



Förvaltning av lövträdens genresurs

- anpassning till förändrat
klimat och behov



FÖRORD

Det har bedrivits växtförädling av lövträd vid Skogforsk och dess föregångare sedan skogsträdsförädlingen inleddes under 1930-talet. Resurstilldelningen har ständigt varit en omdiskuterad fråga och lett till att verksamhetens omfattning varierat över tiden. Det har att göra med lövskogsbrukets förhållandevis begränsade omfattning, varierande lönsamhet och att många lövträd endast förekommer i södra Sverige.

Även för ett så vanligt förekommande och ekonomiskt viktigt trädslag som björk har förädlingsinsatserna påverkats av den rådande konjunkturen. Ett skäl kan vara att björk förnygrar sig naturligt utan kostnad medan plantering av björk liksom många andra lövträd är dyrbart och i många fall kräver inhägnad för att undvika viltbetning.

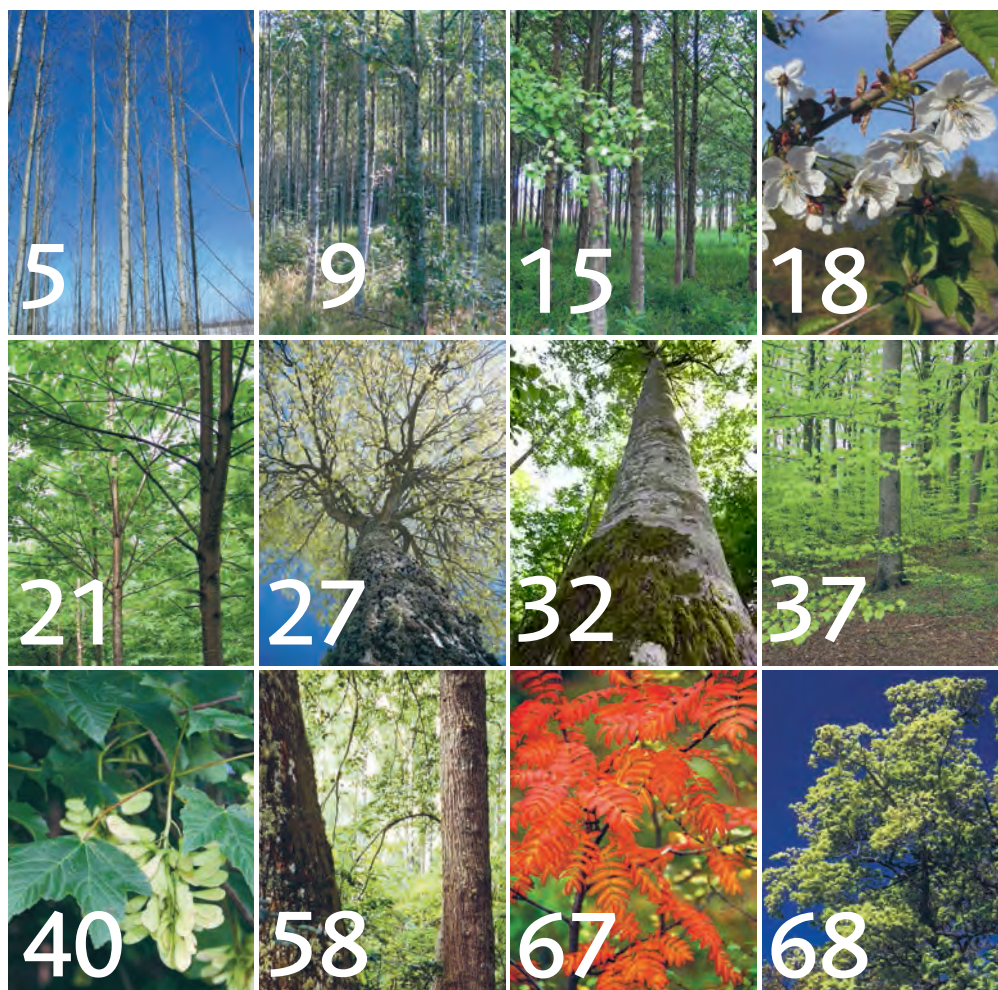
Den långsiktiga växtförädlingen borde styras av förväntningar på framtiden snarare än av rådande konjunktur. Syftet är ju att öka den framtida handlingsfriheten. Dagens stora framtidsfrågor handlar om effekter av den globalt ökande levnadsstandarden och resursförbrukningen, hur den förutsedda klimatförändringen ändrar förhållandena för skogsträdens vitalitet och utbredning samt vilka förändringar det kan medföra för skogsnäring och skogsbruk när samhället ska anpassas och ställas om.

Frågan om hur lövträdens genresurs ska hanteras för att träden ska anpassas till de nya förhållandena för att skapa framtida handlingsfrihet har uppmärksamats av Skogsstyrelsen som också antagit ett program för genbevarande av lövträd. Frågan har också väckts i Skogforsks förädlingsutredning, där en genomgång gjordes av det nuvarande långsiktiga förädlingsprogrammet som bland lövträden endast omfattar vårtbjörk.

Den här utredningen om lövträdens genresurs kom slutligen till stånd i samband med att Skogforsk tilldelades ett extra regeringsanslag för att förstärka den operativa förädlingsverksamheten. Det var ett lämpligt tillfälle att också inventera vad som hittills gjorts inom svensk lövträdsförädling samt att utreda hur ett långsiktigt genförvaltningsprogram skulle kunna utformas.

Vår utgångspunkt har varit att hitta en aktiv förvaltningsmodell som ger snabbare och mer praktiskt användbar anpassning jämfört med Skogsstyrelsens genbevarande, men som är mindre resurskrävande än Skogforsks traditionella växtförädling. Vi redovisar ett förslag till genresursförvaltning som anpassar de svenska lövträden till ny miljö och nordligare utbredning med evolutionär potential vad gäller genbevarande och som skapar en flexibel bas för framtida förädlings- eller massförökningsinsatser.

Sävar och Ekebo i mars 2014
Ola Rosvall och Lars-Göran Stener



FÖRVALTNING AV
LÖVTRÄDENS GENRESURS
- ANPASSNING TILL
FÖRÄNDRAT KLIMAT
OCH BEHOV
www.skogforsk.se

OLA ROSVALL
LARS-GÖRAN STENER
Författare

INGER PETRÉ
Layout

Tryck
GÄVLE OFFSET
Gävle



SKOGFORSK

Uppsala Science Park, 751 83 Uppsala
Tel. 018-18 85 00. Fax. 018-18 86 00
E-post. info@skogforsk.se
www.skogforsk.se

ISBN: 978-91-979694-5-1

1	Förord
5	Sammanfattning
5	Förvaltningsstrategier
7	Befintliga material och förslag till kompletteringar
8	Tidsram och kostnader
9	Inledning
11	Nuvarande förvaltning och förädling av lövträdens genresurs
11	Tidigare förädling och genresursförvaltning
12	Utredningens syfte och uppläggning
15	Mål och medel vid genförvaltning för klimatanpassning
18	Grundläggande principer för "aktiv" genförvaltning
18	Flexibelt upplägg vad gäller populationsstorlek och kunskapsuppbyggnad
19	Bevarande genom successiv anpassning
21	Genetisk variation, genbevarande, evolution och växtförädling
21	Slumpfaktorer, mutationer och genetisk drift
22	Effektiv populationsstorlek
22	Minsta livskraftiga populationsstorlek
23	Styrning av genbidraget mellan generationer
24	Populationsstorlek för att kombinera genbevarande och förädling
25	Strukturering av en genförvaltningspopulation
27	Förslag till populationsstorlek för lövträd
28	Antalet delpopulationer och tänkbar framtida populationsstruktur
30	Urval av utgångsmaterialet
30	Genresursbestånd respektive fälttester för urval och generationsskifte samt fältförsök för kunskapsuppbyggnad
30	Klontestning
31	Jämförelse med nuvarande svenska förädlingsprogram
32	Assisterad anpassning med genresursbestånd och öppen pollinering
33	Urval och generationsskifte
34	Indelning i delpopulationer
34	Lokalisering av delpopulationer
34	Klontestning
34	Kompletterande fältförsök
37	Assisterad anpassning med traditionell förädling och kontrollerade korsningar
37	Fälttestning
38	Klontestning
38	Urval och korsning
38	Kombination av förvaltningsmodellerna
40	Tillgängliga förädlingsmaterial, tabeller och kartor
58	Hur ska ett genförvaltningsprogram planeras
59	Vilka metoder passar vilka arter
60	Prioriterade arter
67	Skötselbehov
68	Kostnadsberäkning och optimering av resursfördelning
73	Erkännande
74	Referenser

INNEHÅLL



Foto: Lars-Göran Stener, Skogforsk

SAMMANFATTNING

Den här utredningen presenterar ett förslag till aktiv genresursförvaltning av svenska och några utländska skogbildande lövträd för att öka handlingsfriheten att möta kommande förändringar i klimat och marknad. Klimatscenarier visar att ädla lövträd kommer att kunna växa i hela landet med undantag av Norrlands inland. Strategin går ut på en aktiv anpassning till ändrat klimat och successivt nordligare utbredning. Genom att utveckla trädens anpassning säkras deras fortbestånd och genbevarandet förbättras, samtidigt som strategin tillåter en viss genetisk förbättring av basala produktions- och råvaruegenskaper. Förvaltningsstrategin skapar också en bas för eventuella framtida förädlings- och förökningsinsatser och är utformad på ett sätt som successivt kan bidra till ökad kunskap om lövträdens genetik.

FÖRVALTNINGSSTRATEGIER

Som underlag till förslaget redovisas en översikt av olika strategier för genbevarande. Minst resurskrävande är att övervaka tillståndet i skogen och ha en beredskapsplan för en räddningsaktion som kan sättas i verket om genresursen utvecklas på ett oönskat sätt. Mest resurskrävande är traditionell växtförädling för kombinerat genbevarande och ökad anpassning. Nuvarande genförvaltning av lövträd i Sverige syftar till att vidmakthålla tillräckligt stora populationer genom att gynna lövträdens förnygring i skogsbestånd som avsatts för naturvård. Det är den enda möjligheten att försöka bevara riktigt sällsynta genvarianter, men populationernas anpassning går långsamt eftersom naturvårdsmålen med avsättningsarna gynnas av långa omloppstider medan genetisk anpassning gynnas av korta.

Den förvaltningsstrategi som föreslås för huvuddelen av trädslagen innebär att genresurspopulationer skapas genom insamling av frö på tillräckligt många moderträd i vanliga skogsbestånd eller försöksplanteringar inom ett antal klimat-områden i Sverige. Avkommeplantorna planteras i en serie genresursbestånd inom och utanför deras nuvarande klimat-område, där inflödet av pollen från omgivningen ska vara så litet som möjligt. Bestånden sköts med gallringar, för att snabbt gynna fröproduktionen till en ny generation. Inslaget av genetisk selektion vid gallringarna kan bestämmas efter hand. Vid lämpligt tillfälle samlas frö på tillräckligt många utvalda avkommeträd för odling av plantor till en ny serie genresursbestånd. Det cykliska förloppet med fröinsamling och nyplantering upprepas i önskad takt på ett antal lokaler som valts utifrån klimatanpassningsaspekter. Det ursprungliga genresursbeståndet med sin höga diversitet bevaras för framtida handlingsfrihet.

Denna strategi med s.k. öppen pollinering innebär att man inte har kontroll på släktskapet som vid traditionell förädling, där generationsskiftet sker med plantor från kontrollerade korsningar mellan utvalda träd, d.v.s. utan påverkan från externt pollen. Traditionell förädling möjliggör ett effektivt riktat urval baserat på kvantitativ genetisk analys. En modell med öppen pollinering förväntas dock

inom en snar framtid att kunna effektiviseras genom kontroll av föräldrarnas identiteter med hjälp av relativt billig DNA-teknik. Modellen med öppen pollinering kan i framtiden således ändras till en modell med kontrollerade korsningar och vice versa. Förvaltningsstrategin med kontrollerade korsningar föreslås för några av de idag ekonomiskt viktigaste lövträdslagen (vårtbjörk och poppel) och för ask med syfte att öka resistensen mot askskottsjukan. I båda strategierna delas genresurspopulationen upp i ett antal delpopulationer för olika anpassningsmål (främst klimatområden). För att öka handlingsfriheten framöver, bör försöken för åtminstone de kommersiellt viktigaste trädslagen anläggas, på ett sådant sätt att man har kontroll på varje plantas identitet.

Som underlag för att dimensionera programmet i termer av populationsstorlek, antal och storlek för delpopulationer, antal utvalda moderträd, antal avkommor per moderträd, antal upprepningar av genresursbestånden etc. redovisas grundläggande förhållanden för begreppet "genetisk mångfald". Det är den mätbara additiva genetiska variationen som skapar utrymme för naturligt eller artificiellt urval för anpassning. Den additiva variationen bestäms av att det finns varianter av en gen (alleler) i förhållandevis hög frekvens, vilket kan upprätthållas under lång tid i relativt små populationer. De genetiska mekanismerna för mutationer och selektion skapar ständigt nya genvarianter, som oavsett om de är funktionella och potentiellt värdefulla eller inte, förekommer i genpoolen i mycket låg frekvens. Dessa sällsynta gener har dock ingen betydelse för den mätbara genetiska variationen i trädpopulationerna, men det är bland dessa mutationer nya gener rekryteras i ett evolutionärt perspektiv. Det är omdiskuterat hur stor poolen av sällsynta genvarianter bör vara och i vilken takt nya mutationer tillkommer och försvinner.

Alla träd i en population förökar sig inte och det är stor skillnad i genbidrag mellan de träd som skapar en ny generation. För att ta hänsyn till dessa obalanser använder man olika begrepp för effektiv populationsstorlek som tar sin utgångspunkt i släktskapet mellan träden eller släktskapsökningen i varje generation. I en naturlig population är det effektiva antalet i storleksordningen 10 % av det verkliga antalet träd medan det i en genetiskt kontrollerad "avelspopulation" kan vara dubbelt så stort som det verkliga. Fördubblad effektiv populationsstorlek kan exempelvis uppnås med kontrollerade korsningar där varje ursprungligt träd får bidra med exakt lika många avkommor till varje ny generation.

En viktig utgångspunkt vid dimensioneringen av genförvaltningen är att de allra flesta lövträden tillhör en stor europeisk population där det bedrivs genförvaltande

åtgärder i olika delar av populationen och att Sverige har ett genbevarandeprogram i form av naturvårdsavsättningar. I de förslag som presenteras här, har vi ändå lagt oss på en så hög bevarandenivå att många forskare skulle säga att det är tillräckligt för artens evolutionära utveckling utan andra bevarandeåtgärder. Denna evolutionära potential ger ett stort handlingsutrymme inför framtiden.

Mot denna bakgrund föreslår vi att populationerna med hög sannolikhet (95 %) och på lång sikt (50 generationer) ska bevara genvarianter som finns ner till frekvens 0,02. Det sker med en effektiv populationsstorlek om ca 500 träd. En population om 250 träd skulle på motsvarande sätt bevara gener ned till frekvens 0,04. I den första insamlingen av frö från moderträden fångas dock gener med mycket lägre frekvens (10 ggr lägre) än vad som långsiktigt kan bevaras. Båda populationsstorlekarna om 250 och 500 träd behåller mätbar genetisk variation för egenskaper under intensiv selektion i många 10-tals generationer, vilket även gäller för varje delpopulation om 50 träd i den uppdelade populationen. För att ha stor handlingsfrihet framöver föreslår vi ändå att man inledningsvis väljer ut och samlar frö på ca 500 träd per art till den första omgångens genresursbestånd. Det innebär ca 100 träd per breddgrad för de lövträd som har sin utbredning i södra Sverige och ca 50 träd per breddgrad för de som växer i hela Sverige.

Om man antar att alla frön från ett moderträd har olika fäder (halvsyskon) och varje moderträd representeras med 50 avkommor i genresursbestånden, blir den effektiva populationsstorleken fyrdubblad, d.v.s. för 500 moderträd blir den effektiva populationsstorleken 2 000. Det ger en mycket stor handlingsfrihet vid det första generationsskiftet. Exempelvis kan populationsstorleken behållas eller minskas genom selektion i önskad riktning. Det ger också en marginal för stora avgångar bland träden och oförutsägbara praktiska problem.

Som utgångspunkt för populationsstrukturen har vi delat in Sverige i sex områden från söder till norr med två breddgraders intervall. Med 500 moderträd i utgångsläget kan 5 populationer om 100 träd eller 10 populationer om 50 träd fördelas inom detta område. En delpopulation med 100 moderträd och 50 avkommor per träd innebär att varje genresursbestånd utgörs av 5 000 plantor, d.v.s. 2,5 ha om de planteras med 2 000 plantor per hektar. De kan sedan successivt gallras ned till 200 träd per hektar och har, då det är dags för skörd av frö till en ny generation, i genomsnitt 5 träd per ursprungligt moderträd. Enligt förslaget anläggs tre sådana bestånd, från ursprungsområdet och norrut för successiv lokal klimatanpassning i nuvarande och nya områden.

Vid öppen pollinering korsar sig träden spontant på den lokal de växer. I ett förädlingsprogram med kontrollerade korsningar kan träden som ska bidra till nästa generation testas och väljas på de olika testlokalerna oberoende av var korsningarna sker. På så sätt blir program med kontrollerade korsningar mycket mer flexibla och därmed effektivare men kräver också mycket mer arbete och resurser. Exempelvis behöver de utvalda träden klonförökas i separata korsningsarkiv för att underlätta korsningsarbetet. Identitetskontrollen medför dock att det behövs färre träd som korsas än vid öppen pollinering.

Förvaltningsprogrammen är också utformade för att generera kunskap om trädens genetik. De viktigaste frågeställningarna rör den genetiska variationens storlek och struktur, delpopulationernas klimatanpassning och motståndskraft mot abiotisk och biotisk stress samt respons på variation i viktiga miljögradients, trädens plasticitet etc. I programmet med kontrollerade korsningar ger den ordinarie försöksdesignen denna möjlighet. Programmet med öppen pollinering behöver dock kompletteras med olika typer av jämförande försök som t.ex. lokaliseras tillsammans med genresursbestånden.

De båda genförvaltningsmodellerna är alltså mycket flexibla genom det inledningsvis stora samplet av genvarianter. Beslutet om populationsstorlek och uppdelning i delpopulationer behöver inte tas förrän det första generationsskiftet ska genomföras. Genom att dessutom behålla den första generationens försöksplanteringar under lång tid

bevaras en större mängd sällsynta genvarianter än de som enbart överförs vid varje generationsskifte. De bevaras då också i ett successivt alltmer känt genetiskt sammanhang, vilket ökar värdet av bevarandet.

BEFINTLIGA MATERIAL OCH FÖRSLAG TILL KOMPLETTERINGAR

I utredningens andra del har vi prioriterat de olika lövträdslagen på basis av ett bedömt framtida intresse för svenskt skogsbruk. Kriteriet har varit att trädslagen ska vara skogsbildande och kunna vara en del av de dominerande trädslagen i ett bestånd. Det har uteslutit trädslag som hägg, rönne, vildapel, etc. Vi har kartlagt de mest omfattande nu tillgängliga material med lövträd som kan utgöra en bas för genförvaltningsarbetet, vilket främst omfattar material från den svenska skogsträdsförädlingen och den skogliga genbanken, d.v.s. ett antal utvalda träd, oftast plusträd och deras förekomst i klonarkiv, fältförsök och fröplantager. Materialet redovisas i tabeller men även mer lättöverskådligt på trädslagsvisa kartor.

Av totalt 26 inhemska och 7 ursprungligen utländska trädslag har vi identifierat 13 inhemska och 4 utländska trädslag av intresse för de föreslagna typerna av genresursförvaltning. För 10 av dessa föreslås förvaltning genom genresursbestånd med öppen pollinering (klibbal, gråal, glasbjörk, bok, bergek, skogsek, lind, lönn, asp, fågelbär) och för 3 föreslås genförvaltning genom traditionell förädling med kontrollerade korsningar (vårtbjörk, ask samt poppel). Vårtbjörk är det enda lövträd med ett pågående program med integrerad förädling och genbevarande. Dessutom bör en lämplig strategi utredas för den inhemska almen som är hårt ansatt av almsjukan och för de utländska trädslagen rödek, rödal och sykomorlönn.

Det utgångsmaterial som idag finns tillgängligt för att skapa genresursbestånd varierar mycket för olika trädslag. För vårtbjörk finns via det pågående förädlingsprogrammet ett landsomfattande försöksmaterial. För skogsek finns genom Skogsstyrelsens försorg ca 500 moderträd utvalda vars avkomor planterats på 6 lokaler i södra Sverige, varav 4 utgör utmärkta genresursbestånd, medan det för t.ex. bok enbart finns 60 plusträd med avkomor i två försök. Den totala omfattningen för alla föreslagna arter innebär att det behövs 6 800 moderträd. Förutsatt att det material som redan samlats in till klonarkiv, fröplantager etc. kan utnyttjas till fullo, behöver 4 600 nya moderträd väljas ut. Om motsvarande program genomförs för alm och de tre utländska trädslagen tillkommer ca 2 000 träd. Det ska noteras att de befintliga materialsamlingarna är i stort behov av skötsel för att kunna användas till framtida fröskördar.

Foto: Lars Rytter, Skogforsk



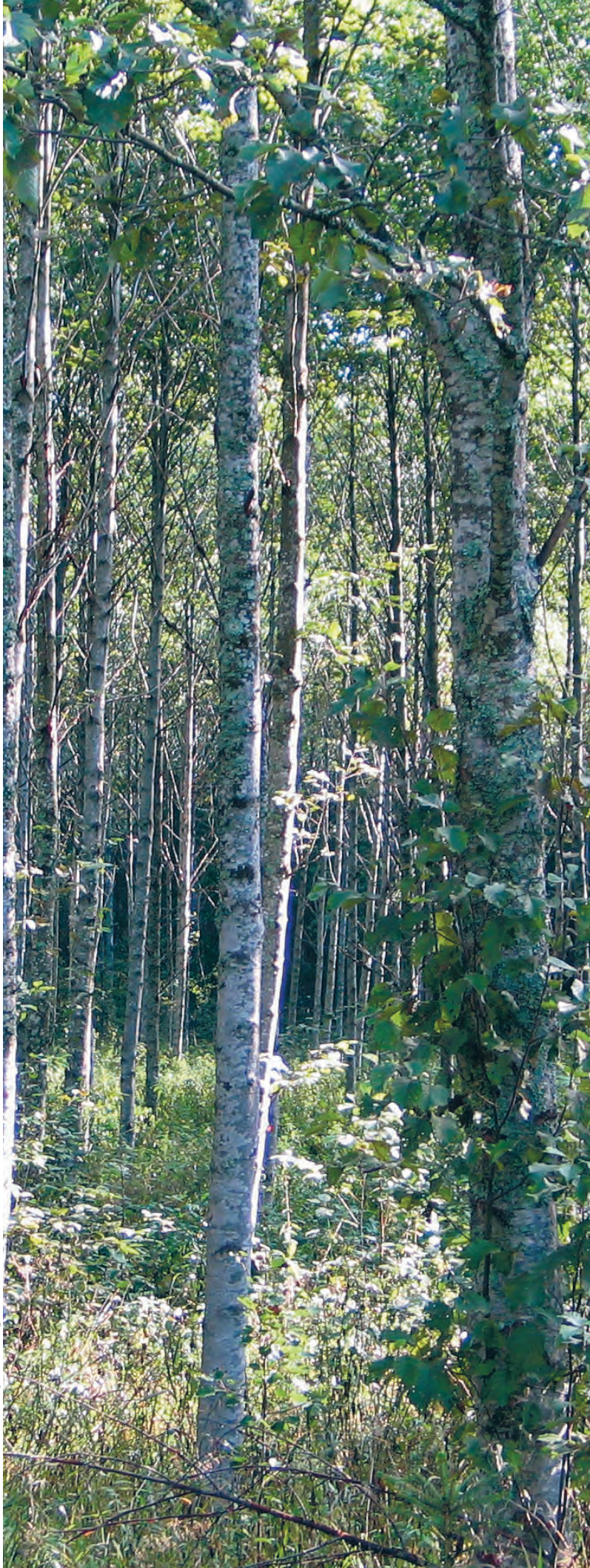
TIDSRAM OCH KOSTNADER

Ett genförvaltningsprogram av den här storleksordningen är mycket omfattande och behöver lång tid för att genomföras, troligen 10–20 år. Därvid utnyttjas också kompetenser och resurser effektivast och arbetet kan anpassas till trädslagens frösättning. Det tar också tid att odla och plantera plantorna. Skulle ett program med 5 populationer och 100 moderträd per population genomföras med öppen pollinering i genresursbestånd utan identitet för de 10 föreslagna trädslagen och med traditionell förädling för ytterligare två, (ask och poppel) blir kostnaden beroende på bl.a. markvärdens insats totalt 33,9–54,1 miljoner kr, d.v.s. i genomsnitt 1,7–2,7 miljoner kr per år under en 20 års period. För anläggning av jämförande försök där de olika populationerna kopplas ihop tillkommer totalt 3,2–4,3 miljoner kr, d.v.s. ca 0,2 milj. kr/år under 20 år.

I en genförvaltningsmodell ingår att arbetet utvärderas och omprövas med vissa tidsintervall, förslagsvis vart 10:e till 20:e år. Förvaltningen måste således baseras på en dynamisk modell som relativt enkelt går att modifiera vilket vi anser är fallet med de strategier vi föreslagit. Oavsett det valda programmens omfattning och tidshorisont är det dock viktigt att alla berörda parter är överens om allmänna mål och riktlinjer för genförvaltningen så att även mindre spridda insatser för något enstaka lövträd kan utformas som en del av helheten.

Det är rimligt att Sverige upprättar en beredskap inför klimatförändringarna så att skogen och skogsbruket kan anpassas till nya förhållanden. Det kan även innefatta införsel av nya trädslag. Arbetet bör ske i samverkan mellan samhället och skogsbruket.

Eftersom de flesta lövträd har sin huvudsakliga utbredning utanför Sverige bör genförvaltning ske i samverkan med andra länder.



