvis 10–12 år efter plantering. Kärki (1972) i Finland antog att urval av de bästa björkindividerna kan göras efter tre till fem år i fält. I vårt fall har tre år passerat, och vi rekommenderar fortsatta årliga höjdmätningar fram till år sex för att etablera genetiska korrelationer mellan olika åldrar och därigenom optimera urvalsstrategin.

Höstfenologin visade de tydligaste fenotypiska sambanden med ursprungslatitud, där familjer från föräldrar från högre breddgrader genomgående uppvisade tidigare höstutveckling. Vårfenologi påverkades också av latitud men betydligt svagare och bedömdes endast i två av lokalerna. Höjdtillväxten var i stort sett inte korrelerad med vare sig latitud eller fenologi, vilket visar att tillväxten vid denna tidpunkt inte är fenotypiskt kopplad till fenologiska strategier i materialet. Även blad kvar-klassificeringen hade överlag mycket svaga samband med höjd, med endast en svag negativ korrelation i en av lokalerna. Sammantaget tyder resultaten på att endast höstfenologi uppvisar ett tydligt geografiskt mönster medan tillväxten är fenotypiskt oberoende av både latitud och fenologi. Däremot går det inte att utesluta att sambandet kan öka i framtiden när träden ökar bladmassan och kommer in i en mer intensiv tillväxtperiod. För tall i norra Sverige observerades liknande mönster med tidig tillväxtstart och sen avslutning på hösten för nordliga provenienser (Andersson Gull m.fl. 2018). För nioårig gran i Norge kom populationer med tidig knoppsprickning och sent tillväxtavslut från nordligare breddgrader än motsatta gruppen (Skrøppa & Steffenrem 2019).

De genetiska korrelationerna mellan de två höstfenologiegenskaperna BK (blad kvar) och BF (bladfärg) var mycket höga i alla tre försök, med korrelationsvärden omkring 0,8–0,9. Detta visar att båda variablerna fångar ett nära relaterat genetiskt fenomen – alltså att individer som är sena/tidiga i bladfällningen enligt en egenskap också är det enligt den andra. Det innebär att de två höstfenologiegenskaperna beskriver samma genetiska respons och att den ena kan väljas för användning i framtidens förädling.

De genetiska korrelationerna mellan vårfenologi (VF) och höstfenologi (BK och BF) var nästan obefintliga. Detta tyder på att tidpunkt för knoppsprickning på våren regleras av genetiska mekanismer som är oberoende av de mekanismer som styr höstförloppet

(bladgulning och bladfällning). Detta mönster observerades även i Finland där ett samband mellan höjd, knoppsprickning och tillväxt var svagt och varierade mellan olika år (Rousi & Pusenius 2005). Den finska studien har pågått under flera år på sex kloner i två olika miljöer. Det är känt från andra studier att temperatur står för reglering av knoppsprickning på våren medan temperatur och kortning av dagslängd leder till tillväxtavslut på hösten, vilket förklarar det svaga sambandet mellan dessa egenskaper. I denna studie har vi inte studerat vilka förhållande som orsakar knoppsprickning och tillväxtavslut.

PCA-analysen visar en tydlig fenologisk huvudaxel där tidig vårfenologi (VF2_1, VF2_2) står i motsatsförhållande till sen höstfenologi (BF25, BK25). Detta mönster överensstämmer med förväntade fenologiska strategier i boreala arter, där individer som startar växtsäsongen tidigt även tenderar att avsluta den tidigare (Partanen 2004). Höjdtillväxten (H24) står utanför denna gradient och bildar en egen dimension, vilket indikerar att tillväxten i huvudsak styrs av andra faktorer än de fenologiska egenskaperna. Variabler som placerar sig på varsin sida av x = 0-axeln uppvisar viktningar med motsatt tecken på PC1. Detta tyder på en negativ association mellan egenskaperna, vilket innebär att de sannolikt inte kommer att utvecklas eller konvergera i samma riktning i en multivariat analys. Framöver kan PCA användas för att studera associering av variabler och urval av variabler till multivariat analys.