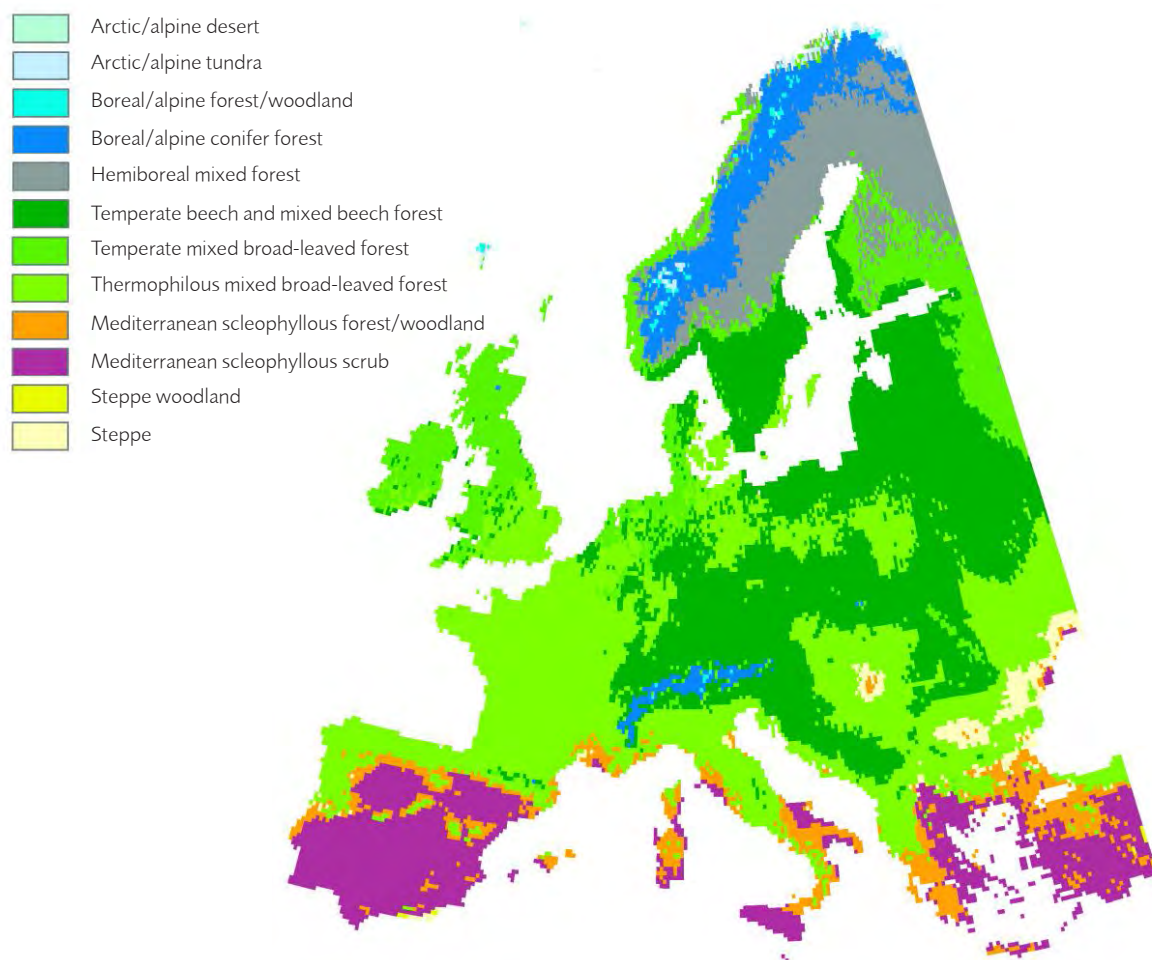
INLEDNING

En globalt växande befolkning och en successivt förbättrad levnadsstandard skapar ökad efterfrågan på förnyelsebara och uthålligt brukade naturresurser. Samtidigt medför tilltagande mänsklig aktivitet och den väntade klimatförändringen (IPCC 2007) en ökad osäkerhet om framtida biologiska produktionsförhållanden och skaderisker.

Med erfarenhet av hur skogsutnyttjandet, skogsindustrin och skogsprodukterna ändrats historiskt och hur snabbt nya användningsområden nu utvecklas, är det närmast omöjligt att förutsäga den framtida användningen av skogsresurserna. De flesta är dock överens om att samhället är beroende av en ökad biologisk produktion. Mot den bakgrunden är det väsentligt att ha en god beredskap med flera skogliga alternativ som bl.a. underlättar anpassningen till effekterna av kommande förändringar i klimat och marknad. Att öka kunskapen om olika trädslag som är tänkbara att brukas är ett led i att öka handlingsutrymmet, sprida riskerna och minska såväl skogsägarens som samhällets sårbarhet.

I Sverige dominerar skogsbruk med gran, tall och i viss mån contortatall samt björk, medan andra lövträd har liten betydelse. Det finns många skäl till det, men situationen kan förändras. Exempelvis är vedegenskaperna annorlunda hos lövträden än hos barrträden och de skiljer sig även mellan arterna inom respektive grupp. Just nu tilldrar sig snabbväxande asp och poppel intresse som energiråvara och björk-massa passar bra för textilframställning. Man kan förutom bioenergi tänka sig många nya användningsområden för ved och bark från lövträd i form av nya biomaterial och biokemikalier. Lövträd i skog, trädgårdar och parker genererar också andra tjänster till samhället.

Flera av lövträden har sin europeiska nordgräns i Sverige. I ett varmare klimat blir lövträden mer konkurrenskraftiga, och gränsen förutses därför förskjutas norrut. Storskaliga vegetationsförändringar kan studeras med modellering. I rådande klimat omfattar zonen för det tempererade lövskogsområdet sydligaste Götaland. I en studie med temperaturökningar om 3-5 grader visades att denna zon i slutet av detta århundrade, förväntas att ligga som ett band vid nuvarande norrlandsgränsen, d.v.s. mellan zonen för Tempererad bokskog som då täcker hela södra Sverige (mörkgrönt i Figur 1) och Hemiboreal blandskog (grått i Figur 1) som ersatt Boreal barrskog i hela norra Sverige (Hickler m.fl. 2012).



Figur 1. Modellering av den långsiktiga vegetationsfördelningen för åren 2101-2500 med klimatscenario HadCM3 och under förutsättning att klimatet för perioden 2071-2100 blir bestående. Efter Hickler m.fl. (2012)

Zonen för Boreal barrskog kommer endast att finnas kvar på hög höjd i Norrlands inland. Klimatet prognosticeras därmed att vara lämpligt för ädla lövträd som alm, ask och ek i hela Sverige och även för bok med undantag för Norrlands inland. Samtidigt blir klimatet mindre lämpligt för gran i södra Sverige (Bradshaw m.fl. 2000). Klimatförändringen förväntas orsaka stora ekonomiska förluster för skogsbruket i Europa (Hanewinkel m.fl. 2013). Det beräknas att ta flera hundra år innan träden spritt sig till dessa områden under naturliga förhållanden. Lövträdens naturliga spridning är långsam och hindras dessutom av det brukade landskapet (Mátyás 2007). Det skulle behövas aktiv skogsskötsel för att de ska nå de potentiella områdena i takt med att klimatet ändras.

Generellt anses de europeiska skogsträden ha en stor anpassningskapacitet genom sin historia med upprepade istider och ändrade förhållanden (Hamrick 2004, Krèmer 2007) och de flesta arter förekommer i stora och spridda populationer. Flera lövträdsarter som alm, ask och ek är dock drabbade av allvarliga sjukdomar med oklara orsakssammanhang, men sannolikt har klimatet och människans inflytande haft betydelse. När omfattande skador och sjukdomar drabbar trädslag som förekommer i de små populationerna kan arternas långsiktiga utveckling hotas. Den nuvarande skadesituationen understryker ytterligare att osäkerheten om den framtida utvecklingen generellt är mycket stor.

Det finns alltså både kommersiella, naturvårdande och sociala skäl för att se över hur förvaltningen av den svenska

lövträdsresursen skulle kunna genomföras. Även om lövträden har stor utbredning och anpassningskapacitet skulle skogsnäringens och samhällets framtida handlingsfrihet öka om alla lövträd förvaltades så att de kan anpassas till ett förändrat klimat och till nya geografiska områden samtidigt som vissa produktions- och råvaruegenskaper förbättrades. Det skulle förbättra möjligheterna att agera före eller i takt med eventuella framtida förändringar. En ökad andel lövträd i skogarna skulle genom ökad diversifiering ge minskad risk. Ett sådant förvaltningsprogram skulle också bidra till att säkra arternas utbredning och fortbestånd inom nya lämpliga växtområden. I dag finns inget sådant samlat målinriktat förvaltningsprogram för andra lövträd än björk och i viss mån ek.

NUVARANDE FÖRVALTNING OCH FÖRÄDLING AV LÖVTRÄDENS GENRESURS

Enligt Skogsstatistisk årsbok planterades 2,2 miljoner lövträdsplanter förutom 1,3 milj. björk år 2012, varav 37 % hade dokumenterat svenskt ursprung (Skogsstyrelsen 2013a). Frågan om lämpliga inhemska frökällor har utretts i olika sammanhang. År 1995 konstaterade en utredning inom Centrala frö- och plantrådet att kunskapen om proveniensval var begränsad och föreslog därför en prioritering av lokalt material (Hamilton 1995). För detta ändamål gavs en lång rad förslag för att förbättra tillgången på lämpligt skogsodlingsmateriel, t.ex. att identifiera frötäcksbestånd över artens hela utbredningsområde. Sådana frötäcksbestånd är nu en del av Rikslängden och finns redovisade på Skogsstyrelsens hemsida (Skogsstyrelsen 2013b). Systemet med frötäcksbestånd säkerställer dock inte fröförsörjningen på lång sikt. Förhållanden ändras, beståndens skötsel är inte garanterad och det krävs resurser för kontinuerlig uppföljning.

Dessutom finns ett initiativ för att skapa väl definierade och anpassade frökällor av lövträd och buskar i hela landet. Det vänder sig framförallt till plantskolor som levererar material till trädgårdar och parker i urban miljö men även till landsbygden (Lagerström och Eriksson 1996). För 25 inhemska och 26 exotiska träd och buskar tillämpas en eller flera av fem olika metoder för förökning utifrån olika nivåer på förädlingsarbetet. Bland dessa arter ingår även våra lövskogsträd. Mest avancerad är nivå 5 med traditionell förädling som t.ex. genomförs för lönn och fågelbär, nivå 4 omfattar t.ex. plusträdsurval och nivå 3 indelning i förädlingszoner för bästa klimatanpassning. Syftet är att utifrån kommersiella förutsättningar skapa bra odlingsmaterial, men åtgärderna har också stort bevarandevärde. Arbetet som bedrivs vid Alnarp omfattar nu även problematiken

med framtida klimatförändring, framförallt genom testning av exotiska träd och buskar.

En annan aktivitet som också ingår i basarbetet med lövträdens genförvaltning är verksamheten med E-planter. Den utgör en kvalitetsbeteckning för träd och buskar utvalda för svenska förhållanden och omfattar urval, testning och introduktion av växter (<http://www.eplanta.se/>).

Sverige har i en nyligen utarbetad rapport till FAO (Skogsstyrelsen 2012) påtalat behovet av en mer övergripande genförvaltning för att Sverige ska leva upp till internationella åtaganden. Det nuvarande Svenska genresursbevarandet för andra lövträd än björk genomförs av Skogsstyrelsen inom ramen för den Skogliga Genbanken (Black-Samuelsson 2012). Den övergripande strategin är att sköta utvalda befintliga lövskogar som avsatts för naturvård så att lövträdens föryngring gynnas. I samband med att Skogsstyrelsen tecknar nya biotopskydd är planen att utreda om de samtidigt kan fungera som genbevarande för ett eller flera trädslag. Sveaskogs ekoparker är också tänkta att användas för genbevarande. Planen är att utbilda Skogsstyrelsens personal som arbetar med naturvårdsavsättningar och att följa uppbyggnaden av genresurspopulationer genom att årligen utvärdera antal ytor, lokalisering i landet, trädslag, beståndsstorlek och biotop typer som underlag för eventuella kompletteringar.

Skogsstyrelsens arbete med den skogliga genbanken omfattar också fyra av ursprungligen sex väl spridda planterade genresursbestånd av skogsek. Sammanlagt insamlades 513 ekavkommor efter öppen pollinering över hela utbredningsområdet i Sverige (Ackzell 1997).

Sverige medverkar också i olika internationella sammanhang för genbevarande, bl.a. i Nordgen (<http://www.nordgen.org/>), i Euforgen (<http://www.euforgen.org/>) och i projektet EUFGIS, som är ett geografiskt informationssystem för genförvaltningsaktiviteter som uppfyller vissa krav (<http://www.eufgis.org/>). Det finns också ett särskilt nätverk för ädla lövträd.

TIDIGARE FÖRÄDLING OCH GENRESURSFÖRVALTNING

Sedan växtförädlingen av skogsträd inleddes i Sverige i mitten av 1900-talet har det gjorts flera begränsade förädlingsansatser med olika lövträd. Verksamheten har dock inte varit kontinuerlig och har inte resulterat i långsiktiga förädlingsprogram, annat än för björk. Detta förklaras av att skogsbrukets och samhällets intresse för lövträdsförädling har varierat kraftigt över tiden, liksom också tilldelningen av resurser. De ”intermittenta” insatserna har ofta bestått i 1) fenotypiskt

Foto: Björn Svensson, SKOGENbild



urval av plusträd, d.v.s. urval efter att enbart ha studerat eller mätt trädets yttre egenskaper på plats (fenotyp är det enskilda trädets utformning som ett resultat av växtplats och genotyp, som är trädets genetiska förutsättningar) och 2) ympning av plusträden för utplantering i fröplantager för produktion av kommersiellt frö och/eller i klonarkiv för fortsatt korsningsarbete.

Etableringen av en askfröplantage i Snogeholm i Skåne är ett exempel på en sådan insats, som varit av stort värde för bl.a. studie av askens genetiska variation i resistens mot askskottsjuka. Resultaten visar att det finns förutsättningar för att via traditionell urvalsförädling få fram mer motståndskraftig ask (Stener 2013). Det finns fler exempel för andra lövträd där avkommor från plusträd testats i fältförsök med syfte att få fram ännu bättre genetiskt material till andra generationens fröplantager alternativt för genetisk gallring i de ursprungliga fröplantagerna, men sällan för att göra korsningar för fortsatt förädling.

I sammanhanget bör nämnas den kunskapsupbyggnad om lövträd som skett genom en serie studier på plantor av genekologisk karaktär för att kartlägga genetisk variation i tillväxtrytm och tidig tillväxt. De omfattar flertalet av de lövträd vi uppmärksammar (Baliuckas m.fl. 1999, 2000, 2001).

UTREDNINGENS SYFTE OCH UPPLÄGGNING

Mot bakgrund av de ökande förväntningarna på skogsbrukets roll i ett uthålligt samhälle och den stora osäkerheten om skogens framtida utveckling och hälsa är det önskvärt med kontinuitet i förvaltningen av lövträdens genresurs och att inte vara beroende av tillfälliga anslag för avgränsade ändamål. Det finns alltså ett behov av att utreda hur lövträdens genresurs skulle kunna förvaltas mer aktivt än med nuvarande bevarandeprogram för att samhälle och skogsnäring ska stå bättre rustade inför framtiden.

Syftet med den här utredningen är att beskriva några modeller för att långsiktigt och aktivt förvalta lövträdens genresurser samt undersöka på vilket sätt nuvarande



Foto: Björn Svensson, SKOCENbild

förädlingsinsatser och förädlingsmaterial kan vara en grund för sådana program.

Vi inleder med ett avsnitt om mål och medel för genförvaltning och ett om genetisk teori. Därpå följer en närmare beskrivning av två olika modeller för långsiktig genförvaltning med syfte att förbättra lövträdens klimatanpassning och andra trädegenskaper samt för att utvidga deras odlingsområde i takt med klimatförändringen.

I ett andra avsnitt redovisas omfattningen av den nuvarande genetiskt inriktade verksamheten för lövträd i form av antalet utvalda plusträd och deras ursprung samt förekomst i klonarkiv och genetiska fältförsök. Genom att jämföra omfattningen av de material som ett långsiktigt förvaltningsprogram skulle behöva med omfattningen av de nu tillgängliga materialen redovisar vi slutligen behoven av kompletterande material. Vi diskuterar även ett konkret förslag till val av förvaltningsmodell för skogligt viktiga lövträd. Slutligen redovisas en åtgärdsplan för att kunna bevara de nuvarande materialen.

Det finns omfattande litteratur i ämnet genförvaltning. Professor Gösta Eriksson har under lång tid engagerat sig för de ädla lövträdens genförvaltning i Europa (Eriksson 2001). Förutom till denna och de andra löpande refererade artiklarna har vi konsulterat en serie vägledningar för genbevarande och genförvaltning av skogsträd som utarbetats av FAO, Danida Forest Tree Seed Centre (DFSC), senare en del av Forest Landscape Denmark (FLD) och International Plant Genetic Resources Institute (IPGRI) (FAO, FLD, IPGRI. 2004a och 2004b samt FAO, DFSC, IPGRI 2001). Några standardverk i bevarandegenetik och skogsgenetik vi använt är "Introduction to Conservation Genetics" (Frankham m.fl. 2009), "An Introduction to Forest Genetics" (Eriksson m.fl. 2007) och "Forest Genetics" (White m.fl. 2009). Hamrick (2004) har sammanfattat kunskapsläget om skogsträdens möjlighet att anpassa sig till ett förändrat klimat.



MÅL OCH MEDEL VID GENFÖRVALTNING FÖR KLIMATANPASSNING

Man kan tänka sig ett antal olika strategier för att förvalta genresurserna hos Sveriges lövträd för anpassning till ändrat klimat och nya användningsområden utifrån en ökande ambitionsnivå:

1. Beredskap genom övervakande aktiviteter för att tidigt upptäcka problem hos olika lövträd för att kunna vidta åtgärder om genresursen hotas eller förändras på ett oönskat sätt.
2. Genbevarande för att möjliggöra anpassning till klimatförändringen och undvika att artens överlevnad hotas.
3. Assisterad anpassning och migration för att skapa bättre klimatanpassade populationer i nuvarande och nya områden.
4. Kombinationer av dessa metoder.

Det finns dessutom ett antal ytterligare önskemål

som man bör överväga att inkorporera i genresursförvaltningen oavsett dess primära målsättning. Ett exempel är att etablera klimatanpassade frökällor för produktion av kommersiellt frö. Ett annat är att bevara andra arter som är direkt associerade till trädslaget eller till ekosystemet som domineras av trädslaget. För det ändamålet krävs en kontinuitet av skogar i alla åldersklasser och med olika struktur i form av slutenhet etc. (Eriksson m.fl. 2007). Ett genförvaltningsprogram ska också utformas så att det ger underlag för forskning så att det genereras ny kunskap. Eftersom de flesta lövträd har sin huvudsakliga utbredning utanför Sverige bör genförvaltning ske i samverkan med andra länder.

1. Övervakning och höjd beredskap kan bli verkningsfull om den grundas på att tillståndet för de inhemska lövträden kartläggs och följs upp på ett systematiskt sätt. Det ska göra det möjligt att i tid upptäcka och analysera förändringar som inger hot mot eller farhågor för genresursen. Därmed kan åtgärder snabbt vidtas. Ett exempel kan vara Artdatabankens arbete med Rödlistan (SLU, 2013).

2. Genbevarande för att möjliggöra anpassning till klimatförändringen måste vara dynamisk för att säkerställa en succesiv genetisk anpassning. Skötsel av t.ex. reservat bör inte bara fokusera på genetisk diversitet utan också på trädens plasticitet, anpassning och artens migrationsmöjligheter (Lefèvre 2007). Det innebär att förnygring av bestånden, ofta avsatta naturskogar ”in situ”, måste gynnas så att evolutionära processer som genetisk omkombination, naturligt urval, mutationer, en viss genmigration, etc. kan verka utan alltför utdragna förnygringscykler. Det kräver systematisk och aktiv skötsel i nuvarande skogar med inslag av olika lövträdsarter så att deras utbredning och förnygring gynnas. Det kräver också tillräckligt många och stora bestånd/populationer (Eriksson 2001). Det här är Skogsstyrelsens huvudlinje för genförvaltning.

Det finns både synergier och motsättningar i målet med att avsätta lövträdsskogar för både naturvård och genetisk anpassning. Det traditionella naturvårdsmålet för att t.ex. främja biologisk mångfald gynnas av långa generationscykler medan genetisk anpassning till förändrade förhållanden gynnas av korta. Naturvårdsmålet gynnas av olikåldriga och ojämna bestånd medan möjligheterna till selektion för anpassning gynnas av jämna, likåldriga bestånd. För att tillräckligt många träd ska få avkomma är dock många och stora bestånd den enda möjligheten för att bevara riktigt sällsynta genvarianter som inte har någon betydelse i dag men som kan komma att få det i ett evolutionärt (10 000-tals år) perspektiv. Genom sättet på vilket bestånden föryngras och sköts, anpassas också trädslaget till själva skogsskötsel-systemet. Med plantering respektive självföryngring sker således en anpassning till respektive föryngringsmetod. Dessa målsynergier och målkonflikter behöver överbryggas med någon lämplig skötselmetod. Att enbart förlita sig på befintliga skogar ger dock inte någon möjlighet för arternas migration och anpassning till nya geografiska områden. För det krävs plantering av nya bestånd av genresurs-populationen, ”ex situ”.

3. Assisterad anpassning och migration syftar till en snabbare anpassning till förändringar samt förflyttning och anpassning av trädslaget, t.ex. till nordligare områden utanför artens nuvarande utbredning vid en klimatförbättring. Assisterad anpassning görs med större intensitet, genom kortare föryngringscykler än i alternativ 2 ovan. Nya bestånd anläggs inom och norr om nuvarande utbredningsområde, ”ex situ”, samt sköts och föryngras så att arten fortlöpande anpassas till de nya eller successivt ändrade förhållandena. Assisterad anpassning och migration kan genomföras på flera olika sätt och med olika stora resursinsatser.

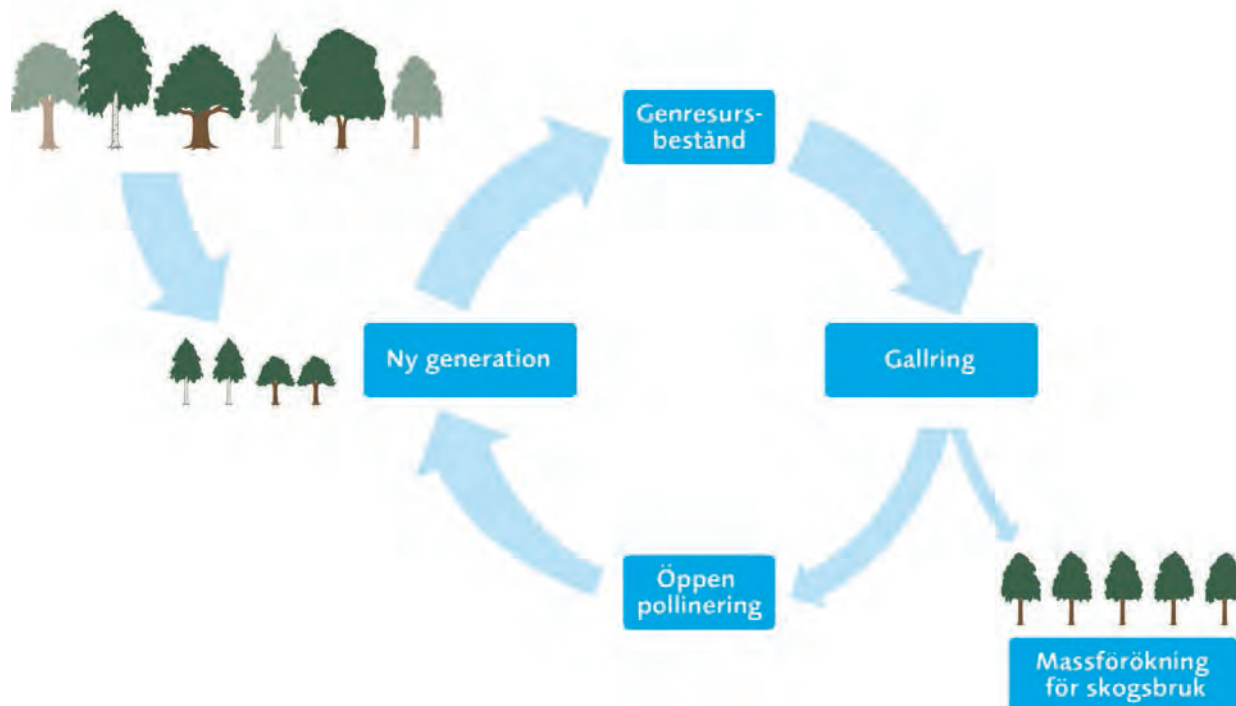
Metoden kan t.ex. tillämpas genom att gallra lämpliga bestånd med syfte att förbättra pollenmolnet och därefter samla frö från de bästa träden. Av fröet odlas plantor som etableras i nya bestånd. Detta upprepas generation efter generation i ett cykliskt förlopp. Med denna typ av aktivt skötta ”genresurspopulationer” kan genbevarande också ske med viss inriktning mot framtida användningar. Utgångsbestånden kan vara naturbestånd eller skogsplanteringar utvalda för att de har känd härkomst, är homogena, är isolerade för främmande pollen eller på annat sätt är administrativt och fysiskt lättillgängliga. Ett exempel på detta är genresursförvaltningen av korrek i Portugal (Varela och Eriksson 1994).

Genresurspopulationerna kan också vara speciella försöksplanteringar med avkomor från tillräckligt många utvalda träd där frö så småningom insamlas. När metoden även omfattar att förbättra olika trädegenskaper kan den ske i form av lågbudgetförädling baserad på öppen pollinering d.v.s. utan full släktskapskontroll och utan korsningsarkiv med ympar från utvalda träd som används till kontrollerade korsningar, vilket ingår i ett konventionellt förädlingsprogram (Lindgren och Wei 2006, figur 2a). Öppen pollinering kan dock kombineras med faderskapsbestämning i efterhand med hjälp av DNA-teknik. (Lambeth m.fl. 2001, El-Kassaby m.fl. 2006, Wang m.fl. 2010).

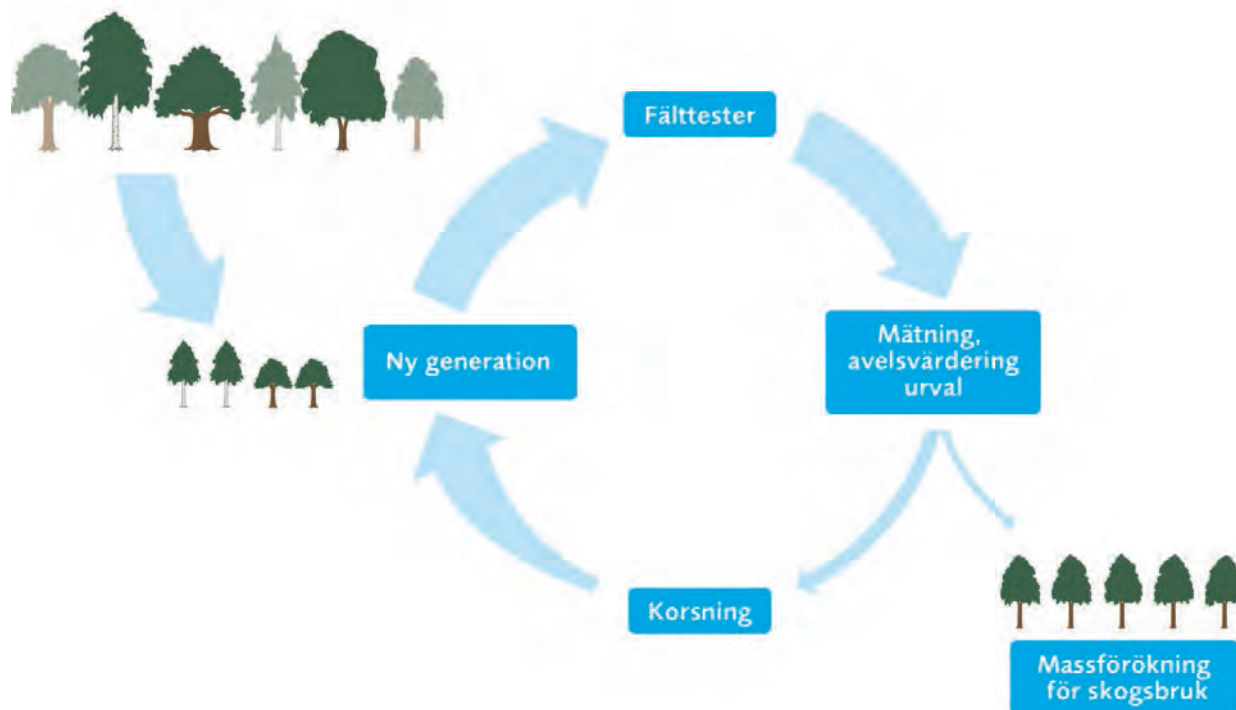
Konventionell växtförädling är det mest effektiva sättet för att både anpassa träden till nya förhållanden och för att förbättra ekonomiskt viktiga trädegenskaper, men det är också den mest resurskrävande förvaltningsmodellen. Principerna för upprepade cykler av testning i fältförsök, genetisk utvärdering, urval och omkombination i nya förädlingsgenerationer, ny testning etc. framgår av figur 2b (Danell 1993a, White m.fl. 2009). De skiljer sig framförallt från enklare förvaltningsmodeller genom att generationsskiftet görs med kontrollerade korsningar i speciella korsningsarkiv med ympar från utvalda träd och genom den systematiska testverksamheten med upprepade fälttester. Detta tillåter en genetisk analys av mätdata så att varje träd kan avelsvärderas, d.v.s. dess genetiska effekt på avkomman kan prognosticeras. Med kontrollerade korsningar håller man reda på alla träds släktskap och på populationernas effektiva storlek. Dessa åtgärder gör att både urval och genbevarande blir effektivare.

4. Kombination av metoderna kan underlätta att förena växtförädling och genbevarande. Ett förädlingsprogram skulle t.ex. kunna göras mer intensivt om det kombinerades med ett program för genbevarande i avsatt naturskog. Ett program med öppen pollinering kan enkelt intensifieras till ett med kontrollerade korsningar och vice versa. Förädlings ursprungligen insamlade populationer i form av avkommeförsök och klonarkiv, ur vilka förädlingspopulationerna valdes, innehåller också ofta en mycket stor genetisk bas som enkelt kan ge ett stort bidrag till genbevarandet (Yanchuk 2001).

(A)



(B)



Figur 2. Principerna för att skapa nya trädgenerationer i förvaltningsmodellerna med öppen pollinering i genresursbestånd (A) respektive konventionell förädling med kontrollerade korsningar och analys av fälttester (B).

GRUNDLÄGGANDE PRINCIPER FÖR "AKTIV" GENFÖRVALTNING

Vår utgångspunkt är att beskriva hur lövträdens genförvaltning skulle kunna ske aktivt för assisterad klimatanpassning och migration i kombination med förädling av viktiga egenskaper och en hög grad av genbevarande. Detta görs antingen i ett extensivt program genom genresursbestånd med öppen pollinering eller i ett mer intensivt program genom konventionell förädling med kontrollerade korsningar enligt samma principer som tillämpas i Sverige för tall, gran, vårtbjörk och contortatall.

I det extensiva programmet skapas nya generationer av "genresurspopulationerna" genom att träden får blomma fritt i ett antal särskilt skötta "genresursbestånd" utan kontroll på identitet och med begränsad reglering av släktskapet. I det mer intensiva programmet skapas nya trädgenerationer med kontrollerade korsningar mellan utvalda föräldrar med bevarad släktskapsidentitet för samtliga träd i särskilt designade fälttester. Målet är i båda fallen att skapa en bas för att genomföra olika åtgärder för anpassning till förändrat klimat etc. och att skapa lämpliga skogsodlingsmaterial.



Foto: Mattias Westerberg, SKOGENbild

FLEXIBELT UPPLÄGG VAD GÄLLER POPULATIONSTORLEK OCH KUNSKAPS- UPPBYGGNAD

Dimensioneringen för de två modellerna diskuteras i relation till att huvuddelen av de aktuella lövträden är förhållandevis vanliga i södra Sverige (inte hotade), att genbevarande planeras i specifikt avsatta naturbestånd (Skogsstyrelsens program) samt att många av de "inhemska" lövträden tillhör en större europeisk population. Det är därmed under överskådlig tid möjligt att utvidga en populations storlek genom att senare inkorporera nya individer.

Vid all form av genbevarande är populationsstorleken fundamental. De här redovisade förvaltningsmodellerna är flexibla med avseende på populationsstorlek genom att de inleds med en stor genetisk bredd fram till första generationsskiftet. Först då fattas det slutliga beslutet om populationernas långsiktiga storlek och struktur genom urvalet av träd och på vilket sätt de förökas för att generera nästa generation. Det innebär att ett program som initialt planerades för öppen pollinering kan omformas till ett med kontrollerade korsningar och vice versa.

Kunskapsläget om genetiken hos svenska lövträdslag är i flera fall bristfällig. Ett genförvaltningsprogram bör därför läggas upp i form av en lärande process och planeras så att de bidrar till ökad kunskap om trädslagets genetiska konstitution och reaktionsmönster. Det sker bäst genom att



Foto: Lars Rytter, Skogforsk

formulera problemen som vetenskapliga hypoteser och utforma verksamheten och försöken på ett sätt som möjliggör vetenskaplig analys.

BEVARANDE GENOM SUCCESSIV ANPASSNING

Principen för genförvaltningsmetoden Multiple Population Breeding System (MPBS) är förmodligen den mest effektiva för att på ett kontrollerat sätt bevara en genresurs genom att träden anpassas till olika förhållanden (Namkoong 1984, Eriksson m.fl. 1993). Det sker genom att trädslagets baspopulation delas upp i ett antal genetiskt slutna delpopulationer som representerar och successivt anpassas till olika klimat eller andra förhållanden. Varje delpopulation är tillräckligt stor för att vara uthållig över tiden.

För Sverige handlar genförvaltningen på en övergripande nivå om anpassning till temperaturklimatet i förhållande till ljusets dygnsrytm. I en nord-sydlig gradient förväntas temperaturen att successivt öka medan ljusklimatet kommer att förbli oförändrat (IPCC 2007). Temperaturökningen förväntas att bli relativt större i norra Sverige än i södra. Klimatförändringen kommer att påverka både temperatur och nederbörd, varvid brist på vatten under sommaren förväntas bli en viktig tillkommande klimatfaktor, framförallt i delar av södra Sverige. I det varmare klimatet förväntas även mer extrema väderepisoder (Nikulín m.fl. 2011). Trots temperaturhöjningen med tidigare vårar som följd, innebär Sveriges nordliga läge att värmeutstrålningen under de långa nätterna tidigt på året, förväntas öka risken för vårfroster (Langvall 2011, Jönsson & Barring 2011). Klimatförändringen förväntas dessutom öka risken för angrepp av insekter (Bale m.fl. 2002, Björkman m.fl. 2011) och skadesvampar (La Porta m.fl. 2008, Sturrock m.fl. 2011).



GENETISK VARIATION, GENBEVARANDE, EVOLUTION OCH VÄXTFÖRÄDLING

Genetisk variation i samband med genförvaltning är inte ett entydigt begrepp. Det kan förstås och beskrivas på olika sätt:

- **"allelrikedom" d.v.s. antalet olika genvarianter som kan identifieras med biokemiska metoder och som anges för individer eller populationer t.ex. andelen gener (loci) med fler än en genvariant, antal och relativ fördelning av genvarianterna för varje gen, andelen gener där de två varianterna är olika (heterozygoti), etc.**
- **kvantitativ variation i mätbara karaktärer beräknad med statistisk analys av varians.**
- **effektiv populationsstorlek som baseras på släktskap inom och mellan individer och populationer.**

Den **genetiska diversiteten** i genpoolen, i termer av frekvenser av genvarianter (alleler), bestämmer potentialen för den kvantitativa genetiska variationen i en population. Den faktiska eller **genotypiska variationen** (ofta bara kallad genetisk variation) bestäms av hur individerna i populationen i realiteten bär denna pool av genvarianter. Den uppmätta genetiska variationen kan tillfälligt under en eller flera generationer vara både större eller mindre än den potentiella. Släktskapet i olika form och dess förändring kan användas som ett mått på både allelrikedomen, den kvantitativa genetiska variationen och dess förändring.

Det är den **kvantitativa genetiska variationen** i trädens egenskaper som ger populationerna potential till evolutionär utveckling genom att möjliggöra anpassning till miljöförändringar. Den **additiva genetiska variansen** uppträder lagbundet och utgör råmaterialet för långsiktigt naturligt eller artificiellt urval. Den additiva variansen beror av den förväntade **heterozygotigraden**, d.v.s. i vad mån de två genvarianterna i en individ är olika. Här finns kopplingen mellan den additiva genetiska variationen och den genetiska diversiteten. Det är dock bara de vanliga genvarianterna som har betydelse för heterozygotigraden. Genom sin låga frekvens är inflytandet av sällsynta genvarianter utan betydelse för den additiva

variansen i ett evolutionärt kort perspektiv. Det är på mycket lång sikt som nya genvarianter ska rekryteras ur poolen av lågfrekventa och sällsynta genvarianter. Inom detta område finns det olika uppfattningar om hur stor population som behövs för att denna rekrytering av nya genvarianter ska vara möjlig. I litteraturen rör man sig i tidsintervaller från några 10-tals till 100 000-tals generationer, och från några 100 till många miljoner år, vilket ger helt olika förutsättningar för diskussionen. Yanchuk (2001) ger en intressant översikt för skogsträd och Eriksson (2001) ger ett närliggande underlag för att dimensionera populationsstorlekar vid förvaltning av de europeiska lövträdens genresurs.

SLUMPFAKTORER, MUTATIONER OCH GENETISK DRIFT

Den genetiska informationen omkombineras vid generationsskiftet och kan förloras av slumpskäl respektive förnyas via mutationer. Geners effekt och kopplingen mellan gener (gener är tillfälligt mer kopplade till varandra, om de är närbelägna på kromosomerna) ändras med tiden. Under naturliga förhållanden sker dessa förändringar i genpoolen oftast långsamt på en evolutionär tidsskala. Genpoolen innehåller vanligen en stor variabilitet av genvarianter, om man ser till antalet, vilket bl.a. är ett resultat av mutationer. En gen är ett komplex av DNA för både kodning av strukturer hos växters byggstenar och signalsubstanser samt för olika typer av reglering av dess funktion. Detta DNA-komplex kan förändras av mutationer på många olika sätt. De flesta mutationer leder till sämre genvarianter (utan funktion) men i sällsynta fall även till bättre genvarianter. En genvariant kan ha positiv effekt under vissa omständigheter och negativ under andra. En förlust av en genvariant kan ibland vara positiv och en neutral eller dålig genvariant kan få positiva effekter i en ny miljö.

Individerna i populationen kan bära skadliga och dödliga genvarianter om den komplementära varianten är funktionell. Skadliga genvarianter får negativ effekt när de hamnar i dubbel uppsättning i en individ (homozygot) och bidrar då till s.k. inavelsdepression. I princip är det bara då som

urvalet kan verka effektivt mot de skadliga eller dåliga genvarianternas spridning. Men sannolikheten att en genvariant som finns i t.ex. frekvens 0,001 ska bli homozygot är endast 0,000001. Det här gör sammantaget att det vanligtvis finns ett stort antal genvarianter, men många är ovanliga och många av dem är inte funktionsdugliga.

Överföringen av gener från generation till generation är en samplingsprocess genom att varje förälder slumpmässigt bidrar med en av sina två genvarianter till en avkomma. Den slumpmässiga förändringen av genfrekvenserna som då uppkommer mellan generationer kallas genetisk drift och storleken på förändringen beror på antalet individer i populationen. Det spelar förhållandevis liten roll om frekvensen vanliga gener förändras med någon procent mellan generationer, men genetisk drift innebär att ovanliga genvarianter, både bra och dåliga, lätt kan förloras vid ett generationsskifte. Det gäller särskilt om det är få individer som får avkomma, d.v.s. att populationsstorleken är liten. I en stor population med 100 000-tals individer sker nästan ingen genetisk drift. I en stor population måste dock en bra genvariant som är mindre vanlig och t.ex. finns i frekvensen 0,001, i princip först "ha tur" i flera generationer för att nå en så hög frekvens (förekomst i tillräckligt många individer) att dess selektiva fördel kan få betydelse för att göra den ännu mer vanlig. För att det ska ske krävs ytterligare många generationer av urval där genvarianten gynnas. Den mätbara genetiska variationen i en population, stor eller liten, upprätthålls av dessa och andra skäl genom att de relativt vanliga genvarianterna bevaras och att selektionen främst får effekt genom att ändra deras frekvenser (Frankham m.fl. 2011, Falconer & Mackay 1996, Eriksson m.fl. 2007).

EFFEKTIV POPULATIONSTORLEK

Om träden i en population är besläktade, d.v.s. de bär på samma genvarianter från sina gemensamma föräldrar, representerar de en mindre del av populationens diversitet än vad deras numerär anger. Det behövs då ännu fler träd för att öka sannolikheten att överföra mindre vanliga genvarianter mellan generationer. Släktskapet kan kvantifieras med olika typer av släktskapskoefficienter som mäter sannolikheten att genvarianter i en individ eller population är lika genom arv, t.ex. att de kommer från en gemensam förfader. Det genomsnittliga släktskapsmåttet för en population kallas på engelska group coancestry och är sannolikheten att två slumpmässigt tagna genvarianter från genpoolen (med återläggning) är lika genom arv. Släktskapet eller dess öknings-takt kan användas för att ge olika typer av mått på den effektiva populationsstorleken. Här kommer vi bl.a. att använda en definition av effektiv populationsstorlek (N_e)

som bygger på hur släktskapet förändras mellan generationer. N_e relaterar till en "idealiserad" population där genetisk drift och släktskap utvecklas under antagande att varje individ har samma chans att bidra till nästa generation, d.v.s. där genbidraget beskrivs av genvariantsamplingsens varians ($N_e\sigma_v$). Det effektiva antalet i den verkliga populationen är det antal som skulle ge upphov till samma variation i genbidrag och samma ökning av släktskap och inavel som i den idealiserade populationen (Falconer & Mackay 1996). Vi kommer också att använda statusnummer (N_s) som ett annat mått på effektivt antal. Det anger den effektiva storleken av en population i ett visst ögonblick i förhållande till utgångspopulationen (Lindgren m.fl. 1996). Statusnummer är det effektiva antalet individer för en population som motsvarar ett verkligt antal med samma genetiska diversitet men utan släktskap och inavel.

MINSTA LIVSKRAFTIGA POPULATIONSTORLEK

Genetisk drift är ett oundvikligt fenomen i en population med begränsad storlek och med tiden ökar oundvikligen släktskapet. Migration mellan populationer motverkar den genetiska driften eftersom delpopulationer sällan är helt isolerade. Om populationsstorleken är tillräckligt stor, balanseras genetisk drift och släktskapsökning av den naturliga selektionen mot skadliga genvarianter och av nya mutationer. Det finns flera kompenserande mekanismer som gör att diversitetsförlust till följd av gemensamma släktingar långt tillbaks i stamtavlan får mindre konsekvenser än förlust genom släktingar i senare generationer.

Franklin (1980) beräknade att balans mellan förlust av kvantitativ genetisk variation och compensation genom mutationer nås vid N_e 500, vilket har blivit ett riktmärke för att bevara en livskraftig population på lång sikt. Om man som Lande (1995) däremot räknar med att endast 10 % av mutationerna är funktionsdugliga skulle N_e behöva vara 5 000. Franklins antagande om hög heritabilitet (0,50), som anger andelen additiv genetisk variation av den fenotypiska variationen, d.v.s. ett mått på urvalssäkerheten, och Lands om lägre mutationsfrekvens har ifrågasatts för adaptiva egenskaper av Franklin och Frankham (1998). Beräknat med mer realistiska heritabiliteter (0,1-0,2) och de båda mutationsfrekvenserna enligt ovan behövs ett N_e i intervallet 560-1250 för att upprätta en livskraftig population. Skattning av den populationsstorlek som kan upprätthålla en balans mellan effekten av genetisk drift och mutationer omfattar dock många osäkerheter. Det är t.ex. svårt att inkorporera effekten av naturligt urval, vilket inte gjorts i de redovisade beräkningarna.



Foto: Lars Rytter, Skogforsk

STYRNING AV GENBIDRAGET MELLAN GENERATIONER

I naturliga populationer skattas ofta N_e till storleksordningen $1/10$ av det verkliga antalet individer N , framförallt på grund av att olika individer har olika reproduktiv förmåga (Frankham m.fl. 2009). För att upprätthålla t.ex. N_e 500 skulle det behövas 5 000 individer i en naturpopulation. Det finns även antaganden om att den effektiva populationsstorleken för skogsträd kan vara större än $1/10$ av det verkliga antalet. Med det effektiva antalet i storleksordningen $1/5$ av det verkliga antalet som Yanchuk (2001) använde behövs 2 500 individer för ett effektivt antal av 500.

I jämförelse med den verkliga eller "idealiserade" populationen kan man med förvaltningsåtgärder i en skött population reglera vilka träd som får bli föräldrar och hur många träd i deras avkomma som i sin tur får bli föräldrar. På så vis kan den effektiva populationsstorleken både bli större eller mindre. I ett program med kontrollerade korsningar kan t.ex. varje träd få bidra med lika många avkommor som i sin tur får bli föräldrar till nästa generation. Detta ger ett balanserat genbidrag mellan generationer. För att uppnå exempelvis en effektiv populationsstorlek om $N_e=500$, behövs 250 individer vid ett sådant balanserat genbidrag istället för 500 individer i det idealiserade fallet eller 2 500-5 000 i verkligheten.

Öppen pollinering kan alltså ge upphov till stora obalanser i genbidraget. Öppen pollinering ger därför en snabbare ökning av släktskapet och en mindre effektiv populationsstorlek än vad som är möjligt vid kontrollerade korsningar. I en förvaltningsmodell med öppen pollinering kan moderbidraget hållas under kontroll och göras lika. Faderbidraget är däremot svårkontrollerat eftersom pollenproduktionen skiljer sig mellan de olika fäderna, vilket leder till varierande reproduktionsframgång. Den effektiva populationsstorleken kan dock ofta bli större än mödraantalet eftersom fäderna och mödrarna oftast är olika individer och fäderna är fler än mödrarna. I fallet där man har kontroll på mödrarna (lika många frön från varje moder) uppskattas att 500 mödrar är tillräckligt för att N_e ska vara minst 500.

Det är alltså lämpligt att arbeta med större antal moderträd i varje generation i förvaltningsprogram vid öppen pollinering för att kompensera för de osäkerheter som det okända och varierande faderbidragen ger. Ett riktmärke kan alltså vara dubbla antalet mödrar vid öppen pollinering än vid kontrollerade korsningar. För en mer noggrann uppskattning av N_e måste pollineringsituationen beaktas för varje trädslag och tänkt program (vind, insekt, kontrollerat, okontrollerat, möjliga stora variationer etc.).



Foto: Lars Göran Stener, Skogforsk

POPULATIONSTORLEK FÖR ATT KOMBINERA GENBEVARANDE OCH FÖRÄDLING

Genom att en individ har dubbel kromosomuppsättning har en effektiv populationsstorlek om 250 och 500 träd plats för 500 respektive 1000 alleler av en gen. Därmed kan populationen i princip ha sällsynta alleler med en frekvens ned till 0,002 respektive 0,001. För att genöverföringen ska ske med hög sannolikhet över många generationer måste dock frekvensen vara högre. De underlag som redovisas här för att bestämma en lämplig total populationsstorlek baseras på beräkningar och erfarenhet för att med en stor sannolikhet långsiktigt bevara genvarianter som för närvarande förekommer i måttligt låg frekvens. Dessa genvarianter tänks kunna komma att få betydelse för trädens anpassning och utveckling av andra viktiga egenskaper än de som är under omedelbar selektion, eller för att skapa nya genkombinationer som är bättre anpassade till nya förhållanden. Med 95 % sannolikhet bevaras alleler med frekvens ned till 0,04 respektive 0,02 i 50 generationer av en population med 250 respektive 500 träd (Gregorius 1980, Danell 1993b, White m.fl. 2009).

Det kan hävdas att de här diskuterade populationsstorlekarna borde vara mycket större om avsikten bara var genbevarande, men också att den skulle kunna vara mycket mindre om syftet enbart var uthållig anpassningsförmåga eller växtförädling. Yanchuk (2001) beräknade vilken populationsstorlek som krävs för att trädfenotyper med olika genfrekvens ska påverkas av selektion. För att det med 95 % sannolikhet ska finnas 20 individer i en population som har en recessiv gen med frekvens 0,01 i dubbel uppsättning, och som därmed kan komma till uttryck och påverkas av selektion, behövs 278 788 träd. Deras fenotypfrekvens är då 0,0001. Med samma trädantal skulle önskemålet om 20 träd med egenskapen kunna uppnås med en dominant genvariant med frekvensen 0,00005. Detta visar att det t.o.m. med stora reservat är svårt att bevara måttligt lågfrekventa recessiva genvarianter så att de kan få betydelse.

Yanchuk beräknade att ca 550 individer, d.v.s. ungefär den populationsnivå som vi föreslagit, med 95 % sannolikhet innehåller 20 individer med dubbel uppsättning av en recessiv genvariant i frekvens 0,22 och 20 individer med en dominant i frekvens 0,025. En förädlingspopulation av den storleken kan bevara enstaka genvarianter i förhållandevis låg frekvens, men de kommer inte till uttryck i särskilt många individer om de inte är dominanta.

Sammanfattningsvis kan sällsynta genvarianter, särskilt de recessiva, endast komma till uttryck i mycket stora naturliga populationer. Men det måste samtidigt ifrågasättas om den

typen av genvarianter har något evolutionärt värde enligt vad som redovisats ovan (Frankham m.fl. 2009).

Beaktar man möjligheten till förädlingsframsteg i några 10-tals generationer är det genvarianterna i intermediär frekvens som bidrar mest till den kvantitativa genetiska variationen (Namkong m.fl. 1988, Eriksson m.fl. 2003, Falconer och Mackay 1996, White m.fl. 2009, Frankham m.fl. 2009). För att bevara dessa kan förädlingspopulationer göras mycket mindre. Halveringstiden för genetisk vinst enligt infinitesimalmodellen (oändligt antal gener, var och en med liten effekt) är $1,4N_e$. Med $N_e = 25$, 50 eller 100 halveras förädlingsvinsten per generation efter 35, 70 och 140 generationer. Även om infinitesimalmodellen överskattar möjligheterna, eftersom den inte beaktar gener med större effekt, bekräftas den teoretiska principen av många selektionsexperiment (Falconer och Mackay 1996). I dessa försök med små förädlingspopulationer är det urvalet och framförallt det ökade släktskapet som minskar den genetiska variationen för de selekterade egenskaperna. På lång sikt är variationsminskningen numeriskt lika med släktskapsökningen. Släktskapsökningen och variationsminskningen i en population med 50 individer för de tre effektiva populationsstorlekarna 25, 50 och 100 är begränsad till 2,0 %, 1,0 % och 0,5 % per generation, förutsatt att släktskapsökningen hålls under kontroll vid urvalet.

STRUKTURERING AV EN GENFÖRVALTNINGS-POPULATION

För en arts långsiktiga utveckling och anpassning krävs förutom att den effektiva populationsstorleken är tillräckligt stor också att den är strukturerad i delpopulationer på ett lämpligt sätt. Uppdelningen av individerna i reproduktivt isolerade delpopulationer gör att bevarandet av mindre vanliga genvarianter effektiviseras (Lacy 1987). Genom uppdelningen blir de lågfrekventa genvarianterna mindre ovanliga i de populationer de hamnar. Därmed minskar risken att mindre vanliga genvarianter förloras genom drift. Släktskapet ökar långsammare sett över den totala populationen och den effektiva populationsstorleken blir större.

Den främsta anledningen till att dela upp populationen i mindre delar enligt MPBS-modellen är att den totala mätbara och användbara genetiska variationen blir större (Namkoong 1984, Eriksson m.fl. 1993, Eriksson m.fl. 2007, Eriksson 2001). Det möjliggörs genom att det naturliga eller artificiella urvalet i de olika populationerna får något olika inriktning beroende på miljön där träden växer och på syftet med det artificiella urvalet. Om delpopulationerna planteras i vitt skilda miljöer förstärks ökningen av variationen. Denna

ökning är, sett över alla populationer, större än den minskning som erhålls genom ökat släktskap i delpopulationerna. Uppdelningen i obesläktade delpopulationer medför också att helt obesläktade plantmaterial alltid kommer att kunna genereras genom att föräldraträd från olika delpopulationer korsas.