Sammanfattningsvis rekommenderar vi att sambandet mellan fenologi och tillväxtegenskaper följs upp vid kommande mätningar för att kunna se fenologiska effekter under längre tid.

Referenser

Andersson Gull, B., Persson, T., Fedorkov, A. & Mullin, T.J. 2018. Longitudinal differences in Scots pine shoot elongation. Silva Fennica. vol. 52 no. 5.

Brázdil, R., Dobrovolný, P., Luterbacher, J. & Moberg, A. 2010. European climate of the past 500 years: new challenges for historical climatology. Clim. Change 101:7-40

Gilmour, A.R., Cullis, B.R. Welham, S.J. & Thompson R. 1999 ASREML Reference Manual. NSW Agricultures, Australia.

Håbjørg, A. 1978b. Photoperiodic ecotypes in Scandinavian trees and shrubs. Meldinger fra Norges Landbrugshøgskole, nr 71. 1–20.

Jönsson, A.M. & Bärring, L. 2011. Ensemble analysis of frost damage on vegetation caused by spring backlashes in a warmer Europe. Natural Hazards and Earth System Sciences 1:401-418.

Koski, V. & Selkäinaho, J. 1982. Experiments on the joint effect of heat sum and photoperiod on seedlings of Betula pendula. Commun. Inst. Forestalis Fenniae. The Finnish Forest Research Inst. 1–31.

Kärki, L. 1972 Björkförädling [Birch breeding]. 3 s.

Pieristè, M., Hartikainen, S. M., Jones, A. G., Kotilainen, T. K., Peltonen, A., Loehr, J., & Robson, M. 2022. Practical activities promoting engagement in forest ecology research. *Citizen Science: Theory and Practice*, *7*(1), 27.

Rehfeldt, G.E., Tchebakova, N.M., Parfenova, Y.I., Wykoff, W.R., Kuzmina, N.A. and Milyutin, L.I. 2002. Intraspecific responses to climate in Pinus sylvestris. Global Change Biology, 8 (9), 912–929.

Rehfeldt, G.E., Ying, C.C., Spittlehouse, D.L. & Hamilton Jr, D.A. 1999. Genetic responses to climate in Pinus contorta: niche breadth, climate change, and reforestation. Ecological monographs, 69 (3), 375–407.

Rousi, M. & Pusenius, J. 2005. Variations in phenology and growth of European white birch (Betula pendula) clones. Tree Physiology, 25 (2), 201–210.

Skrøppa T. & Steffenrem A. 2019. Genetic variation in phenology and growth among and within Norway spruce populations from two altitudinal transects in Mid-Norway. Silva Fennica vol. 53 no. 1

Stener, L.-G. 1995. Jämförelse mellan björk av finskt och svenskt ursprung i ett försök i södra Sverige. Skogforsk, Redogörelse nr 1, Uppsala, 17 s.

Stener, L.-G. 1996. Analys av fenologiska egenskaper för kloner av vårtbjörk. Skogforsk. Arbetsrapport 327, Uppsala 15 s.

Stener, L.-G. 1997. Förflyttning av björkprovenienser i Sverige. Skogforsk, Redogörelse nr 3, Uppsala, 30 s.

Stener, L.-G. (ed.) 2015. The status of tree breeding and its potential for improving biomass production – A review of breeding activities and genetic gains in Scandinavia and Finland. Skogforsk, Uppsala, 56 s.

The VSNi Team. 2023. asreml: Fits Linear Mixed Models using REML. R package version 4.2.0.267.

Wang, T. & Tigerstedt, P.M.A. 1993. Variation of growth rhythm among families and correlation between growth rate in Betula pendula Roth. Scandinavian Journal of Forest Research, Vol 8, No 4, 1993:489–497.

Viherä-Aarnio, A. & Velling, P. 2008. Seed transfers of silver birch (Betula pendula) from the Baltic to Finland-effect on growth and stem quality. Silva Fennica. vol. 42 no. 5.