Storleken på en delpopulation bestäms av att den ska ha tillräcklig genetisk variation för att på lång sikt bevara populationens anpassningsbarhet och av att eventuella negativa effekter av inavelsökningen till följd av ökat släktskap, s.k. inavelsdepression, ska vara hanterlig. Det är dessutom önskvärt att populationsstorleken tillåter urval av en elit inom populationen för fröproduktion som även de resulterar i skogsbestånd med hög diversitet och låg inavel.

Med 50 individer i en delpopulation som får bli föräldrar i varje generation och med ett balanserat urval i varje familj blir den genetiska driften och inaveln låg (Danell 1993b, Frankham m.fl. 1999, Eriksson m.fl. 2007, White m.fl. 2009). Både förlusten av genetisk varians och inavelsökning blir 0,5 % per generation vid ett helt balanserat urval och 1 % vid urval som inte direkt eftersträvar balans mellan föräldrar. Det kan uttryckas i effektiv populationsstorlek (N_e) för delpopulationerna som då blir 100 vid balanserat och 50 vid obalanserat genbidrag mellan generationer. Inavelsökningar på dessa nivåer motverkas av naturligt urval mot inavelsdepression. Om man utnyttjar öppen pollinering i en sluten population krävs fler föräldraträd i varje generation för att upprätthålla motsvarande effektiv populationsstorlek.

Sammanfattningsvis nås en hållbar kompromiss mellan genbevarande och möjligheten till miljöanpassning, d.v.s. evolutionär potential eller långsiktig växtförädling redan vid måttligt stora populationsstorlekar som struktureras enligt MPBS-modellen.



Foto: Famartin



Foto: Björn Svensson, SKOGENBild

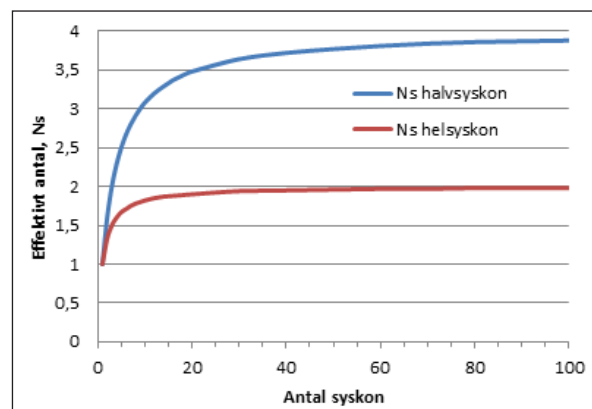
FÖRSLAG TILL POPULATIONSTORLEK FÖR LÖVTRÄD

Utgångspunkten för vårt förslag till populationsstorlek, som nämndes under "Grundläggande principer för aktiv genförvaltning", är att de lövträd som omfattas av utredningen är förhållandevis vanligt förekommande, att de omfattas av genbevarande i avsatta skogar och att de har ett omfattande utbredningsområde utanför landets gränser. Den svenska populationen utgör således bara en del av en större europeisk population där det bedrivs genförvaltande åtgärder även i andra delar av populationen. I de flesta fall är det därmed möjligt att i framtiden föra in nytt genmaterial utifrån. I ett förvaltningsprogram med öppen pollinering inom artens utbredningsområde kommer också en del "vildpollen" att vidga den genetiska basen även vid senare generationsskiften.

Med 250 respektive 500 individer samplas genvarianter med hög sannolikhet och uthålligt mellan generationer ned till frekvens 0,04 och 0,02. Ett lövträd som kan tänkas växa från Skåne till södra Norrland skulle då ha en total population på lång sikt med i storleksordningen 250-500 träd som för sina gener vidare i varje generation. För lövträd med en i Sverige enbart sydlig och framtida begränsad utbredning kan 250 träd vara tillräckligt beroende på situationen inom artens huvudsakliga utbredning i Europa. Ett viktigt lövträd som växer i hela Sverige och med liten naturlig förekomst skulle kunna behöva en population om ca 1000 träd.

I ett program med 250 eller 500 öppet pollinerade moderträd i utgångsläget, och där varje moderträd representeras av 50 avkomor i ett bestånd, blir den effektiva populationsstorleken nästan fyra gånger så stor (Figur 3) som antalet moderträd, d.v.s. 1 000 respektive 2 000 träd. I verkligheten är siffran lägre på grund av ett visst släktskap mellan träden i ett bestånd och att en viss andel av avkommorna kan vara helsyskon. Men även med 250 initialt utvalda moderträd skulle det i framtiden bli möjligt att skapa ett i det närmaste idealt genbevarande med en effektiv popula-

tionsstorlek om 1 000 träd fördelade på 20 populationer med 50 träd i varje (Eriksson m.fl. 2007). Med 250-500 fritt pollinerade moderträd erhålls ett mycket stort urval av gener och genotyper och därmed en stor handlingsfrihet inför nästa generation då populationsstorleken definitivt ska läggas fast. Valet mellan 250 och 500 för södra landsdelen är en fråga om förutsättningar och vilket värde man sätter på framtida handlingsfrihet. Möjligheter till en viss förädling är ett skäl att inte starta med mindre än 500 mödrar. Med vår målsättning är färre än 250 moderträd mindre lämpligt.



Figur 3. Effektivt antal (statusnummer, N_s) för hel- och halvsyskonfamiljer med olika många syskon.

Vårt förslag är alltså att samla in avkomor från ca 500 moderträd och plantera dem i den första omgångens genresursbestånd (modell med öppen pollinering) eller fälttester (modell förädling med kontrollerade korsningar i framtida generationer). Behovet av nytt urval av moderträd beror på omfattningen av tillgängligt material. Genresursbestånden och fälttesterna utformas för att finnas kvar under en hel omloppstid som en bevarandeserv för olika framtida genförvaltningsaktiviteter. Med 500 moderträd i utgångsläget finns då marginal för att bevara en stor effektiv populationsstorlek i programmet med öppen pollinering och för förädling med kontrollerade korsningar finns utrymme för ett initialt urval mellan familjer (moderträd) med bibehållen stor effektiv populationsstorlek.

ANTALET DELPOPULATIONER OCH TÄNKBAR FRAMTIDA POPULATIONSSTRUKTUR

Populationsstorleken och indelningen i delpopulationer ska dimensioneras efter trädslaget och målet med anpassningen inom nuvarande och framtida förhållanden i Sverige. I programmet med öppen pollinering i genresursbestånd måste uppdelningen i delpopulationer ske innan de planteras ut men varje population kan planteras på flera lokaler, vilket kan utnyttjas för att senare modifiera målet med anpassningen. I programmet med kontrollerade korsningar är det först efter mätningar i fälttesterna som materialet delas in i delpopulationer. Resultatet från mätningarna kan då användas som stöd för både dimensionering av antalet delpopulationer och fördelning av träd på delpopulationer.

Som utgångspunkt för populationsstrukturen har vi delat in Sverige i sex områden från söder mot norr, som är två breddgrader breda (Tabell 1). För varje breddgradszon (fotoperiod) finns, beroende på trädslag och tänkt användning, förutom temperaturklimat även andra klimatfaktorer att ta hänsyn till såsom vattentillgång och frostrisk. Breddgradszonerna utgörs av 1) det klimatiskt gynnsamma Skåne, Halland och Blekinge samt skogslandet i södra Småland med kärvare klimat, 2) det klimatiskt milda Östergötland och Västergötland samt det kärvare norra Småland, 3) det mellansvenska området med varmare klimat i de lägre belägna slättbygderna och kärvare i skogsbygderna i norra Svealand samt 4), 5) och 6) med de olika delarna av Norrland där klimatet blir kärvare mot norr och i takt med att höjden över havet ökar mot väster.

Att bestämma antalet delpopulationer innebär en kompromiss mellan å ena sidan önskan om många populationer med god spridning och å andra sidan att varje population ska vara tillräckligt stor för att uthålligt bevara genetisk variation och inte vara alltför utsatt för slumpartade händelser. Om de här redovisade programmen skulle vara de enda i Europa och omfatta genbevarande av en art som bara fanns i Sverige, skulle en önskvärd dimensionering vara ca 20 populationer enligt Eriksson m.fl. (2006).

Det optimala antalet delpopulationer kan beräknas mer i detalj genom att väga de högre genetiska framstegen som uppkommer till följd av en allt större urvalsbas när förädlingszonen görs större mot den genetiska förlust som samtidigt uppkommer genom ökad inoptimalitet i zonens ytterkanter. För tall kom på så vis Lindgren och Ying (2000) fram till att det var lämpligt med 8 tallpopulationer för hela Sverige. Det var inte optimalt att använda plantor från en tallplantage över mer än två breddgrader vid samma altitud, men plantagens kloner kunde rekryteras från ett något vidare område. Eftersom daglängden är mer kritisk ju nordligare läget är och förhållandena där bli mer marginella kan det finnas ett behov av smalare zonindelning längst i norr. Det togs dock ingen hänsyn till detta vid optimeringen. Tall har en jämförelsevis ”smal” anpassning och man kan förmoda att många lövträd går att använda i större områden.

Enligt resonemanget ovan skulle ca 3–4 populationer av lövträd behövas för att täcka miljövariationen inom den södra halvan av Sverige. Vill man beakta flera faktorer än breddgrad och gardera sig mot att förlora populationer kan 5–6 st. vara ett lämpligare minimiantal för halva Sverige.

Tabell 1. Grundläggande klimatförhållanden att beakta i en populationsstruktur för genförvaltning av lövträd. Inom varje breddgradsområde (representerande bl. a. ljusklimat) finns det varma och kalla lokaler främst betingade av maritimitet och höjd över havet samt andra klimatfaktorer att eventuellt beakta.

Population och dess bredgradsanpassning	Latitud	Temperaturklimat		Vattentillgång		Frostrisk	
		Varmt	Kallt	Hög	Låg	Hög	Låg
Norra Norrland	-67	x	x	x	x	x	x
Mellersta Norrland	-65	x	x	x	x	x	x
Södra Norrland	-63	x	x	x	x	x	x
Mellansverige	-61	x	x	x	x	x	x
Norra Småland, Östergötland, Västergötland	-59	x	x	x	x	x	x
Skåne, Halland, Blekinge, Södra Småland	-57	x	x	x	x	x	x

Troligen kan man acceptera en större inoptimalitetsförlust för lövträd, som tas fram för att skapa en framtida potential med kanske mer marginell användning, än för tall som är ett huvudträdsdrag. Om ambitionen anpassas till förväntad betydelse för de olika lövträden kanske ek och bok ska ha fler populationer än andra trädsdrag. Eftersom tanken med de här diskuterade genförvaltningsmodellerna är att de ska vara förutsättningslösa vad gäller framtiden samtidigt som det framöver kan finnas många fler faktorer som behöver beaktas, kan 5-10 populationer vara ett riktmärke.

Med den här föreslagna dimensioneringen med avkommor från 500 moderträd kan 5 populationer om 100 moderträd eller 10 populationer om 50 fördelas över breddgradsintervallet Skåne till södra Norrland och ges olika inriktningsmål vad gäller miljöanpassning och produktionsegenskaper. Med 250 moderträd i utgångsläget kan på motsvarande sätt 5 populationer om 50 moderträd byggas upp.

Vid ett tänkt framtida generationsskifte i ett skött genresursbestånd med 1 000 träd finns 20 träd per familj för 50 ursprungliga moderträd alternativt 10 träd per familj för 100 ursprungliga moderträd. Den effektiva populationsstorleken (N_e) är då teoretiskt maximalt 174 respektive 308. Det motsvarar group coancestry 0,0029 respektive 0,0016, vilket är släktskapsökningen i samplet från skogen under antagandet att släktskapet där var 0. Med 500 träd i beståndet vid generationsskiftet finns det i genomsnitt 10 träd per familj för 50 ursprungliga moderträd och 5 per familj för 100 ursprungliga moderträd. Det motsvarar maximalt N_e 154 respektive 250 med group coancestry 0,0032 och 0,0020. Detta är i båda fallen låga värden för släktskapet.

Vid ett kommande generationsskifte kan man inte räkna med lika genbidrag från alla 500 eller 1 000 träd. I övre delen av Tabell 2 antas att det är totalt 200 träd som verkligen bidrar med sina gener till avkomman. Med 33 moderträd kan man då upprätthålla en effektiv populationsstorlek om 110 och med 100 moderträd nästan den dubbla. Själva släktskapsökningen i kommande generationer är tämligen oberoende av släktskapet i utgångsläget och är således ungefär densamma om man startar med avkommor till 50 eller 100 moderträd (men släktskapsökningarna ska adderas till släktskapet i utgångsläget). Om man vill ha lika låg släktskapsökning i kommande generationer måste beståndet (populationen) skötas så att antalet moderträd och antalet fäder kan öka.

Att öka antalet träd i genresursbestånden utöver 1 000 individer vid tidpunkten för ett generationsskifte, har i teorin liten betydelse för den fortsatta samplingen av de genvarianter som samplades i ursprungsbestånden (Figur 3), eftersom det finns 10-20 avkommor per ursprungsmödrer i beståndet. Det har dock praktisk stor betydelse att det finns tillräckligt många träd som verkligen bidrar till pollineringen, för att upprepade samplings vid varje generationsskifte ska vara effektiva.

Sammanfattningsvis pekar dessa överslagsberäkningar på att det vid öppen pollinering är lämpligt att ett genresursbestånd som startas med avkommor från 50-100 moderträd planteras på 2,5 ha med en stamtäthet på 2 000 st/ha och att det där efter ett antal gallringar återstår ca 400 träd/ha eller totalt 1 000 träd vid generationsskiftet. Dessa bestånd kan bevara en hög diversitet även om de gallras till färre än 200

Tabell 2. Exempel på effektiv populationsstorlek vid olika balans mellan mödrar och fäder beräknad enligt $N_e = 4 \times (\text{Mödrar} \times \text{Fäder}) / (\text{Mödrar} + \text{Fäder})$ (Falconer och Mackay 1996). Observera att fäder och mödrar är genetiskt olika i räkneexemplet medan de kan vara samma i ett verkligt genresursbestånd.

Antal mödrar (effektiva)	Antal fäder (effektiva)	Antal mödrar plus fäder	Effektiv populationsstorlek N_e	Ökning av släktskapet (group coancestry)
33	167	200	110	0,0045
50	150	200	150	0,0033
100	100	200	200	0,0025
33	50	83	80	0,0063
50	50	100	100	0,0050
100	50	150	133	0,0038
33	100	133	100	0,0050
50	100	150	133	0,0038
33	200	233	113	0,0044
50	200	250	160	0,0031
100	200	300	267	0,0019

träd per hektar. Ett alternativ skulle då kunna vara att ha 50 mödrar i den ena och 50 i den andra halvan av genresursbeståndet.

I programmet med kontrollerade korsningar väljs träd till nästa generation från de olika försöksplanteringarna. Det behövs 50 träd per population, varav 25 mödrar och 25 fäder, i varje generation för att upprätthålla populationsstorleken.

URVAL AV UTGÅNGSMATERIALET

Det är viktigt att urvalet täcker in den genetiska variation som finns med beaktande av anpassningens och förädlingens inriktning. Urvalet ska fördelas enligt ekologiska principer med hänsyn till nuvarande geografiska utbredning och i bestånd med önskat ursprung och på lämpliga platser i relation till nuvarande och framtida klimat- och användningsområden. Det kan innebära ett utökat urval i nordliga bestånd och uppsökande av speciella populationer som t.ex. är geografiskt isolerade. Vid urvalet beaktas också att material för många arter även finns tillgängliga söder om Sverige. Alla kända utgångsmaterial både skogsbestånd och försöksplanteringar bör systematiseras. Exempel på lämpliga utgångsmaterial är t.ex. alla frötäcksbestånd med lövträd som registrerats i Rikslängden av Skogsstyrelsen (2013b), nya biotopskydd samt försöksplanteringar med dokumenterat ursprung. Bestånden ska inte ha en historik som gör dem olämpliga, och pollineringsituationen måste beaktas i varje enskilt fall för att bedöma avkommans anpassning och släktskap.

Hur urvalet fördelas mellan bestånd och träd inom bestånd avgörs av kunskapen om trädslagets förökningsbiologi, utbredning och beståndsstruktur. Vindpollinerade träd med pollen som förflyttas långa sträckor förväntas ha en mindre genetisk variation mellan bestånd, medan sällsynta insektspollinerade träd kan ha en tydligare substruktur med större likhet inom bestånd och större skillnad mellan bestånd. Inflytandet av slump respektive lokal anpassning får bedömas på plats. Maximal variation erhålls i extremfallet där samplet fördelas med ett träd per bestånd, men är knappast genetiskt motiverat och inte heller kostnadseffektivt. Genom att välja träd med viss beståndsstruktur, d.v.s. flera träd i samma bestånd, bevaras framtida handlingsfrihet. Med minst två träd per bestånd kan man i den genetiska analysen kartlägga hur den genetiska variationen är fördelad mellan och inom bestånd. En standard skulle kunna vara 10-20 bestånd med 5-10 träd per bestånd till respektive delpopulation. Ett urval av 500 moderträd skulle i så fall innebära att 50-100 bestånd besöks. I verkligheten är dock bestånden ofta små och heterogena och endast ett fåtal träd bär frö. Det behövs ingen noggrann selektion med hög selektionsintensitet vid

urvalet. Det kan handla om en urvalsproportion på 1/10 eller 1/100. Det är viktigare att beståndet är tillräckligt stort och att utvalda träd står minst 100 m från varandra för att minska risken för släktskap.

GENRESURSBESTÅND OCH FÄLTTESTER FÖR URVAL OCH GENERATIONSSKIFTE

Efter urvalet av träd skördas frö och plantor odlas fram för utplantering i fält. I programmet med öppen pollinering anläggs genresursbestånd för framtida pollinering i beståndet och i programmet med korsningar anläggs fälttester för mätning och urval av de träd som senare ska korsas i förädlingsarkiv. Beroende på trädslag tar det sedan olika lång tid (15-50 år) innan träden blommar och en ny generation kan skapas. Tiden till nyurval och regenerering av populationerna beror förutom på artens reproduktionsbiologi också på syftet med genförvaltningen eller förädlingen. En snabb klimatförändring och ett ökat hot mot eller ökat intresse för arten kan leda till önskemål om kortare generationstider. För att skapa maximal handlingsfrihet utformas genresursbestånden och fälttesterna så att de kan bevaras med gallringar under lång tid (100 år) utan att populationerna behöver förnyas. Målsättningen ska vara att kunna genomföra en generationsväxling både efter 20-40 år och långt efter 50 år. På så sätt kan en ny generation planteras i nya genresursbestånd och i nya fälttester samtidigt som hela den ursprungliga stora genetiska diversiteten bevaras i de ursprungliga bestånden och testerna. Om trädslaget förblir lågprioriterat kan bestånd och tester skötas med låg intensitet och åtgärder för förnyring behöver inte vidtas förrän slutavverkning blir aktuell. Om trädslaget skulle prioriteras upp kan strategin ändras från öppen pollinering till kontrollerade korsningar.

För många lövträd är den genetiska kunskapen begränsad och ett genresursbevarande bör åtföljas av att de insamlade materialen planteras på ett försöksmässigt sätt för att möjliggöra statistiskt korrekta analyser av mätdata. De viktigaste frågeställningarna avser hur den genetiska variationen är strukturerad, populationernas klimatanpassning och motståndskraft mot abiotisk och biotisk stress samt respons på variation i viktiga miljögradienter, trädens plasticitet, etc. Det kan behövas olika typer av fältförsök för olika ändamål.

KLONTESTNING

För träd som lätt kan förökas vegetativt, t.ex. asp, kan man tänka sig ett program med klontestning, eftersom det innebär en mer allsidig testning än den som görs med avkommor (fröplantor) och leder till säkrare urval till nästa generation. I avkommorna från varje familj väljs då ett antal plantor som

klonas innan de planteras i fält. Metoden är användbar för kontrollerade korsningar men även för öppen pollinering om mödrarna har känd identitet, d.v.s. att fröet insamlats och odlats trädvis. Vid behov kan faderskapsbestämning göras i efterhand vid fri pollinering.

Datorsimuleringar har visat att urval utifrån klontestning är mycket effektivt. Kloner testas med hög noggrannhet och utan nämnvärd tidsförlust. Kloning medför också att några rameter (klonkopior) kan planteras parallellt med fältförsöken i lämplig miljö för kommande korsningar. Dessutom kan kloner vara en användbar metod vid skogsodling. Klontestning kan försvåras av c-effekter (t.ex. klonbundna förökningseffekter som förväxlas med genetiska effekter), vilket är utforskat för många lövträd.

JÄMFÖRELSE MED NUVARANDE SVENSKA FÖRÄDLINGSPROGRAM

Den föreslagna populationsstorleken för lövträd om ca 500 moderträd kan jämföras med omfattningen av de svenska förädlingsprogrammen i södra Sverige. Från Skåne till södra Norrland (latitud 55,5°-61,5° N) kommer för tall, gran, björk och contortatall 650, 500, 200 respektive 200 träd att föra sina gener vidare i varje generation (Danell 1993a, Stener 2011, Kroon m.fl. 2011). Själva förädlingen sker i slutna delpopulationer med 50 träd i varje och med balanserat genbidrag till nästa generation. De totala populationsstorlekarna för tall och gran i hela landet är ca 1 100-1 200 träd som för sina gener vidare i varje ny generation. Motsvarande siffra för björk är 350 och för contortatall ca 500 träd.

För björk är den nuvarande populationsstorleken påverkad av en viss tveksamhet till att satsa på förädling då björk-skogsbruket främst baseras på naturlig förnygring. Att björk är så vanligt förekommande och lättföryngrad i Sveriges skogar har också varit ett argument för ett mindre behov av evolutionärt påkallat genbevarande. Det gäller även contortatall där den huvudsakliga genresursen finns i Kanada (även om en mycket stor del av genpoolen överförts till Sverige genom avkommeförsök och kommersiella planteringar). För björk och contortatall är också det effektiva antalet betydligt större än vad antalet valda träd enligt ovan antyder, eftersom materialet i de ursprungliga avkommeförsöken också utgör en stor genresurs.



Foto: Erik Viklund Skogforsk



ASSISTERAD ANPASSNING MED GENRESURSBESTÅND OCH ÖPPEN POLLINERING

Ett s.k. genresursbestånd är en planterad delpopulation med avkommor till utvalda moderträd från en viss region där nya generationer genereras genom öppen pollinering och planteras i nya genresursbestånd på nya platser.

Syftet med metoden med genresursbestånd är att den cykliska genetiska anpassningsprocessen genom upprepad urval (figur 2a) ska kunna ske tämligen enkelt med liten administration och arbete. Genom öppen pollinering undviks det omfattande arbetet med kontrollerade korsningar. Lämpligen planteras genresursbestånden i flera upprepningar. Valet av lokal och dess miljö är ett viktigt led i anpassningen. Platserna för plantering väljs för att möjliggöra naturligt urval för klimatanpassning och riktat urval för andra mål, t.ex. förbättrad framtida användning av trädslaget. Lokalen ska också väljas för att minimera bakgrunds-pollinering från omgivande bestånd.

Eftersom bestånd med material från olika delpopulationer måste hållas isolerade från varandra krävs också kompletterande forskningsförsök på andra lokaler med jämförelser mellan populationer eller familjer inom populationer.

För att den effektiva populationsstorleken N_e ska vara densamma som i ett långsiktigt förädlingsprogram med kontrollerade korsningar krävs ett större antal träd (N) i populationen för varje generation. Detta uppnås genom att välja ut fler moderträd och plantera färre avkommor per moderträd än i ett system med kontrollerade korsningar (tabell 2).

URVAL OCH GENERATIONSSKIFTE

Ett stort antal pollenfäder är önskvärt och man vill undvika överrepresentation från några få fäder. Vid urvalet av nya moderträd till nästa generation bör dessa inte stå för nära varandra. Därmed minskar sannolikheten för att moderträden befruktas av samma faderträd och att de inte blir faderträd till något annat moderträd. Genresursbestånden ska skötas så att de före urvalet av nya mödrar gallras varvid ”dåliga fäder” avlägsnas. Genom det större ljusinsläppet gynnas även moderträdens blomning. Den genetiska förbättringen av pollenmolnet sker dock med låg selektionsintensitet eftersom man inte vill glesa ut bestånden alltför mycket. Fröinsamlingen kan däremot ske med högre selektionsintensitet eftersom man kan samla frö på förhållandevis få träd.

I framtiden när det blir dags för urval och generering av avkomma kan man troligen tillämpa olika varianter av faderskapsbestämning. Det medför att fadern kan identifieras med markörgener även vid öppen pollinering. Därmed får man kontroll på släktskapet både bland fäder och mödrar. Även om det är en sannolik framtida möjlighet ska idén inte överexploateras när programmen och försöken dimensioneras.

Vid god frösättning samlas frö på de 50-100 bästa nya moderträden. Lika frömängd från varje träd slås samman till ett fröparti utan kontroll på identitet. Plantor odlas fram och ett nytt genresursbestånd anläggs. Ett långsiktigt avtal (servitut) sluts med skogsägaren om att beståndet sköts efter någon enkel princip med krav på dokumentation och rapportering t.ex. avseende omfattande självföryngring eller behov av hjälpplantering. Avtalet ska innefatta tillstånd att skörda frö både för att regenerera populationen och för kommersiell plantproduktion. Av praktiska skäl måste även tillstånd ges för att fälla fröbärande moderträd.

Totalt kommer ett genresursbestånd med öppen pollinering att utgöras av 5 000 plantor om det initieras med 100 moderträd och 50 avkommor per träd. Det motsvarar en areal på 2,5 ha om 2 000 plantor/ha planteras. Ett sådant bestånd kan gallras från 2 000 till 400 träd per hektar i ett eller flera steg. Då finns det totalt 1 000 träd, d.v.s. i genomsnitt 10 per ursprungligt moderträd. Med 200 träd per ha efter gallringarna, vilket kan behövas för god frösättning hos vissa lövträd, finns det i genomsnitt 5 träd per ursprunglig moder. Med 50 moderträd i utgångsläget behövs 100 avkommor till samma areal. Det totala antalet plantor för en fullständig genresurspopulation om 500 moderträd med 50 avkommor respektive 250 moderträd med 100 avkommor skulle i båda fallen bli 25 000.

Eftersom ett program med öppen pollinering bygger på att populationsstorleken delvis bestäms av pollinerings-situationen i genresursbestånden behövs en fördjupad analys för att få bästa balans mellan antalet mödrar och antalet plantor per utvald moder. Dimensioneringen av areal, antal plantor och beståndstäthet behöver också anpassas till de olika trädslagens biologi. Några trädslag kan växa och sätta frö i tätare bestånd än i exemplet ovan, medan andra behöver glesare förhållanden. Ek har t.ex. med traditionell skötsel inte mer än 50-80 träd per hektar när den är dags att slutavverka, vilket innebär att varje moderträd då representeras av ca ett träd. Frö till nästa generations genresursbestånd är dock tänkt att skördas betydligt tidigare. Om man via gallringar ser till att träden får gott om ljus och utrymme för kronorna att växa borde det gå att få en tillräcklig ollonproduktion vid ca 60 års ålder med ett förband på ca 200 träd per hektar. För att bevara diversiteten även vid mycket glest slutförband kan det dock för ek bli nödvändigt att öka genresursbeståndens areal.

Metodiken för beståndsanläggning måste också anpassas till trädslaget. Vissa trädslag som är frostkänsliga i föryngringsfasen som t.ex. bok, bör föryngras under skärm, speciellt på mer nordliga lokaler. En skärm kan skapas i samband med beståndsavvecklingen. Alternativt planteras en lågskärm.

Vidare kan ek och bok ofta med fördel sås direkt i fält men resultatet kan variera kraftigt, bl.a. beroende på årsmånen. För att minska risken för ojämna föryngringar och för att öka sannolikheten att alla moderträd erhåller avkommor bör man i första hand satsa på att odla fram homogena plantor till genresursbestånden.

INDELNING I DELPOPULATIONER

Uppdelningen i delpopulationer görs enklast på basis av de utvalda trädens geografiska ursprung. Ytterligare information, som t.ex. tillväxtrytm, kan fås från studier av plantorna i plantskolan. Planerar man, förutom att anlägga genresursbestånd, också att anlägga särskilda genetiska fältförsök med kontroll på de enskilda familjernas identitet kan dessa användas för tidiga mätningar på plantorna i plantskolan. Av praktiska skäl går det bara att tillämpa denna tvåstegslösning för trädslag vars frön kan lagras under motsvarande lång tid.

LOKALISERING AV DELPOPULATIONER

Kunskapen om lövträdens anpassning till fotoperiod och klimat är bristfällig, d.v.s. vi vet inte hur långt trädslagen kan förflyttas under nuvarande klimatbetingelser. Det innebär att en population i utgångsläget kan vara lämplig både norr och söder om sin ursprungslokal. Syftet med den assisterade anpassningen och förflyttningen kan innebära att man vill anpassa populationen både till nya förhållanden inom ursprungsområdet och till nordligare områden och att man samtidigt vill anpassa sydligare eller nordligare populationer till detta ursprungsområde. Generellt är det önskvärt att trädslaget utvecklar en så bred anpassning och så stor plasticitet som möjligt.

I modellen med planterade genresursbestånd och öppen pollinering kan anpassning till olika förhållanden uppnås genom att populationen upprepas på lämpliga platser. Av olika anledningar kan etableringen av ett genresursbestånd misslyckas eller beståndet skadas, vilket är ytterligare en anledning till upprepningar. Ett rimligt antal genresursbestånd till varje delpopulation kan vara 3 st. Antal och lokalisering bestäms bl.a. med hänsyn till trädslag, bakgrundspollinering, föryngringssäkerhet, skaderisk och syftet med genförvaltningen.

I figur 4 visas två exempel med 3 respektive 6 delpopulationer om 100 moderträd där var och en upprepas på tre platser om 2,5 ha i nord-sydlig riktning. Med 3 lokaler (upprepningar) per population, 5 000 plantor per lokal och 3 eller 6 populationer (300 eller 600 moderträd) behövs totalt 9 respektive 18 lokaler, 45 000-90 000 plantor motsvarande 22-45 ha. Fördelas träden på 6 respektive 12 delpopula-

tioner, d.v.s. med 50 moderträd per population och samma 50 avkommor/träd och lokal blir totalsiffrorna desamma.

Den totala omfattningen kan förefalla stor men i ett långsiktigt program återkommer åtgärden med långa tidsintervall varför den årliga resursåtgången är liten. Med 500 utvalda moderträd 50 plantor per moderträd och 3 lokaler blir totalsiffran 75 000 plantor. Med 25 eller 50 års generations-tid blir den årliga resursinsatsen för den totala populationen för ett trädslag 3 000 respektive 1 500 plantor per år.

KLONTESTNING

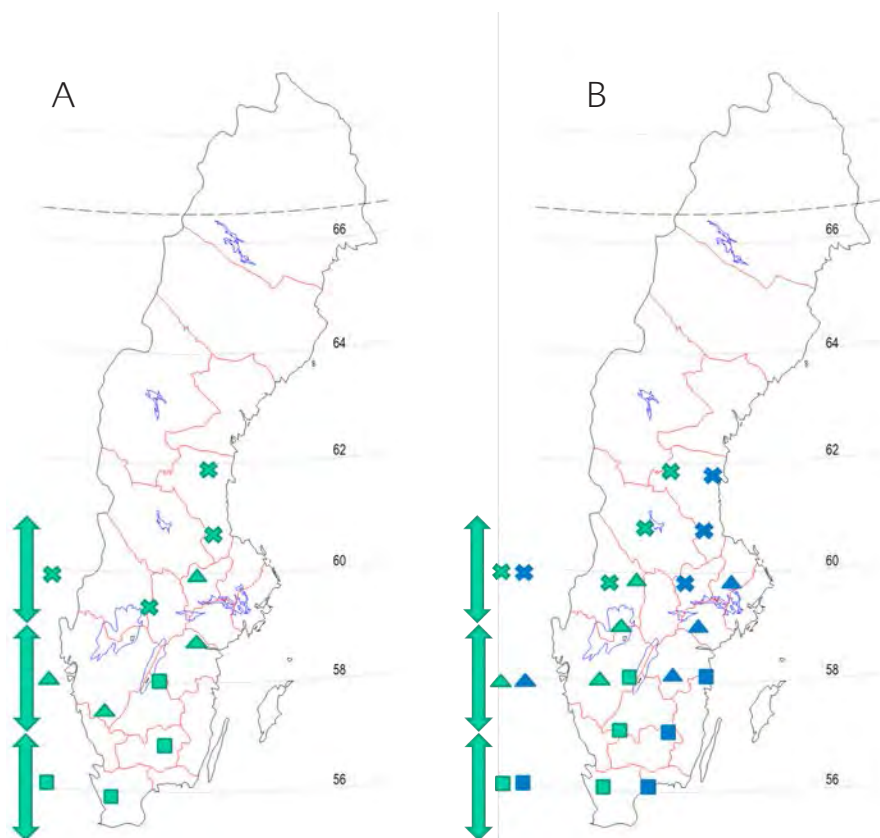
Ett program med klontestning vid öppen pollinering och med samma antal plantor som ovan skulle kunna gå till så här: Från de sammanlagt 500 mödrar som väljs till alla 5-10 delpopulationer, skördas frö och 50 plantor per moderträd odlas fram. Femton plantor väljs ut och förökas vegetativt med 10 kopior (rameter). Från varje moderträd erhålls då 150 plantor, vilket totalt ger 75 000 plantor som fördelas på t.ex. tre lokaler per population. Samtliga plantor identitetsmärks och varje plantas position i det nya genresursbeståndet registreras så att man har kontroll på identiteten. Inom varje familj gallras sedan de sämsta klonerna bort och de allra bäst anpassade klonerna väljs som nya moderträd när frösättningen och pollenproduktionen är tillräcklig. Generationscykeln startar sedan om med ny fröinsamling, ny kloning osv. Urvalet för ökad anpassning sker genom att gallra genetiskt bland pollenproducenterna. Diversiteten värnas genom att inte välja bra pollenproducenter som mödrar, vilket minskar risken för att de blir överrepresenterade.

KOMPLETTERANDE FÄLTFÖRSÖK

För att undvika att moderträden tillhörande olika populationer korsas med varandra planteras genresursbestånden åtskilda för respektive population. Det medför att det behövs särskilda sammankopplande försök för att kunna jämföra utvecklingen av de olika populationerna. Programmet bör därför kompletteras med en särskild försöksserie för genetiska studier där man behåller identiteten på ett mindre antal plantor från varje moderträd, alternativt ett urval av moderträden. De bör planteras i en försöksserie från söder till norr på 5-6 lokaler och skulle kunna lokaliseras till en av de tre upprepningarna av varje genresurspopulation. Om den upprepningen sedan ska användas till fröskörd för etablering av en ny generation avverkas samtliga träd från övriga populationer. Därmed undviker man en genetisk sammanblandning av olika populationer. Om försöksserien ska göras rimligt stor kan den inte dimensioneras för att med hög precision beräkna enskilda avkommefamiljers specifika

Varje breddgradsintervall om 2 breddgrader (gröna pilar) utgör varsin population symboliserade med kvadrat, triangel och kryss. I A har 100 moderträd samlats in för var och en av 3 populationer, totalt 300 moderträd. De planteras på 3 lokaler (upprepningar) med olika miljö, fördelade ca 2 breddgrader norrut (totalt 9 genresursbestånd).

I B har 100 moderträd samlats in för var och en av 6 populationer, tre västliga och tre östliga, totalt 600 moderträd. De planteras på motsvarande sätt på 3 lokaler vardera (totalt 18 genresursbestånd).



Figur 4. Genresursbestånd. Fördelning av 300 respektive 600 moderträd på 3 respektive 6 delpopulationer med 3 upprepningar.

egenskaper, som t.ex. reaktionsnormer för breddgradsflyttning. En realistisk målsättning med designen ska vara att skatta genetiska varianser och korrelationer för att studera hur t.ex. delpopulationer eller andra undergrupper uppträder över miljögradienter.

Ett fullständigt försök med alla familjer på en lokal skulle t.ex. innebära 500 moderträd med 10 plantor per moderträd och lokal, d.v.s. 5 000 plantor per lokal. Med 5 lokaler blir det 25 000 plantor. Lägg dessa försök i ett genresursbestånd av samma art blir det på marginalen ytterligare 4 000 plantor eller totalt 16 000 plantor extra. För trädslag med stor utbredning är det dock inte relevant att alla moderplantor är representerade i samtliga försök. Man kan alltså tänka sig en indelning i testgrupper med en överlappande design på samma sätt som senare beskrivs för modellen med kontrollerade korsningar. Med testgrupper om 100 moderträd och två överlappande testgrupper per lokal med totalt 200 moderträd från andra populationer, skulle testmaterialet bli hälften så stort.

För att jämföra populationerna med varandra kan man alternativt plantera enklare försök, exempelvis utformade som parcellförsök där varje population representeras av 100

träd per parcell med 4 upprepningar och utan identitet på de enskilda slumpvis utvalda familjerna. Med 6 populationer blir den totala försöksstorleken 2 400 plantor per försök, d.v.s. ca en hektar. Om försöken ska upprepas över halva Sverige behövs i storleksordningen 5 försökslokaler, d.v.s. 12 000 plantor.

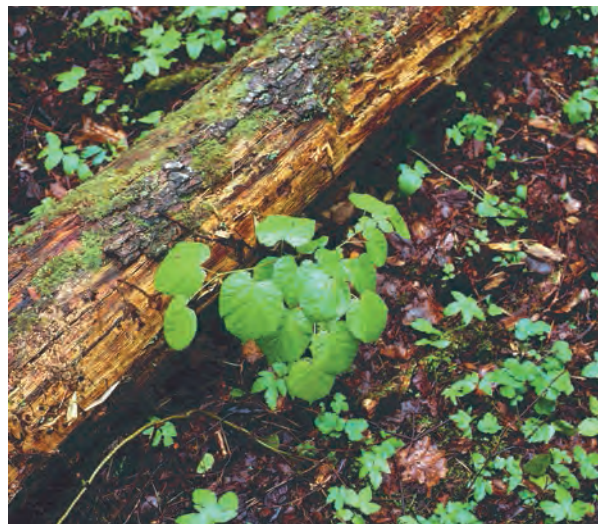


Foto: Bo Göran Backström, SKOGENbild



ASSISTERAD ANPASSNING MED TRADITIONELL FÖRÄDLING OCH KONTROLLERADE KORSNINGAR

Det utmärkande för denna modell är att nya generationer skapas med kontrollerade korsningar mellan utvalda träd i speciella fälttester och att identiteten är känd hos varje träd. Ingen hänsyn behöver här tas till bakgrundspollinering. Förvaltningsmodellen möjliggör att avkommorna från träd i olika delpopulationer kan planteras tillsammans på många lokaler och därmed ge underlag för både beräkning av avelsvärden för att optimera urvalet och för genetisk kartläggning av trädslaget. Utifrån mätningar i fälttesterna väljs bra träd i bra familjer på de olika testlokalerna för att bli föräldrar till nästa generation. Eftersom släktskapet är under kontroll kan man, jämfört med modellen "öppen pollinering", arbeta med färre träd för att uppnå en viss effektiv populationsstorlek. Kontrollerade korsningar kräver oftast att de utvalda träden ympas och planteras i korsningsarkiv.

Modellen möjliggör att man kan välja ut och testa ett överskott av moderträd i utgångsläget för att i senare generationer helt välja bort de "sämsta" (urval mellan moderträd/familjer). Med ett sådant överskott skapas ett selektionsutrymme för att inledningsvis kunna göra större genetiska framsteg i anpassning eller någon annan egenskap. Ett förslag kan vara att samla frö från 100 moderträd per delpopulation och basera det första urvalet på bra träd i avkomman till de 50 bästa av dessa moderträd. En fröplantage skulle kunna etableras med ännu något högre selektionsintensitet genom att välja de 25 bästa av de 100 moderträden. I en delpopulation med balanserat genbidrag där 50 träd korsas i varje generation (25 fäder och 25 mödrar) blir den effektiva populationsstorleken N_e 100. Det ursprungliga urvalets större diversitet bevaras genom att den första omgångens fältförsök behålls.

FÄLTTESTNING

I förädlingsmodellen ska den inledande fälttestningen av moderträden kombinera flera syften. Försöken ska möjliggöra jämförelse mellan de ingående avkommefamiljerna för att de träd som i framtiden väljs inom dessa familjer ska kunna delas upp på delpopulationer. Försöken ska ge kunskap om artens genetiska struktur, d.v.s. hur den genetiska variationen fördelas mellan och inom delar av nuvarande population. Försöken ska också utforska populationernas respons vid förflyttning längs olika miljögradients samt ge information om det finns samspel mellan genotyp och miljö. Detta kan uppnås eftersom alla träd oavsett population kan planteras på samma lokal.

Inriktning och dimensionering av fälttesterna kan göras på många olika sätt. För att optimera klimatanpassningen ska försökslokalerna väljas längs en nordsydlig gradient (fotoperiod) i specifika målinriktade miljöer, t.ex. lokal-klimatiskt varma lokaler i norr för anpassning till ett framtida varmare klimat. Standarddesignen vid försöksutläggningen kan vara faktoriell med faktorerna fotoperiod (breddgrad) och temperaturklimat, vattenförhållande etc.

En möjlighet är att testa avkommor till alla utvalda moderträd på alla lokaler. Det ger den bästa prognosen av de olika moderträdens klimatanpassning men kan vara ett slöseri med resurser. Exempelvis är det inte relevant att sydligt material ingår i de allra nordligaste försöken och vice versa. Med 25 avkommor per moderträd och lokal och 8-10 lokaler för att täcka halva Sverige skulle det behövas 200-250 plantor per moderträd. Med 500 utvalda moderträd behövs således totalt 100 000-125 000 plantor. Ett alternativ är att på basis av latitudursprung dela in materialet i några testgrupper som planteras i en överlappande design i de olika miljöerna från söder till norr (figur 5). Testgrupperna ska vara större än en tänkt population och kan planteras på 4-6 lokaler. Med t.ex. 100 utvalda moderträd per testgrupp, 25 avkommor per moderträd och lokal och 4 lokaler behövs då 100 plantor per utvalt moderträd. Med 500 utvalda moderträd behövs totalt 50 000 plantor och generation. För en generationstid om 25 till 50 år innebär det 1 000-2 000 plantor per år, vilket är lägre än i fallet med öppen pollinering.

Att använda fler plantor än 100 st per familj skulle bli dyrare och endast ge marginellt större selektionsutrymme. Kostnaden innefattar inte bara plantodling utan även etikett-ering och kartering av identiteterna i försöken etc. Istället för att plantera fler än 100 plantor per moderträd kan det vara bättre att sprida dem på fler än 4 lokaler. Man kan också tänka sig kombinationer av dessa alternativ där t.ex. 10 plantor per utvalt träd planteras på lokaler utanför de 4 huvudtestlokalerna. Den optimala fördelningen kan beräknas för varje trädslag.

KLONTESTNING

Vid klontestning produceras färre korsningsplantor som istället klonas. I exemplet med testgrupper är resurstilldelningen per delpopulation 100 plantor för vart och ett av 100 moderträd. I nästa generation med 50 föräldrar behålls samma resurstilldelning, d.v.s. 200 plantor per förälder. Då kan t.ex. 20 plantor väljas som var och en klonas med 10 sticklingar.

Vid den resursnivå som tillämpas för en delpopulation och generation i det svenska granprogrammet används också ca 50 föräldrar men där testas motsvarande 50 kloner med ca 14 kopior per klon. Fördelningen mellan antalet familjer, kloner och rameter beror både på genetiska och ekonomiska förhållanden och måste optimeras från fall till fall.

URVAL OCH KORSNING

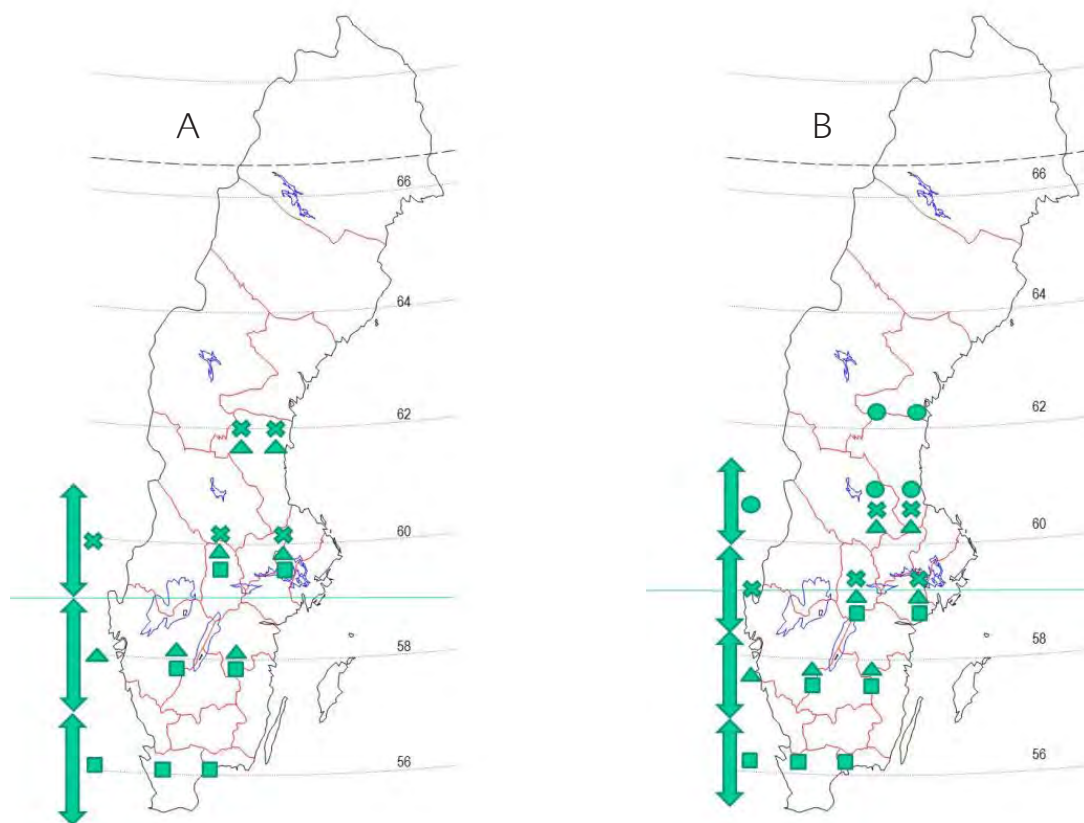
Genom analys av mätdata från fältförsöken skapas underlaget för populationsindelningen, d.v.s. vilka träd som ska korsas och var de nya fälttesterna ska planteras. Testmetodiken ger stor flexibilitet vid urvalet. Man kan t.ex. välja ut de avkommefamiljer som visat sig i genomsnitt bäst på alla lokaler av en viss typ, t.ex. de nordligaste eller mildaste och sedan välja träd i dessa familjer. Ett sådant urval är baserat på god anpassning till olika miljöer (de familjer som varit bäst i genomsnitt för alla lokaler är de mest anpassningsbara).

Av praktiska skäl går det emellertid sällan att korsa träd i fältförsöken, utan de behöver först ympas och planteras i speciella korsningsarkiv. Detta är ett omfattande arbete och det tar lång tid att genomföra ett korsningsprogram. Hur korsningarna ska genomföras för de utvalda träden måste utredas art för art. Genom genetisk gallring i avkommeförsöken kan de omformas till genresursbestånd med öppen pollinering. Ett resurskrävande genförvaltningsprogram planerat för kontrollerade korsningar kan alltså med enkla medel extensifieras.

KOMBINATION AV FÖRVALTNINGS-MODELLERNA

Om man startar genresursbestånden eller en del av dem med identitetsmärkta plantor vars position i försöket kartläggs kan bestånden mätas och analyseras som ett genetiskt fältförsök. Då behövs inga kompletterande forskningsförsök, men en viss mängd gemensamt material måste finnas i varje genresursbestånd som kopplar samman data vid analysen. Urval kan ske med släktskapskontroll mellan och inom familjer. Det kan ge ett säkert stöd för gallring inför den öppna pollineringen och för urvalet av de träd på vilka den nya generationens frö ska samlas in. Detta alternativ underlättar ett eventuellt byte av förvaltningsmodell, och ger därmed en större framtida handlingsfrihet, vilket kan vara motiverat för de ekonomiskt mest betydelsefulla trädslagen såsom ek och bok.

Om man etablerar genresursbestånd enligt huvudalternativet, d.v.s. utan att identitetsmärka plantorna, har man ändå möjlighet att byta modell till kontrollerade korsningar. I det fallet får man dock ingen familjeinformation för urvalet utan det grundas helt på fenotypdata. För att undvika att syskon väljs eller korsas med varandra kommer man i framtiden sannolikt att kunna använda DNA-analys.



Figur 5. Förädlingsprogrammets överlappande fältförsök från söder mot norr med materialet indelat i 3 respektive 4 testgrupper (symboliserade av kvadrat, triangel, kors och cirkel) för fälttestning som underlag för att skapa framtida delpopulationer med olika anpassningsmål. I exemplet med 3 testgrupper (A) är det 2 breddgrader mellan försök och totalt 8 försök var och en med material från 1-3 testgrupper. I exemplet med 4 testgrupper (B) är det 1,5 breddgrader mellan försök och totalt 10 försök, var och en med material från 1-3 testgrupper. Varje testgrupp planteras i dessa exempel på 4 eller 6 lokaler.





Foto: Franz Xaver

TILLGÄNGLIGA FÖRÄDLINGSMATERIAL, TABELLER OCH KARTOR

Här redovisas först en lista med alla 26 svenska samt 7 ursprungligen utländska lövträd varav några har naturaliserats (tabell 3). I den här utredningen har vi begränsat diskussionen om genförvaltning till i första hand skogsbildande trädslag och snabbväxande träd som kan planteras i bestånd (markerade i kolumnen "Skoglig betydelse" i tabellen). De förväntas förekomma i förhållandevis stor omfattning och ha ett kommersiellt värde för skogsnäringen i framtiden.

Av de utvalda lövträden är ask och alm klassade som "sårbara" i den svenska rödlistan (SLU, 2013). Asken är utsatt för ett omfattande angrepp av askskottsjukan och almen skadas av almsjuka, en svampsjukdom som sprids med almsplintborren. Övriga trädslag bedöms främst ha ett värde för naturvård och hortikultur, men förvaltningsmetoderna är dock tillämpbara även för dessa.

Av listans 33 trädslag har 17 trädslag, varav 13 inhemska och 4 utländska (rödal, rödek, sykomorlön och poppel),

således bedömts ha en framtida skoglig betydelse. Förädlingsmaterial i någon form finns för alla dessa 17 trädslag utom för alm och sykomorlön. För 12 inhemska lövträd och tre utländska (rödek, rödal och poppel) finns utvalda plusträd, varav 9 trädslag finns i klonarkiv, 9 finns i fältförsök och 10 i fröplantager, där de för glasbjörk och rödek är under anläggning (tabell 4). För dessa arter redovisas en mer detaljerad information om klonarkiv, fältförsök och fröplantager i tabellerna 5-7.

Plusträdens ursprung tillsammans med klonarkivens, fältförsökens och fröplantagernas lokalisering har markerats på kartor med trädslagens utbredning i figur 6. För att komplettera bilden av de prioriterade trädslagen redovisas gräalens och skogsalmens utbredning även om det hittills endast gjorts marginella förädlingsinsatser för dem. I tabell 8 anges bl.a. den för varje art föreslagna förvaltningsmodellen och antalet delpopulationer. I tabell 9 redovisas de nuvarande utvalda trädens fördelning på breddgrad i landet tillsammans med ett förslag till ett kompletterande nyurval med sikte på att i utgångsläget ha avkommor från ca 500 moderträd för varje trädslag.

Tabell 3. De inhemska lövträden samt några naturaliserade eller skogligt intressanta utländska lövträd i Sverige. Skogsbildande eller snabbväxande trädslag som kan utgöra en dominerande del av ett bestånd har markerats i kolumnen "Skoglig betydelse".

Släkte	Trädslag	Utländsk	Plusträd	Skoglig betydelse	Pollinering	Fröspridning	Fröspridningsförmåga	Naturlig förökning	Lättförokad via sticklingar	Rödlistan
Al	Gråal	<i>Alnus incana</i>	X	X	Vind	Vatten, vind	Mycket god	Frö, rotskott		
	Klibbal	<i>Alnus glutinosa</i>	X	X	Vind	Vatten, vind	Mycket god	Frö, stubbskott		
	Rödal	<i>Alnus rubra</i>	X	Potentiell	Vind	Vatten, vind	Mycket god	Frö, (stubbskott)		
Alm	Alm	<i>Ulmus glabra</i>		X	Vind	Vind	God	Frö, (stubbskott)		Sårbar
	Lundalm	<i>Ulmus minor</i>								
	Vresalm	<i>Ulmus laevis</i>								
Ask	Ask	<i>Fraxinus excelsior</i>	X	X	Vind	Vind	God	Frö, (stubbskott)		Sårbar
Avenbok	Avenbok	<i>Carpinus betulus</i>								
Björk	Glasbjörk	<i>Betula pubescens</i>	X	X	Vind	Vind	Mycket god	Frö, (stubbskott)	X	
	Vårtbjörk	<i>Betula pendula</i>	X	X	Vind	Vind	Mycket god	Frö, (stubbskott)	X	
Bok	Bok	<i>Fagus sylvatica</i>	X	X	Vind	Fåglar	Begränsad	Frö		
Ek	Bergek	<i>Quercus petraea</i>	X	X	Vind	Djur	Begränsad	Frö, (stubbskott)		
	Skogsek	<i>Quercus robur</i>	X	X	Vind	Djur	Begränsad	Frö, (stubbskott)		
	Rödek	<i>Quercus rubra</i>	X	Potentiell	Vind	Djur	Begränsad	Frö, (stubbskott)		
	Hassel	<i>Corylus avellana</i>				Djur	Begränsad			
Hästkastanj	Hästkastanj	<i>Aesculus hippocastanum</i>					Svag			
Lind	Bohuslind	<i>Tilia platyphyllos</i>								Akut hotad
	Parklind	<i>Tilia x vulgaris</i>								
	Skogslind	<i>Tilia cordata</i>	X	X	Insekt	Vind	God	Frö, rotskott		
Lönn	Naverlönn	<i>Acer campestre</i>								Akut hotad
	Skogslönn	<i>Acer platanoides</i>	X	X	Insekt	Vind	God	Frö		
	Sykomorlönn	<i>Acer pseudoplatanus</i>		Potentiell	Insekt	Vind	God	Frö		
Poppel	Asp	<i>Populus tremula</i>	X	X	Vind	Vind	Begränsad	(Frö), rotskott	X	
	Poppel	<i>Populus spp.</i>	X	X	Vind	Vind	Begränsad	(Frö), stubbskott	X	
Prunus	Fågelbär	<i>Prunus avium</i>	X	X	Insekt	Fåglar	God	Frö, rotskott		
	Hagg	<i>Prunus padus</i>								
Sorbus	Oxel	<i>Sorbus intermedia</i>								
	Rönn	<i>Sorbus aucuparia</i>	X							
	Vitoxel	<i>Sorbus aria</i>								
Sälg	Vitpil	<i>Salix alba</i>								
	Knäckepil	<i>Salix fragilis</i>								
	Sälg	<i>Salix caprea</i>								
Vildapel	Vildapel	<i>Malus sylvestris</i>								

Tabell 4. Antal utvalda plusträd av lövträd och deras förekomst i klonarkiv, genetiska fältförsök och fröplantager.

Släkte	Trädslag	Antal plusträd	Antal klonarkiv	Antal plusträd i klonarkiv	Antal fältförsök	Antal fröplantager
Al	<i>Alnus glutinosa</i> ¹⁾	161	1	69	6	2
	<i>Alnus incana</i>	10	1	10		
	<i>Alnus rubra</i>	10			1	
Ask	<i>Fraxinus exelcior</i>	107				1
Björk	<i>Betula pubescens</i>	131	1	55	7	1
	<i>Betula pendula</i>	1380	2	673	50	3
Bok	<i>Fagus sylvatica</i>	60			4	2
Ek	<i>Quercus petraea</i>	62				
	<i>Quercus robur</i> ²⁾	156			4	3
	<i>Quercus robur, SKS</i> ³⁾	513			6	
	<i>Quercus rubra</i>	70				1
Fågelbär	<i>Prunus avium</i>	106			2	1
Lind	<i>Tilia cordata</i>	107	1	105		1
Lönn	<i>Acer platanoides</i>	104	1	101		1
Poppel	<i>Populus tremula</i> ²⁾	42	2	38		
	<i>Populus tremula, UPSC</i> ⁴⁾	539			3	
	<i>Populus spp.</i> ⁵⁾	168	2	140	17	
Rönn	<i>Sorbus aucuparia</i>	99	1	97		

¹⁾ Varav 86 litauiska plusträd²⁾ Skogsforsks insamling³⁾ Skogsstyrelsens insamling och försök⁴⁾ UPSCs insamling⁵⁾ Tillkommer försök anlagda av SweTree Technologies, Umeå

Tabell 5. Klonarkiv med lövträd.

Släkte	Trädslag	Namn	Planterat år	Län	Lat °	Long °	Höj m	Areal ha	Antal plusträd	Max ant kopior per plusträd
Al	<i>Alnus glutinosa</i>	Ekebo, Svalöv	1994	Skåne	55,95	13,12	80	0,1	69	3
	<i>Alnus incana</i>	Ekebo, Svalöv	1994	Skåne	55,95	13,12	80	0,1	10	3
Björk	<i>Betula pubescens</i>	Ekebo, Svalöv	1993	Skåne	55,95	13,12	80	0,3	55	3
	<i>Betula pendula</i>	Ekebo, Svalöv	1993	Skåne	55,95	13,12	80	0,6	551	3
	<i>Betula pendula</i>	Sävar, Umeå	2002	Västerbotten	63,89	20,55	10	0,3	122	3
Lind	<i>Tilia cordata</i>	Ekebo, Svalöv	1994	Skåne	55,95	13,12	80	0,3	105	3
Lönn	<i>Acer platanoides</i>	Ekebo, Svalöv	1994	Skåne	55,95	13,12	80	0,3	101	3
Rönn	<i>Sorbus aucuparia</i>	Ekebo, Svalöv	1994	Skåne	55,95	13,12	80	0,3	97	3
Poppel	<i>Populus tremula</i>	Remningstorp	1993	Skaraborg	58,47	13,60	125	0,3	26	5
	<i>Populus tremula</i>	Ekebo, Svalöv	1990	Skåne	55,95	13,12	80	0,1	12	3
	<i>Populus spp.</i>	Ekebo	2008	Skåne	55,95	13,12	80	0,3	80	10
	<i>Populus spp.</i>	Sävar	1990	Västerbotten	63,90	20,55	10	1,0	60	39

Tabell 6. Genetiska fältförsök med lövträd samt det effektiva antalet individer för urval. (Vid beräkningarna av effektivt antal, *Ns*, antogs att olika halvsyskonfamiljer insamlade i bestånd sinsemellan är obesläktade och att helsyskon i kontrollerade korsningar också är obesläktade. Vid polycross (PC) bestod pollenmixen av 5 fäder från ett klonarkiv. Vid insamling efter öppen pollinering (OP) i fröplantager antogs att hälften av pollenet var externt och hälften var från plantagens kloner).

Släkte	Trädslag	Försöksnr	Namn	Planterat år	Län	Lat °	Long °	Höj m	Areal ha	Syfte	Antal testade sorter	Max upprep per sort	Materialtyp	Effektivt ant. <i>Ns</i>
Al	<i>Alnus glutinosa</i>	S21F9151204	Trolleholm, Eslöv	1991	Skåne	55,93	13,36	95	0,1	Avk. prövn. plusträd	18	16	OP Fröplig	50
	<i>Alnus glutinosa</i>	S21F9851301	Yxkullund, Ljungby	1998	Kronoberg	56,98	14,08	165	1,2	Avk. prövn. plusträd	153	15	OP Bestånd	536
	<i>Alnus glutinosa</i>	S21F9851302	Striberg, Nora	1998	Örebro	59,53	14,94	175	0,7	Avk. prövn. plusträd	142	12	OP Bestånd	426
	<i>Alnus glutinosa</i>	S21F9851303	Brunsborg	1998	Värmland	59,61	13,04	80	0,6	Avk. prövn. plusträd	127	12	OP Bestånd	381
	<i>Alnus glutinosa</i>	S21F0051342	Hajom, Mark	2000	Älvsborg	57,48	12,55	105	0,1	Avk. prövn. plusträd	19	15	OP Bestånd	67
	<i>Alnus glutinosa</i>	S21F0051343	Brunsborg	2000	Värmland	59,37	12,59	80	0,1	Avk. prövn. plusträd	19	15	OP Bestånd	67
	<i>Alnus rubra</i>	S21F8851116	Ekebo, Svalöv	1988	Skåne	55,95	13,11	80	0,1	Odlingstest	10	25	OP Bestånd	35
	<i>Betula pubescens</i>	S21F0331364	Åsmundstryd, Nybro	2003	Kalmar	56,84	16,02	80	0,5	Avk. prövn. plusträd	42	15	OP Klonarkiv	100
Björk	<i>Betula pubescens</i>	S21F0331365	Åsmundstryd, Nybro	2003	Kalmar	56,84	16,02	80	0,1	Avk. prövn. plusträd	18	15	PC Klonarkiv	18
	<i>Betula pubescens</i>	S23F9130520	Burträsk	1991	Västerbotten	64,55	20,60	80	2,6	Avk. prövn. plusträd	57	14	OP Bestånd	171
	<i>Betula pubescens</i>	S23F9230533	Avan	1992	Norrbotten	65,70	21,77	5	3,5	Avk. prövn. plusträd	54	28	OP Bestånd	189
	<i>Betula pubescens</i>	S23F9530606	Östana	1995	Stockholm	59,57	18,59	15	1,4	Avk. prövn. plusträd	13	15	OP Bestånd	39
	<i>Betula pubescens</i>	S23F9530607	Ålbrunna	1995	Stockholm	59,50	17,53	15	0,2	Avk. prövn. plusträd	13	7	OP Bestånd	33
	<i>Betula pubescens</i>	S23F9530608	Bonäs	1995	Kopparberg	61,08	14,50	170	1,6	Avk. prövn. plusträd	13	15	OP Bestånd	39
	<i>Betula pendula</i> ¹⁾													5500
Bok	<i>Fagus sylvatica</i>	S21F9871311	Trolleholm, Eslöv	1998	Skåne	55,93	13,32	100	1,0	Avk. prövn. av pltg	32	4	OP Fröplig	96
	<i>Fagus sylvatica</i>	S21F9871312	Skogsgård, Svalöv	1998	Skåne	55,95	13,12	80	0,8	Avk. prövn. av pltg	30	4	OP Fröplig	90
	<i>Fagus sylvatica</i>	S21F9571256	Rånna, Skövde	1995	Skaraborg	58,45	13,83	85	1,4	Proveniensförsök	36	3	OP Bestånd	5400
	<i>Fagus sylvatica</i>	S21F9871313	Trolleholm, Eslöv	1998	Skåne	55,93	13,32	100	0,8	Proveniensförsök	33	3	OP Bestånd	4851
Ek	<i>Quercus robur</i>	S21F9591252	Järpås, Lidköping	1995	Skaraborg	58,40	12,98	65	0,9	Avk. prövn. av pltg	38	3	OP Fröplig	114
	<i>Quercus robur</i>	S21F9591259	Trolleholm, Eslöv	1995	Skåne	55,91	13,28	90	0,6	Avk. prövn. av pltg	18	5	OP Fröplig	54
	<i>Quercus robur</i>	S21F0391371	Trolleholm, Eslöv	2003	Skåne	55,93	13,30	105	4,0	Avk. prövn. plusträd	45	6	OP Bestånd	180
	<i>Quercus robur</i>	S21Y0891402	Tönnersjöheden	2008	Halland	56,70	13,11	100	1,8	Klonförsök / arkiv	50	10	Klon (ymp) Bestånd	50
	<i>Quercus robur</i> ²⁾	929011	Bellinga	1995	Skåne	55,52	13,68	95	2,7	Genbanksyta, SKS	234	4	OP Bestånd	936
	<i>Quercus robur</i> ²⁾	909012	Skottorp (avvecklat)	1995	Halland	56,44	13,00	15	2,8	Genbanksyta, SKS	234	4	OP Bestånd	936
	<i>Quercus robur</i> ²⁾	929031	Tännö	1995	Jönköping	57,09	14,03	150	1,8	Genbanksyta, SKS	140	4	OP Bestånd	560
	<i>Quercus robur</i> ²⁾	929032	Berga (avvecklat)	1995	Kalmar	57,16	16,07	65	1,8	Genbanksyta, SKS	140	4	OP Bestånd	560
	<i>Quercus robur</i> ²⁾	929051	Askeby	1995	Östergötland	58,39	15,88	65	2,0	Genbanksyta, SKS	139	4	OP Bestånd	556
	<i>Quercus robur</i> ²⁾	929052	Vibyholm	1995	Södermanland	58,96	16,83	40	2,0	Genbanksyta, SKS	139	4	OP Bestånd	556
Fågelbär	<i>Prunus avium</i>	S21F0461372	Björnstorp, Dalby	2004	Skåne	55,62	13,42	85	0,8	Avk. prövn. av pltg	97	10	OP Fröplig	218
	<i>Prunus avium</i>	S21F0461373	Omberg, Ödeshög	2004	Östergötland	58,34	14,67	225	0,8	Avk. prövn. av pltg	90	10	OP Fröplig	203

Tabell 6. Fortsättning

Släkte	Trädslag	Försöksnr	Namn	Planterat år	Län	Lat °	Long °	Höj m	Areal ha	Syfte	Antal testade sorter	Max upprep per sort	Materialtyp	Effektivt ant. Ns
Poppel	<i>Populus tremula</i> ³⁾	S21S0441378	Källtorp, Svalöv	2004	Skåne	55,94	13,11	75	0,3	Klontest	115	4	Klon (stickl.) Bestånd	115
	<i>Populus tremula</i> ³⁾	S23S0440686	Sävar	2004	Västerbotten	63,88	20,55	10	0,2	Klontest	116	4	Klon (stickl.) Bestånd	116
	<i>Populus tremula</i> ³⁾	S23S0940745	Sävar	2009	Västerbotten	63,89	20,55	10	0,7	Klontest	433	6	Klon (stickl.) Bestånd	433
	<i>Populus tremula</i> ³⁾	S23F1040756	Sävar	2010	Västerbotten	63,89	20,55	10	0,3	Avkommeprövning	1081	1	Kontrollerade korsningar	1081
	<i>Populus spp.</i> ⁴⁾	S21S1041414	Häckeberga	2010	Skåne	55,56	13,38	120	1,0	Klontest	62	10	Klon, Europa, N. Am.	62
	<i>Populus spp</i>	S21S1041415	Matteröd	2010	Skåne	56,11	13,62	114	1,0	Klontest	62	10	Klon, Europa, N. Am.	62
	<i>Populus spp</i>	S21S1041416	Remningstorp	2010	Skaraborg	58,26	13,37	133	1,0	Klontest	27	10	Klon, Europa, N. Am.	27
	<i>Populus spp</i>	S21S1041417	Toftaholm	2010	Kronoberg	56,99	14,05	162	1,0	Klontest	27	10	Klon, Europa, N. Am.	27
	<i>Populus spp</i>	S21S1041418	Karön	2010	Jonköping	60,17	18,22	25	1,0	Klontest	23	10	Klon, Europa, N. Am.	23
	<i>Populus spp</i>	S21S1041419	Harg	2010	Jonköping	60,09	18,25	20	1,0	Klontest	23	10	Klon, Europa, N. Am.	23
	<i>Populus spp</i>	S21S846A1	Ekebo, Svalöv	1984	Skåne	55,95	13,11	80	0,1	Klontest	9	2	Klon, Europa, N. Am.	9
	<i>Populus spp</i>	S21S9141200	Jordkull, Svalöv	1991	Skåne	55,98	13,03	80	0,9	Artproduktionsförsök	5	1	Klon, Europa, N. Am.	5
	<i>Populus spp</i>	S21S9161203	Ättersta, Vingåker	1991	Södermanland	59,14	15,95	60	0,2	Klontest	90	5	Klon, Europa, N. Am.	90
	<i>Populus spp</i>	S22F9360233	Bulstofta, Svalöv	1993	Skåne	55,98	13,01	85	3,1	Artproduktionsförsök	8	3	Klon, Europa, N. Am.	8
	<i>Populus spp</i>	S23F9260531	Svartberget	1992	Västerbotten	64,27	19,80	300	3,5	Artproduktionsförsök	12	3	Klon, Europa, N. Am.	12
	<i>Populus spp</i>	S23F9360548	Spöland	1993	Västerbotten	63,93	19,87	80	3,9	Artproduktionsförsök	10	2	Klon, Europa, N. Am.	10
	<i>Populus spp</i>	S23F9360549	Sävar	1993	Västerbotten	63,87	20,55	10	1,2	Artproduktionsförsök	10	1	Klon, Europa, N. Am.	10
	<i>Populus spp</i>	S23S1140762	Degerbyn, åker	2011	Västerbotten	64,78	20,81	20	1,0	Klontest	42	8	Klon, Europa, N. Am.	42
	<i>Populus spp</i>	S23S1140763	Degerbyn, Skog	2011	Västerbotten	64,78	20,81	20	1,0	Klontest	41	10	Klon, Europa, N. Am.	41
	<i>Populus spp</i>	S23S1140764	Ed, åkermark	2011	Västernorrland	63,25	17,23	75	1,0	Klontest	21	8	Klon, Europa, N. Am.	21
	<i>Populus spp</i>	S23S1140765	Kronvägen	2011	Västernorrland	63,11	17,27	265	1,0	Klontest	18	8	Klon, Europa, N. Am.	18

¹⁾ Försöksverksamheten med värtbjörk som ingår i det ordinarie förädlingsprogrammet är för omfattande för att redovisas här

²⁾ Skogsstyrelsens insamling och utplantering i försök

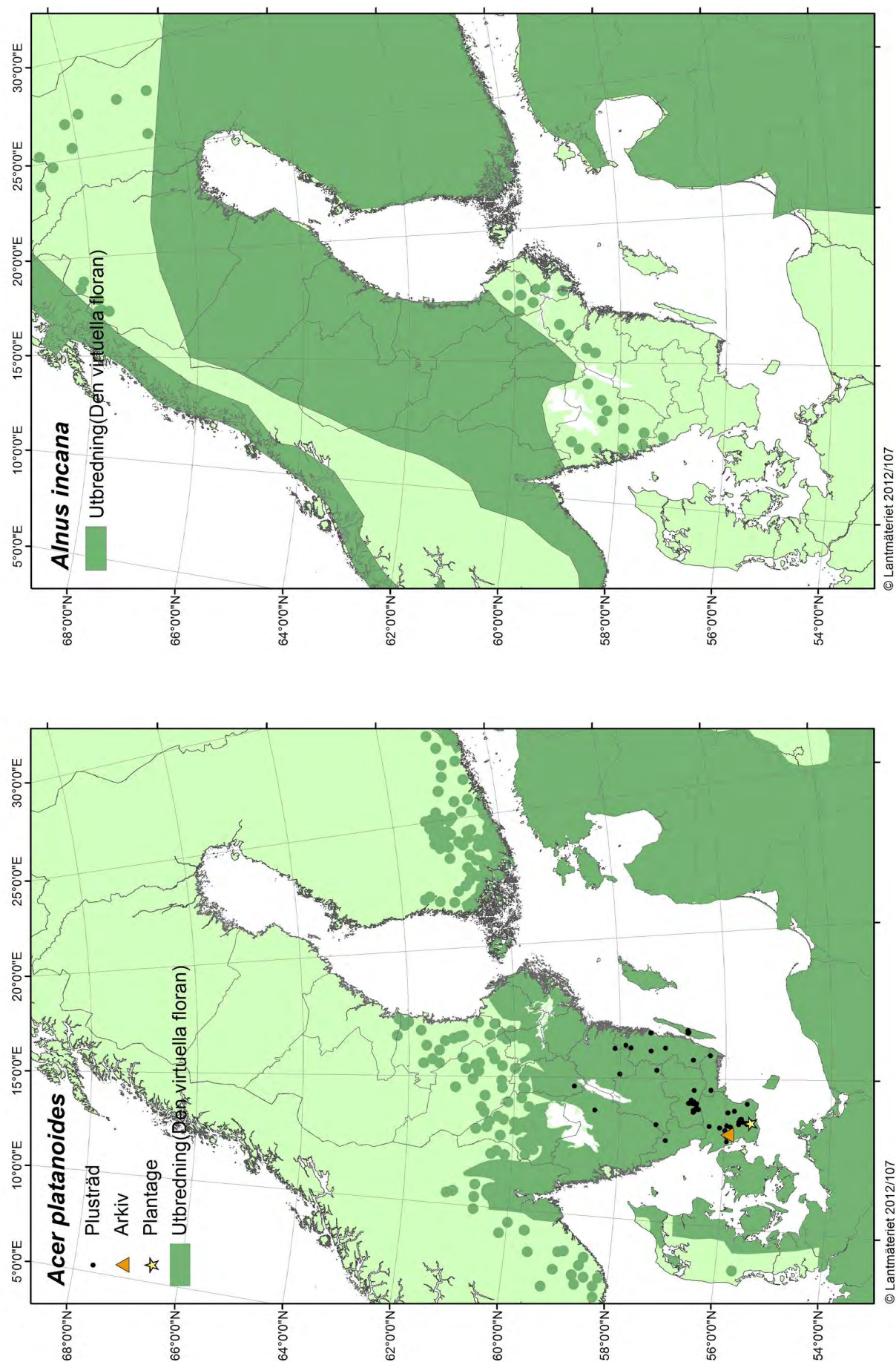
³⁾ Umeå Plant Science Centers insamling och utplantering i försök

⁴⁾ Förutom dessa försök med poppel finns ett okänt antal som anlagts av SweTree Technologies, Umeå

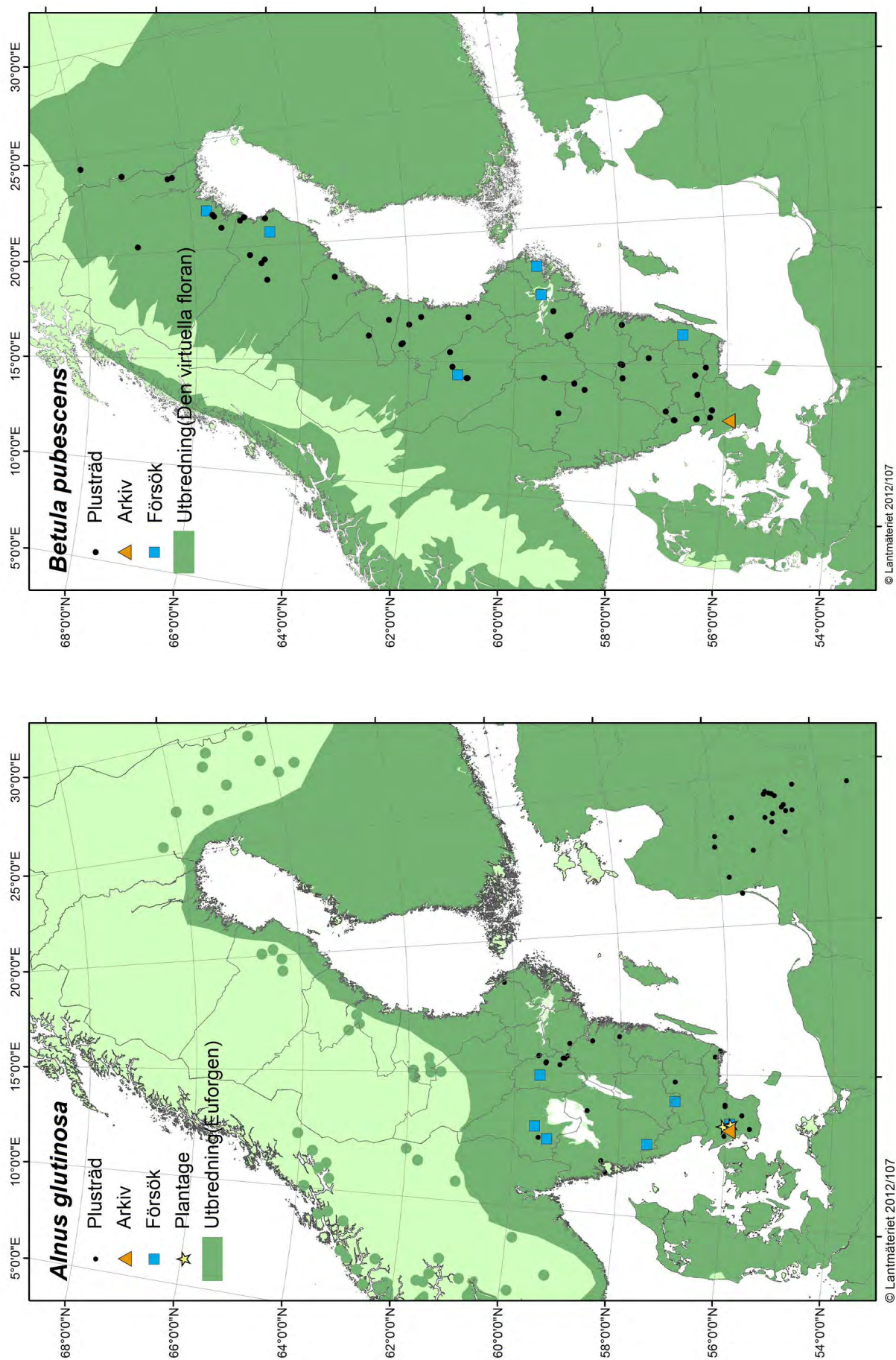
Tabell 7. Svenska fröplantager med lövträd.

Art	Trädslag	Namn	Rikslängd	Kategori	Planterat år	Plantagens				Antal plusträd
						Latitud, °	Long, °	Altitud, m	Areal, ha	
Al	<i>Alnus glutinosa</i>	Kolleberga	FP-850	Individutvalt	1992	56,07	13,27	45	0,1	16
	<i>Alnus glutinosa</i>	Trolleholm	FP-852	Individutvalt	1996	55,92	13,32	85	2,0	30
Ask	<i>Fraxinus excelsior</i>	Snogeholm	FP-870	Individutvalt	1992	55,53	13,53	50	5,0	100
Björk	<i>Betula pubescens</i> ¹⁾			Testat	2011	56,90	14,00	150	0,5	23
	<i>Betula pendula</i>	Ekebo4	FP-807	Testat	2003	55,95	13,12	80	0,1	25
	<i>Betula pendula</i>	Istad	FP-808	Testat	2005	56,95	16,78	10	0,4	23
	<i>Betula pendula</i>	Asarum	FP-140	Individutvalt	1972	56,22	14,82	40	0,2	19
Bok	<i>Fagus sylvatica</i>	Albjershus	FP-64	Individutvalt	1962	56,00	13,18	105	3,0	30
	<i>Fagus sylvatica</i>	Ramsåsa	FP-53	Individutvalt	1958	55,55	13,87	70	2,0	32
Ek	<i>Quercus robur</i>	Gälltofta	FP-61	Individutvalt	1963	55,13	14,32	10	2,5	25
	<i>Quercus robur</i>	Ramsåsa	FP-54	Individutvalt	1958	55,55	13,87	70	4,0	27
	<i>Quercus robur</i> ¹⁾	Trolleholm		Individutvalt	1996	55,90	13,32	100	4,0	24
	<i>Quercus rubra</i> ¹⁾	Trolleholm		Individutvalt	2010	55,90	13,32	100	1,5	66
Fågelbär	<i>Prunus avium</i>	Snogeholm	FP-885	Individutvalt	1992	55,53	13,53	50	2,0	106
Lind	<i>Tilia cordata</i>	Snogeholm	FP-860	Individutvalt	1992	55,53	13,53	50	3,0	107
	<i>Tilia cordata</i>	Tockarp	FP-861	Individutvalt	1992	55,97	13,42	90	2,0	107
Lönn	<i>Acer platanoides</i>	Snogeholm	FP-880	Individutvalt	1992	55,53	13,53	50	3,0	96

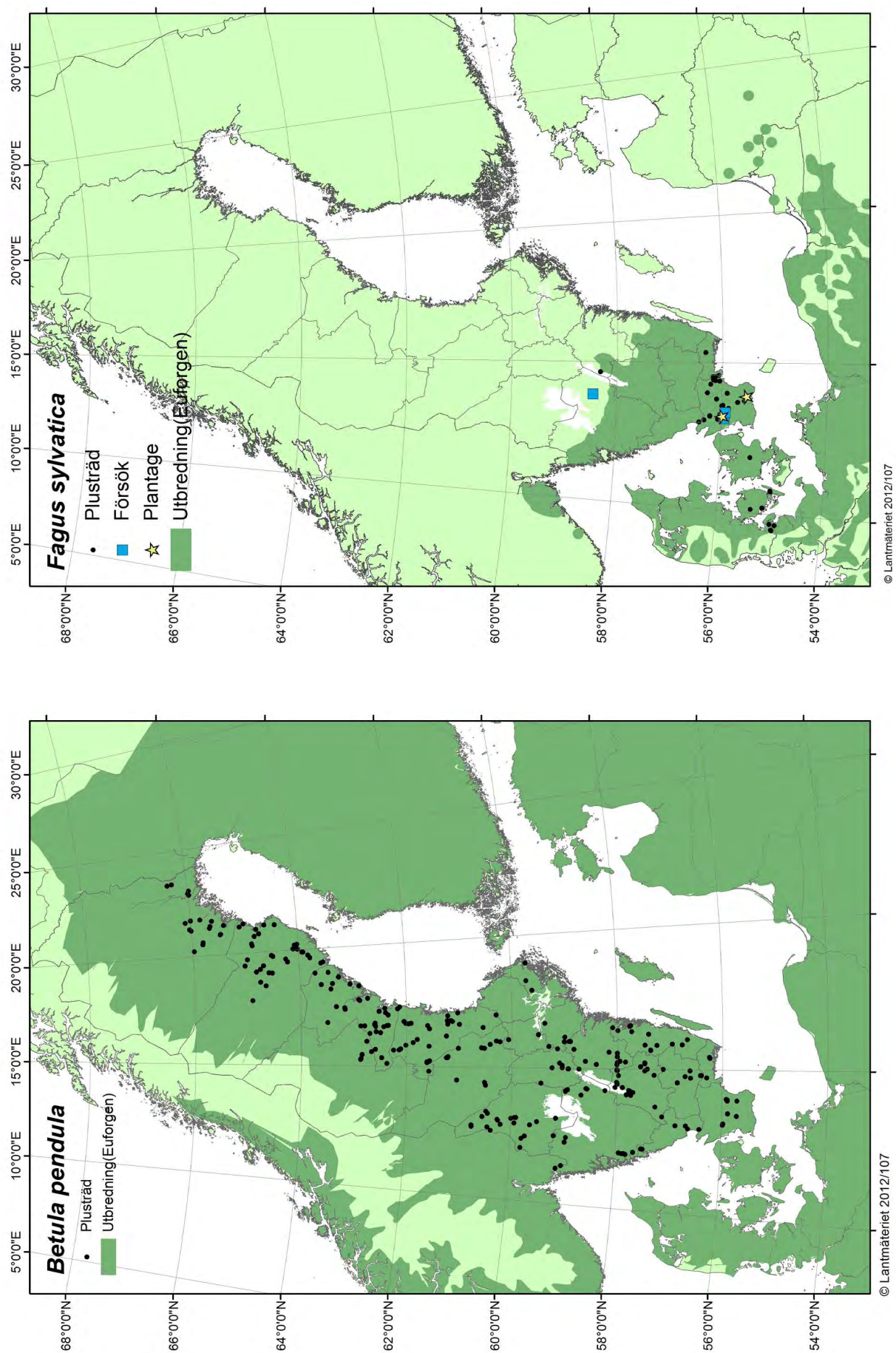
¹⁾ Under uppbyggnad



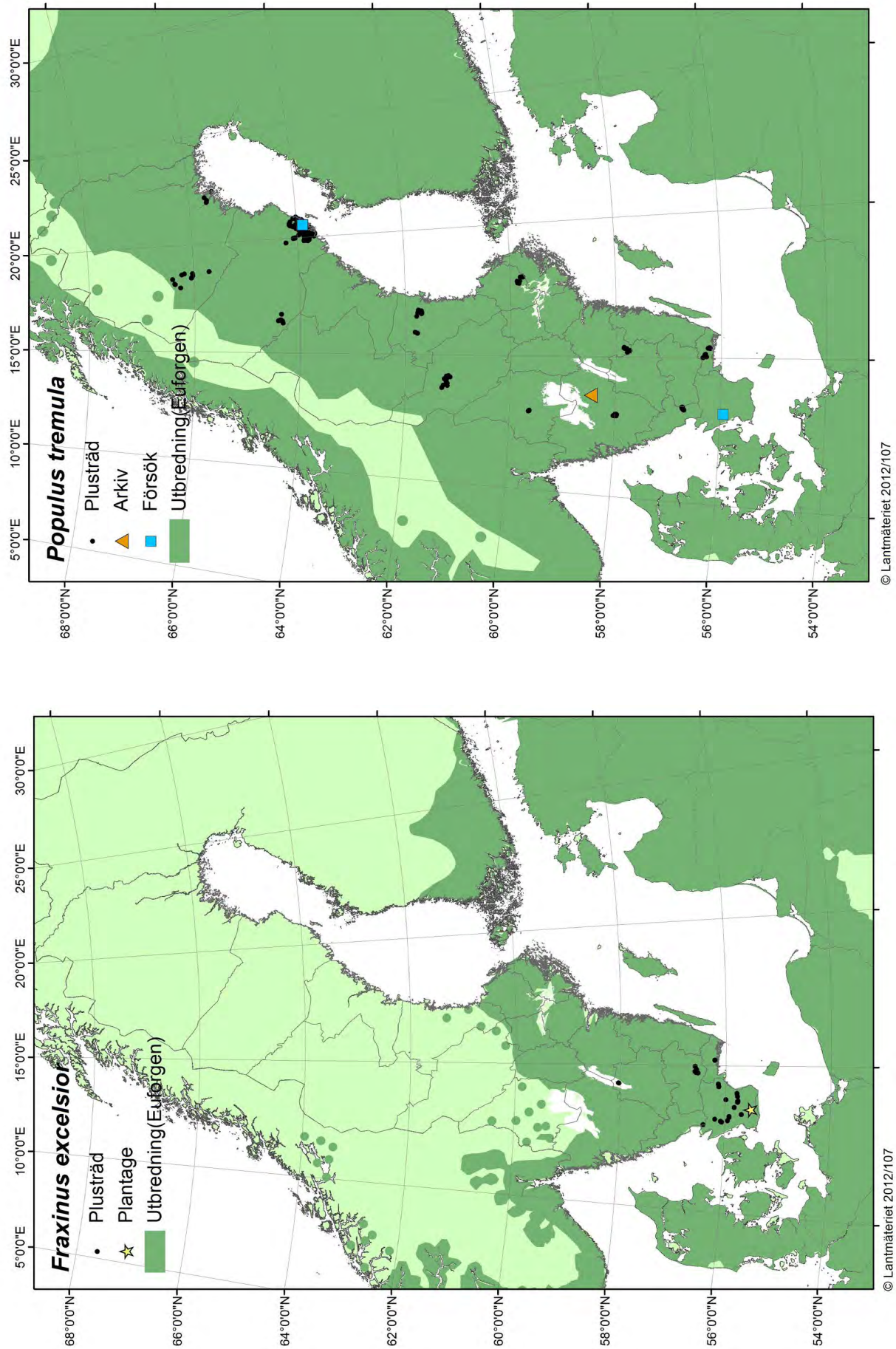
Figur 6. Lövträdsarternas geografiska utbredning i norra Europa enligt kartor från Euforgen http://www.euforgen.org/distribution_maps.html eller den virtuella floran <http://linnaeus.nrm.se/flora/>. På kartorna finns utvalda plusträd, genetiska fältförsök, klonarkiv och fröplantager markerade. Bakgrundskartan över Europa kommer från © ESRI och länsgränserna kommer från © Lantmäteriet 2012/107.



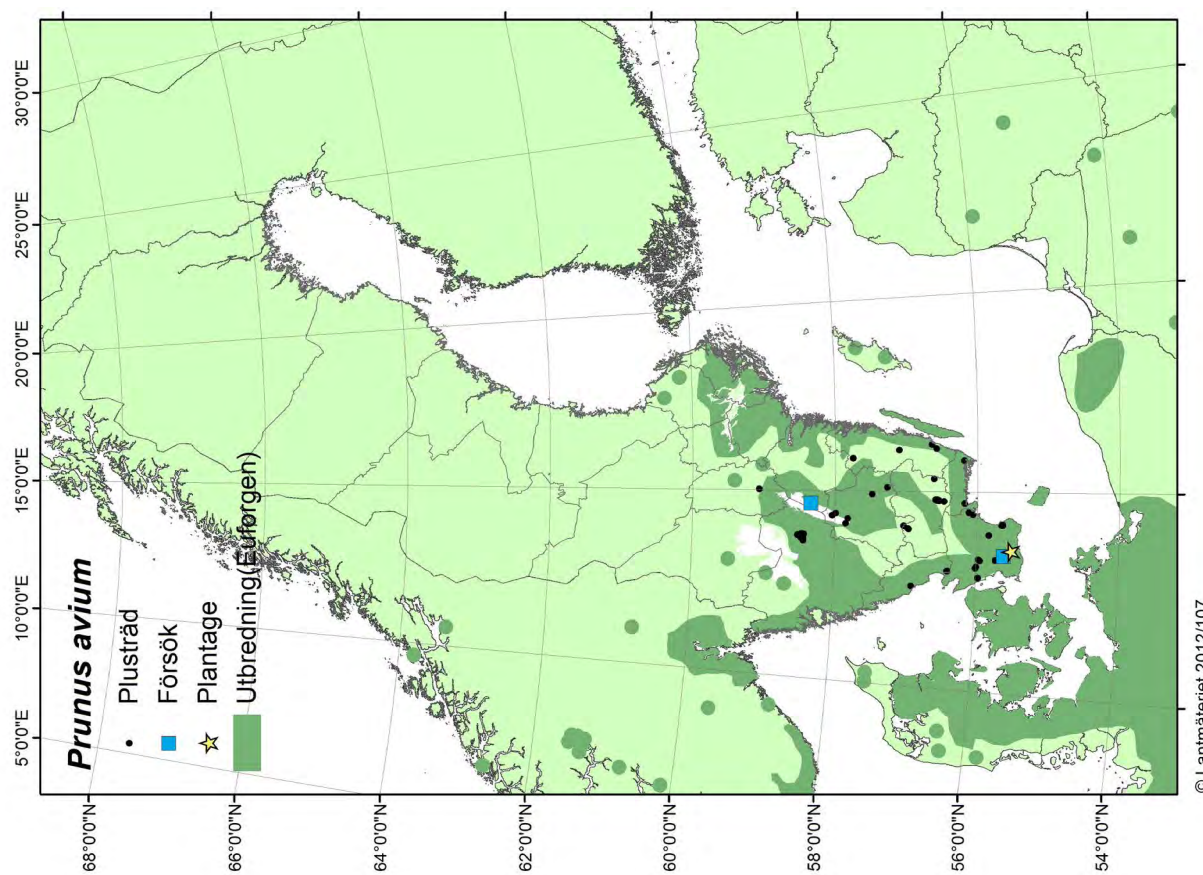
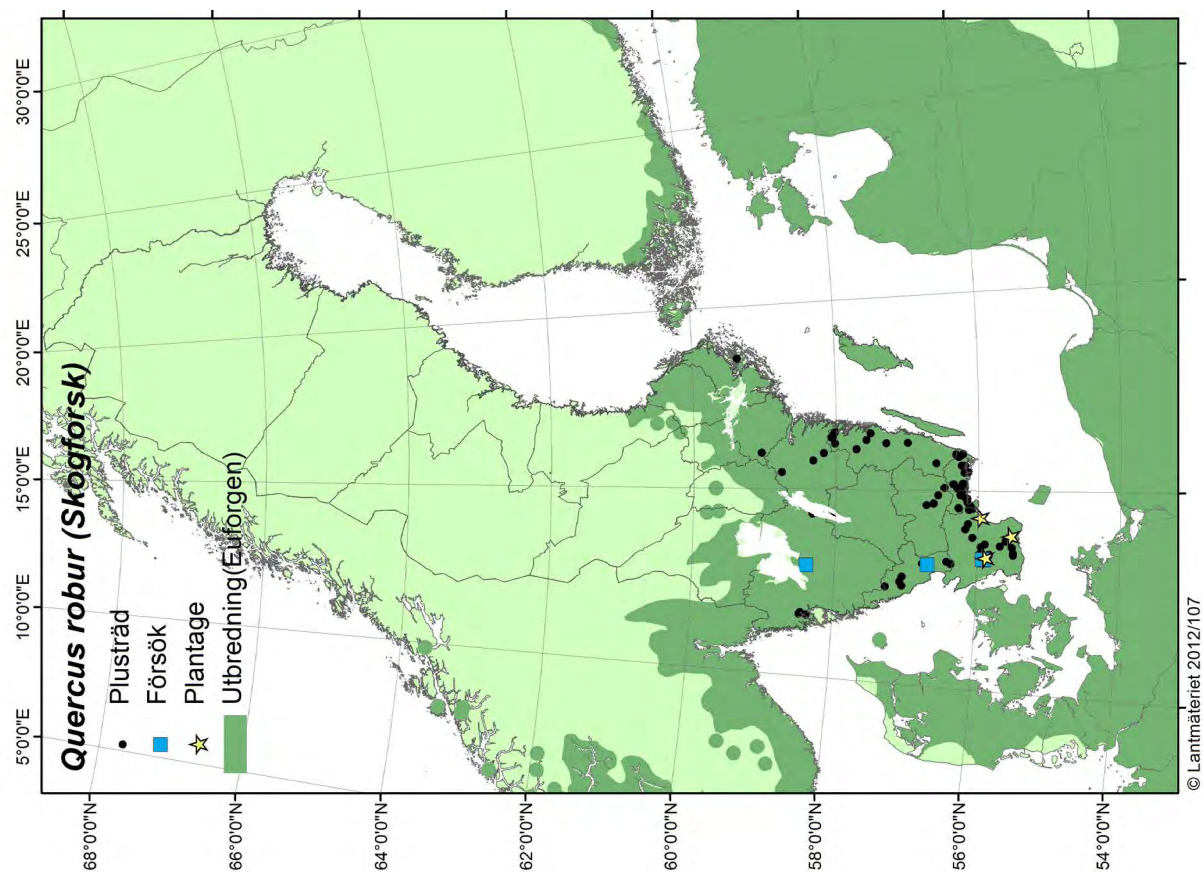
Figur 6. Fortsättning



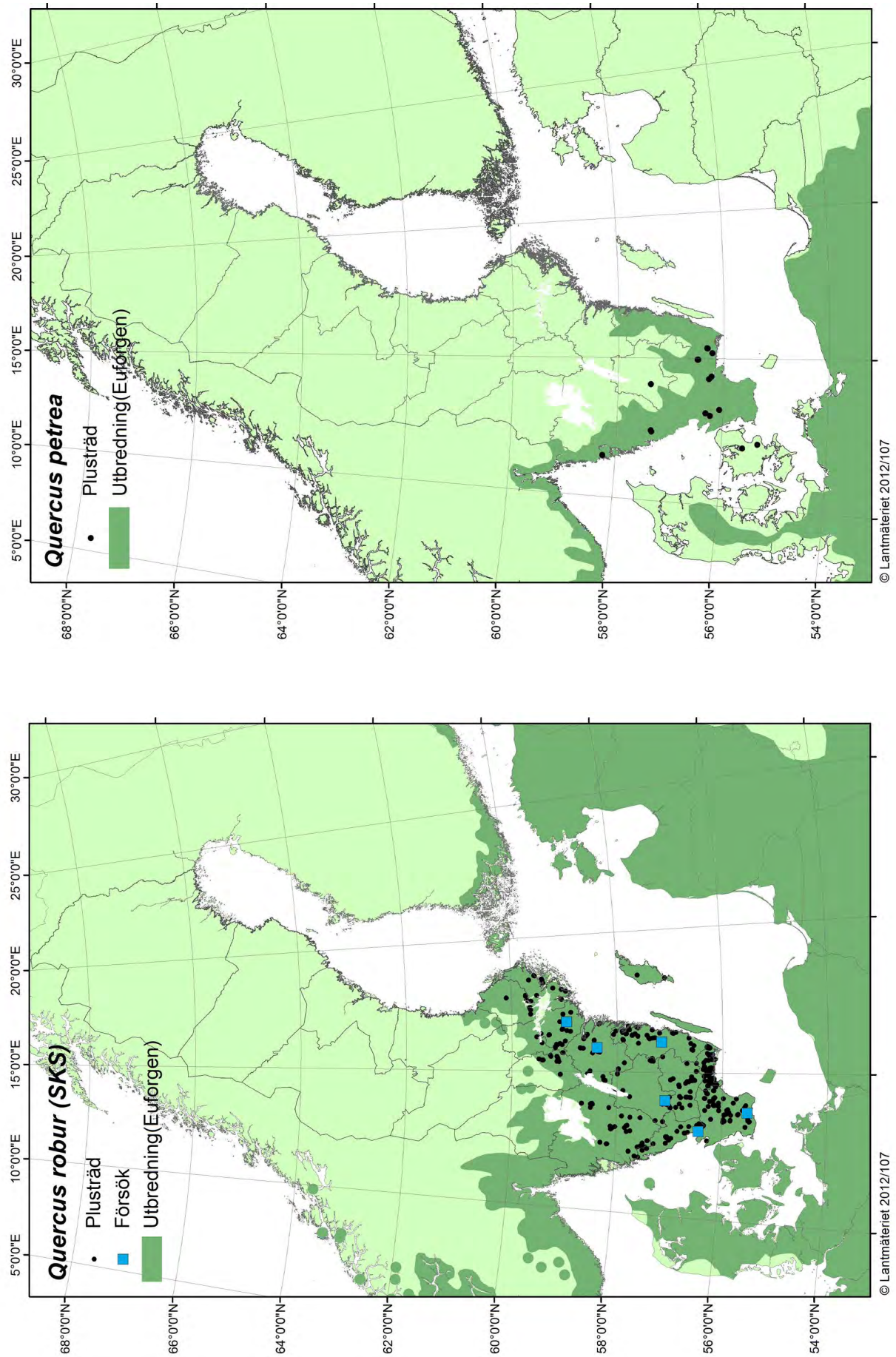
Figur 6. Fortsättning



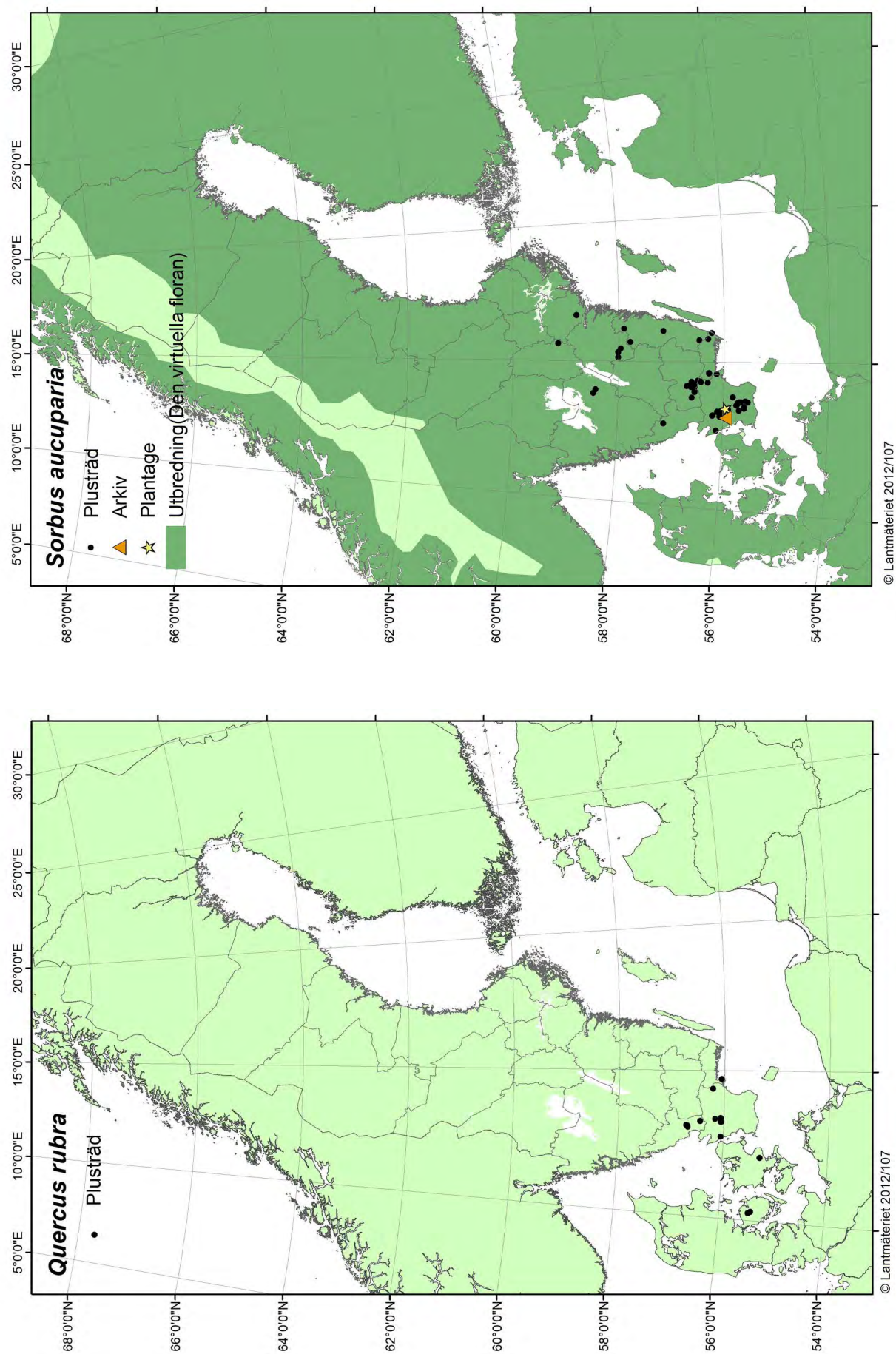
Figur 6. Fortsättning



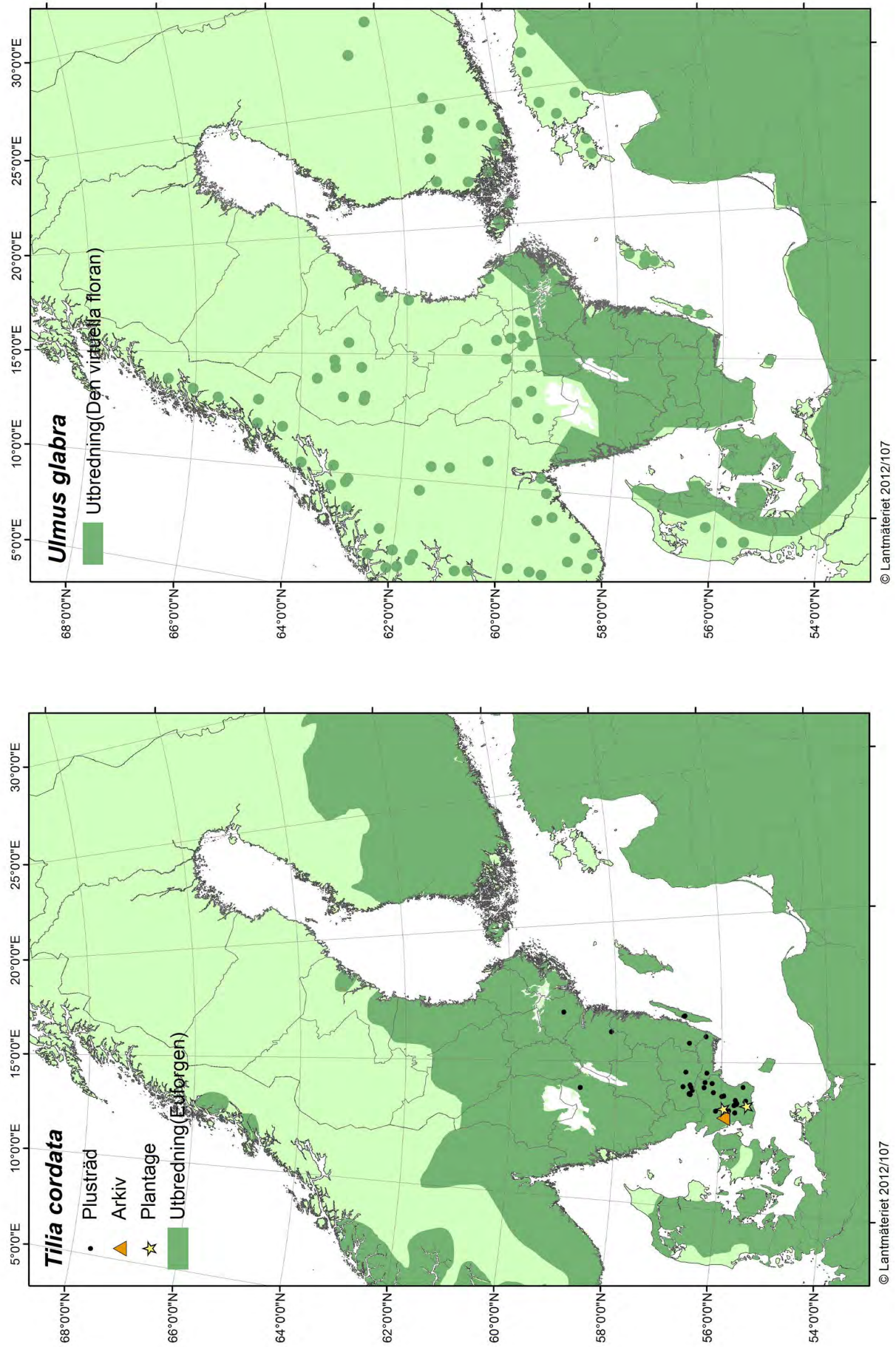
Figur 6. Fortsättning



Figur 6. Fortsättning



Figur 6. Fortsättning



Figur 6. Fortsättning



De äldsta nu bevarade plusträden valdes på 1940- och 50-talen och omfattar ek, bok, björk och asp. De urvalen kompletterades på 1980- och 1990-talen och för asp genomfördes ett särskilt projekt under 2011. Ett annat speciellt projekt var plusträdsurvalet av ask, fågelbär, lind, lönn och rönn. Det genomfördes i början av 1990-talet med medel från Malmöhus läns landstings naturvårdsfond med syfte att förbättra det sydsvenska skogsodlingsmaterialet av lövträd för främst allra sydligaste Sverige. I korthet gjordes följande: För varje trädslag valdes ca 100 plusträd i ett 25-tal sydliga skogsbestånd. Från vart och ett av plusträden framställdes 20-60 ympar, d.v.s. genetiska kopior av plusträden. Ymparna planterades sedan trädslagsvis i fröplantager i Snogeholm och Tockarp i Skåne.

Många av plusträden finns i klonarkiv främst i anslutning till Skogsforsks forskningsstationer i Ekebo och Sävar. Fältförsöken där plusträdens genetiska egenskaper testas, är främst anlagda i södra Sverige, men inte minst björk- men även poppelförsök finns även i norra Sverige. Med undantag för björk är samtliga fröplantager med lövträd anlagda i Skåne.

I perspektivet av aktiv genförvaltning som diskuteras i den här rapporten visar sammanställningarna i tabell 4 och 9 samt kartorna (figur 6) att antalet utvalda plusträd i de flesta fall är lågt och att deras ursprung är begränsat till en mindre

del av utbredningsområdet. Målområdet för de ädla lövträden har varit södra Götaland, medan björk, och asp haft hela Sverige som målområde och klibbal samt ek har inriktats mot deras respektive utbredningsområde. Omfattningen har varit starkt avhängig tillfälliga fondmedel och avpassad till målsättningen att bygga fröplantager av fenotypiskt selekterade träd eller för genetiskt urval bland de utvalda träden efter avkommeprövning.

De utvalda träden är ett bra utgångsmaterial för att tillsammans med nytt material bilda olika typer av genurspopulationer. I flera fall räcker det äldre materialet till en eller ett par delpopulationer. I flera fall kan det äldre materialet användas som en högintensitetsdel för att ta fram ett odlingsmaterial.

Två trädslag, vårtbjörk och skogsek, sticker ut vad gäller omfattningen av tidigare aktiviteter. Med en liknande strategi som för tall och gran initierades ett nationellt förädlingsprogram för björk i slutet av 1980-talet. Totalt ingår 1380 plusträd av vårtbjörk i genetiska fältförsök, varifrån de 350 genetiskt bästa kommer att fördelas jämnt på 7 förädlingspopulationer. Ett omfattande urval av svensk ek genomfördes av Skogsstyrelsen år 1992 (Ackzell 1997). Det omfattar drygt 500 ekar, framförallt *Quercus robur* från Skåne till Västmanland. Avkommor från ekarna delades in i tre geo-



Foto: Bo Karlsson, Skogforsk

grafiska grupper och planterades ursprungligen på två platser vardera, d.v.s. totalt 6 försök från Skåne till Östergötland (figur 6), varav två nyligen har avvecklats (tabell 6). De olika avkommorna är identifierbara och finns som upprepningar i varje försök. Därmed kan avelsvärden beräknas som grund för urval av de bästa träden. Försöken utgör en bra bas till båda förvaltningsmodellerna som diskuterats.

För ask, lind, lönn och rönn finns tillräckligt med plus-träd utvalda i Skåne, Halland, Blekinge och södra Småland för initiering av 1-2 förädlings- eller genresurspopulationer (tabell 9). Med hänsyn till möjligheterna att utnyttja avkommeförsöken är utrymmet ännu större. Rönn har dock inte bedömts tillhöra de trädslag med framtida skogligt intresse varför det inte hänförs till någon förvaltningsmodell. För ek finns möjligheter att bygga upp förädlingspopulationer ända upp till Norrlandsgränsen med det material som redan finns tillgängligt. Det finns även många plusträd av glasbjörk, fågelbär, klibbal, lönn och poppel som valts norr om Skåne, Halland, Blekinge och södra Småland (Figur 6 och Tabell 9), där de i kombination med kompletterande urval kan bilda mer nordliga populationer. Samtliga fältförsök ligger i allmänhet inom nuvarande utbredningsområde, d.v.s. det saknas mer nordliga försök med undantag för poppel, fågelbär, klibbal och ek.

Eftersom avkommeförsöken ofta är baserade på frö efter öppen pollinering hyser de en större genetisk bas än vad som framgår av antalet moderträd. I tabell 6 har antalet ingående träd i försöken räknats om till effektivt antal i form av statusnummer (N_s) med ledning av hel- och halvsyskonfamiljernas storlek. Statusnummer anger det effektiva antalet träd försöket representerar om de vore helt obesläktade och helt utan inavel. Detta antal beskriver möjligheterna till urval av nya träd i avkommeförsöken utan att behöva gå tillbaks till ursprungsbestånden.

Det kan finnas mer genresursmaterial än de som presenterats här vid andra forskningsinstitutioner. Detta bör kontrolleras men det kommer sannolikt inte att resultera i några stora mängder nytt material, möjligen med undantag för poppel. Av särskilt intresse är att studera utgångsmaterialen för frökällorna till hortikultur och landskapsplantering (Lagerström och Eriksson 1996), de nya naturvårdsområden som ska väljas ut av Skogsstyrelsens samt övriga länders verksamhet med genresurser som rapporteras till Euforgen. Samverkan kan eventuellt ske med Programmet för Odlad Mångfald (POM) vid SLU:s Alnarpshögskolan, där det finns ett stort intresse för att bevara olika arter.

Tabell 8. Utgångspunkt för diskussion om aktiv förvaltning av de svenska lövträdens genresurs. Vi har prioriterat skogsbildande trädslag där vi föreslår "Assisterad anpassning och förflyttning" med strategierna genresursbestånd med öppen pollinering eller traditionell förädling med kontrollerade korsningar. Tillägget "identitet" vid genresursbestånd anger att man har kontroll på varje enskild plantas identitet. Strategin för alm och några viktiga utländska lövträd bör utredas närmare.

Släkte	Trädslag	Utländsk	Skoglig betydelse	Strategi	Antal utvalda träd		Behov av nya delpopulationer
					Långsiktigt	Finns idag	
Al	Gråal	<i>Alnus incana</i>	X	Genresursbestånd	450	10	440
	Klibbal	<i>Alnus glutinosa</i>	X	Genresursbestånd	550	161	389
	Rödal	<i>Alnus rubra</i>	X	Ultreds		10	
Alm	Alm	<i>Ulmus glabra</i>	X	Ultreds			
	Lundalm	<i>Ulmus minor</i>					
	Vresalm	<i>Ulmus laevis</i>					
Ask	Ask	<i>Fraxinus excelsior</i>	X	Förädling	600	107	493
Avenbok	Avenbok	<i>Carpinus betulus</i>					
Björk	Glasbjörk	<i>Betula pubescens</i>	X	Genresursbestånd	550	131	419
	Vårtbjörk	<i>Betula pendula</i>	X	Förädling	420	1380	7
Bok	Bok	<i>Fagus sylvatica</i>	X	Genresursbestånd, identitet	500	60	440
Ek	Bergek	<i>Quercus petraea</i>	X	Genresursbestånd	500	62	438
	Skogsek	<i>Quercus robur</i>	X	Genresursbestånd, identitet	600	669	122
	Rödek	<i>Quercus rubra</i>	X	Ultreds		70	
Hassel	Hassel	<i>Corylus avellana</i>					
Hästkastanj	Hästkastanj	<i>Aesculus hippocastanum</i>		Naturaliserad			
Lind	Bohuslind	<i>Tilia platyphyllos</i>					
	Parklind	<i>Tilia x vulgaris</i>					
	Skogslind	<i>Tilia cordata</i>	X	Genresursbestånd	525	107	418
Lönn	Naverlönn	<i>Acer campestre</i>					
	Skogslönn	<i>Acer platanoides</i>	X	Genresursbestånd	525	104	421
	Sykomorlönn	<i>Acer pseudoplatanus</i>	X	Ultreds			
Poppel	Asp	<i>Populus tremula</i>	X	Genresursbestånd ¹⁾	550	581	308
	Poppel	<i>Populus spp.</i>	X	Förädling	500	168	332
Prunus	Fågelbär	<i>Prunus avium</i>	X	Genresursbestånd	500	100	400
	Hagg	<i>Prunus padus</i>					
Sorbus	Oxel	<i>Sorbus intermedia</i>					
	Rönn	<i>Sorbus aucuparia</i>				97	
	Vitoxel	<i>Sorbus aria</i>					
Sälg	Vitpil	<i>Salix alba</i>		Naturaliserad			
	Knäckepil	<i>Salix fragilis</i>		Naturaliserad			
	Sälg	<i>Salix caprea</i>					
Vildapel	Vildapel	<i>Malus sylvestris</i>					

¹⁾ Används även till förädlingsarbete med att korsa fram hybridasp

Tabell 9. Plusträdens fördelning på intervall om en breddgrad. Ljusgrönt fält markerar trädslagens nuvarande utbredning. Förslaget till urval av nya träd syftar till att det ska finnas ett stort antal avkommor till ca 500 träd per trädslag som bas för genförvaltningen.

Genförvaltningsmodell / Trädslag	Antal plusträd		1. Skåne, Halland, Blekinge, s.a Småland		2. Norra Småland, Östergötland, Västergötland		3. Mellansverige				4. Södra Norrland				5. Mellersta Norrland				6. Norra Norrland														
	Finns	Nya	-56	Finns	Nya	-57	Finns	Nya	58	Finns	Nya	-59	Finns	Nya	-60	Finns	Nya	-61	Finns	Nya	-62	Finns	Nya	-63	Finns	Nya	-64	Finns	Nya	-65	Finns	Nya	
Genresursbestånd																																	
	581 ¹⁾	308	7	43	21	29	25	25	5	45	21	29	1	49	25	25	8	42	380	59					29	21							
	62	438	6	119	34	91	17	108	5	120																							
	60	440	27	98	30	95		125	3	122																							
	100	400	24	76	36	64	10	90	27	73	3	97																					
	131	419	50	29	21		14	36	9	41	8	42	6	44	3	47	5	45	2	48	6	44											
	10	440					10	40		50																							
	161 ²⁾	389	88		24		38	21	29	65	5	70	1	49	50	50																	
	107	418	50	25	42	33	75	10	65																								
	669	122	72	293			110				76	24	2	98																			
104	421	31	44	48	27	18	57	8	67																								
Förädling																																	
	107	493	58	42	46	54	100	3	97	100	100																						
	168	332	50		50		40	10	50	50	50																						
Pågående förädling																																	
	899 ⁵⁾		38		41		133			92	85		42		81		115	109		102											61		
Avvakta separat utredning																																	
	0																																
	10																																
	70		27		43																												
Sykomorlönn, <i>Acer pseudoplatanus</i>	0																																
Plusträd finns, men ingår inte som förädlings- eller genresursrädslag																																	
Rönn, <i>Sorbus auquparia</i>	99		28		52		7		11		1																						

1) Skogforsks + Umeå Plant Science Center:s utvalda kloner
2) Inkl. 86 plusträd från Litauen
3) Ej inhemskt trädslag
4) Tillkommer plusträd valda av SweTree Technologies, Umeå
5) Tillkommer ytterligare 481 kloner utvalda i Finland, Baltikum, Tyskland



HUR SKA ETT GENFÖRVALTNINGS- PROGRAM PLANERAS

Foto: Bo Göran Backström, SKOGENbild

Huvudsyftet med den här rapporten har främst varit att redovisa möjliga genetiska förvaltningsmodeller och beskriva nuläget för inhemska eller viktiga införda lövträd. Den ska utgöra ett underlag för att diskutera och fatta beslut om lämpliga åtgärder och prioriteringar. För det behövs ytterligare information och i det här avsnittet ger vi ett förslag till arbetsgång, men dristar oss också till att prioritera bland trädslagen.

VILKA METODER PASSAR VILKA ARTER?

Utgångspunkten för att skapa en generell strategi för genbevarande av lövträd borde vara en beskrivning av nuläget för de olika lövträdens status, d.v.s. i vad mån trädslagens utbredning, förekomst och förnyingsmöjligheter är tillräcklig för deras naturliga anpassning eller om det behövs stödtåtgärder. Ett exempel finns från Norge (Myking och Skröppa 2001). I tabell 3 har vi som utgångspunkt redovisat artdatabankens rödlistade lövträd enligt den sju-gradiga klassificeringen: Livskraftig, Nära hotad, Sårbar, Starkt hotad, Akut hotad, Nationellt utdöd (SLU, 2013). Vid en fördjupad analys måste mer hänsyn tas till konsekvenser av klimatförändringen.

I nästa steg utvärderas lämpliga åtgärder för att samtliga arter åtminstone ska uppnå vital status. Det är ett grundkrav för att bevara biologisk mångfald. Alla de strategier som anges inledningsvis kan vara tillämpliga: Ingen åtgärd, Övervakning, Skötsel av reservat, Assisterad anpassning, eventuellt också med förflyttning av material till nya områden i program med öppen pollinering i genresursbestånd eller förädling med kontrollerade korsningar. Lämpliga insatser bör först och främst göras för att uppfylla ett renodlat naturvårdsmål och att bevara arterna i livskraftiga populationer i ett framtida klimat.

Därefter bör man överväga om man ska ha en högre målsättning. Det kan handla om att aktivt och systematiskt öka trädens anpassning till förändrade förhållanden både i nuvarande och nya områden, men också om att förbättra viktiga trädegenskaper. Metoderna omfattar främst assisterad anpassning och förflyttning i program med öppen pollinering i genresursbestånd eller förädling med kontrollerade korsningar. Den yttersta målsättningen är då att öka skogsbrukets och samhällets handlingsutrymme inför en oviss framtid.

I ett förvaltningsprogram med syfte att öka det framtida handlingsutrymmet kanske man inte alls ska prioritera mellan arterna när det råder stor osäkerhet utan låta alla arter omfattas av någon form av assisterad anpassning och migration? Här har vi dock valt att prioritera trädslag som enskilda eller i kombination med andra kan dominera ett skogsbestånd och som kan tänkas få stor omfattning i ett varmare klimat. Dit räknar vi de vanligaste storväxta lövträden, men inte t.ex. hägg och vildapel. En annan prioriteringsgrund skulle kunna vara att välja träd som har ekonomisk potential genom hög tillväxt och låga ”driftskostnader”, d.v.s. trädslag som kan förnygras, skötas och avverkas utan

exceptionella insatser. I denna grupp finns vitala trädslag med exempelvis motståndskraft mot väder och vind, viltbetning och sjukdomar, t.ex. al.

De intensiva förädlingsprogrammen med korsningar för tall, gran och contortatall är självfinansierande genom de realiserade förädlingsframstegen, eftersom skogsbruk med dessa trädslag är så omfattande. För lövträden med mer osäker framtida användning kan det vara motiverat att åtminstone inledningsvis välja det billigare programmet med öppen pollinering och med huvudsyfte att förbättra klimatanpassningen. Ett sådant program kan senare intensifieras. Det är rimligt att Sverige upprättar en beredskap inför klimatförändringarna så att skogen och skogsbruket kan anpassas till nya förhållanden. Det kan även innefatta införsel av nya trädslag. Arbetet bör ske i samverkan mellan samhället och skogsbruket.

I tabell 8 redovisas vårt förslag till prioritering av trädslag som utgångspunkt för en fortsatt diskussion. Totalt är 17 arter av intresse, varav fyra måste utredas vidare. Där ingår inhemsk alm som har stora problem med almsjukan och de utländska trädslagen rödal, rödek samt sykomorlön som främst kan vara av intresse för ett framtida skogsbruk.

Ett genförvaltningsprogram av den här storleksordningen är mycket omfattande och behöver lång tid för att genomföras, troligen 10-20 år. Vid ett långsamt genomförande utnyttjas kompetenser och resurser effektivast och arbetet kan anpassas till trädslagets frösättning. Det tar också tid att odla plantor och plantera försök. Oavsett tidshorisont och omfattning är det viktigt att alla berörda parter är överens om allmänna mål och riktlinjer för genförvaltningen så att även mindre spridda aktiviteter kan anpassas till helheten. Ett exempel är att den nu initierade insamlingen av gråal görs enligt de beskrivna principerna så att de långsiktiga genförvaltningsmålen också ska kunna uppnås.

Avslutningsvis vill vi betona att ett genförvaltningsprogram inte en gång för alla kan läggas fast i en statisk långsiktig plan. Det kommer ständigt fram ny kunskap, nya önskemål och nya idéer. De flesta trädslagen är inte akut hotade, varför det också i framtiden kommer att vara möjligt att gå tillbaka till naturbestånd och äldre genresursplanteringar för kompletteringar. Därför ska det i en genförvaltningsmodell ingå att arbetet utvärderas och omprövas med vissa tidsintervall, förslagsvis vart 10:e till 20:e år. Förvaltningen måste således baseras på en dynamisk modell som relativt enkelt går att modifiera vilket vi anser är fallet med de strategier vi föreslagit.

PRIORITERADE ARTER

I det här avsnittet presenteras information om de prioriterade arterna i släktordningsföljd.

Foto: Lars Rytter, Skogforsk



Gråal *Alnus incana*

Gråal har stor utbredning från främst mellersta Sverige och norrut men förekommer även spritt i södra Sverige. Den har naturligt god spridningsförmåga. Gråal är kvävefixerande och snabbväxande och kan vara ett alternativt trädslag för energiproduktion. Den växer bättre än *Salix* och poppel på surare marker, d.v.s. typiska skogsmarker, och har god klimatisk hårdighet. Den är inte speciellt attraktiv för viltet, d.v.s. hägn ska normalt inte behövas och återväxten med rotskott efter skörd är bra, vilket är gynnsamt för kommande odlingsgeneration.

Uppbyggnad av en population med gråal har initierats med inriktning mot energiproduktion. Under perioden 2013-2015 kommer ca 250 plusträd av gråal att väljas i främst Svealand och södra Norrland, varvid fältförsök anläggs med plantor från respektive plusträd på 8 lokaler.

Foto: Lars Rytter, Skogforsk



Klibbal *Alnus glutinosa*

Klibbal förekommer främst i Götaland och Svealand och då främst på kärr- och sankmarker samt längs åar och sjöstränder. Bäst tillväxt får klibbalen på djupa, mullrika jordar med rörligt grundvatten. Den anses vara mindre viltbegärlig än flertalet andra lövträd i Sverige och är dessutom en markförbättrare genom sin förmåga att binda luftens kväve. Både klibb- och gråal kan angripas av den sedan 1997 nyuppträckta svampsjukdomen *Phytophthora alni*. Sjukdomen förekommer i vattendrag i sydligaste Sverige och kan leda till att träden dör. Risken för angrepp är störst om alarna blir stående i högre vatten än normalt.

Alvirket används i första hand inom möbelindustrin, men emballage, energived och massaved är andra större användningsområden. En kommande marknadspotential för klibbal kan vara som ersättning till sällsynt tropiskt virke. Idag är klibbal ett alternativ på näringsrika, fuktiga marker där asken drabbats av askskottsjuka.

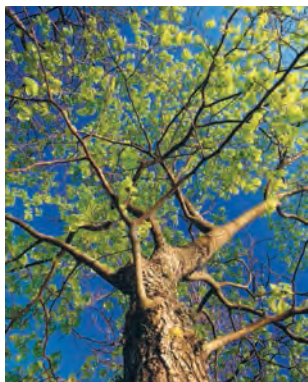
Foto: Bo Karlsson, Skogforsk



Rödal *Alnus rubra*, Nordamerika

Rödalen är en Nordamerikansk art med utbredning från Alaska till Kalifornien. Den har mycket god och uthållig tillväxt och är kvävefixerare som de övriga alarterna. Eftersom den rena rödalen har problem med hårdigheten på våra breddgrader är en möjlighet att kombinera rödalens goda tillväxt med klibbalens goda kvalitet och hårdighet genom artkorsningar. I svenska försök har hybriden mellan klibbal och rödal visat en betydligt bättre tillväxt än andra alarter. För att få tillräckligt hårdigt material bör rödal väljas i norra USA och Kanada. En introduktion av rödal kräver ekonomiska motiv.

Foto: Björn Svensson, SKOGENbild



Alm *Ulmus glabra*

Skogsalmen kräver mycket näringsrika marker för att trivas och växer ofta i blandbestånd. Den är hårdigare än övriga ädla lövträd och förekommer så långt norrut som Örnsköldsvik. Almen är mycket sårbar för almsjukan som sprids med almsplintborren, och den aggressiva formen som nu förekommer i Sverige kan döda träden på bara ett år. Med nuvarande skadesituation finns en risk att samla träd i extensivt skötta genresursbestånd. Det krävs därför ökad kunskap om resistensmekanismerna för att utveckla bästa modell för genresursförvaltningen. Av den anledningen föreslås en särskild utredning för att få till stånd en långsiktigt hållbar genresursinsats.

Foto: Lars-Göran Stener, Skogforsk



Ask *Fraxinus excelsior*

Asken förekommer främst i Götaland och Svealand och nordgränsen går ungefär mellan Strömstad och Gävle (latitud 61°). Den växer ofta i blandning med andra arter och för att växa bra krävs kalkhaltiga, näringsrika, mullhaltiga jordar med god vattentillgång. Asken är hotad av askskottsjukan som nu är spridd i hela det svenska utbredningsområdet.

Uppföljning av skadeutvecklingen i genetiska försöksplanteringar i Sverige och angränsande länder visar att askskottsjukan är starkt genetiskt styrd och att det finns en stor genetisk variation i skadornas omfattning, vilket gör det möjligt att via urval och testning ta fram ett mer vitalt material. Den akuta situationen talar för att tillämpa traditionella förädlingsmetoder med kontroll på trädens identitet och släktskap. Om modellen med genresursbestånd skulle väljas ska träden planteras så att identiteten bevaras. Vi har visserligen dålig kännedom om hur patogenen kommer att utvecklas över tiden men urval av vitala träd i bestånd som drabbats kraftigt av askskottsjukan med efterföljande artificiell resistenstestning är sannolikt en kostnadseffektiv strategi för att få fram ett mer robust skogsodlingsmaterial av ask. Samtidigt skapas ett bra underlag för genbevarande. För att tillgodose kravet på en stor genetisk variation är det viktigt att urvalet görs i många bestånd inom hela utbredningsområdet i Sverige och helst i samarbete med andra nordeuropeiska länder.

Det kan vara intressant att nämna att i Litauen som ligger ca 10 år före Sverige i skadeutvecklingen, har de flesta naturliga bestånd som avsatts till genbevarande övergetts p.g.a. att antalet levande träd är för få. Det visar att genförvaltningsmetoder kan behöva omprövas och att aktivt skapade genresursbestånd måste ha stor genetisk diversitet, d.v.s. innehålla många avkommor från många träd.

Mot bakgrund av det akuta läget föreslår vi ett något större urval, d.v.s. totalt 600 träd. Asken är tvåbyggare, d.v.s. träden har antingen han- eller honblommor, vilket också har betydelse för urvalet av moderträd.

Foto: Lars Rytter, Skogforsk

**Glasbjörk** *Betula pubescens*

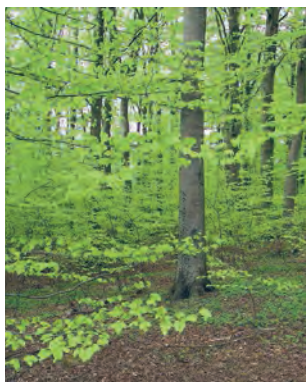
Glasbjörk förekommer rikligt i hela landet och då främst på lite mer fuktiga marker men den växer bäst på friska marker. Den anses växa sämre i mer maritima klimatområden. Med tanke på dess rikliga naturliga förekomst och rikliga föryngring är detta ett lågt prioriterat trädslag för aktiv genförvaltning. Skulle genresursbestånd bli aktuella bör de lokaliseras så att bakgrundspollinering minimeras. Ett sätt kan vara att samla de utvalda träden för öppen pollinering i växthus, vilket är en beprövad metod för björkarterna.

Foto: Erik Viklund, Skogforsk

**Vårtbjörk** *Betula pendula*

Vårtbjörk förekommer också rikligt i hela landet och företrädesvis på friska ståndorter med medelgrov textur. Den anses växa sämre i mer maritima klimatområden. Vårtbjörk är ett av de fyra trädslag som i Sverige förvaltas enligt långsiktig förädlingsprincip. I detta förädlingsprogram tar man hänsyn till anpassning till kommande klimatförändring, varför genförvaltningen i princip är tryggad. Resurserna till detta trädslag är dock små varför aktiviteterna hittills varit tämligen blygsamma.

Foto: Lars Rytter, Skogforsk

**Bok** *Fagus sylvatica*

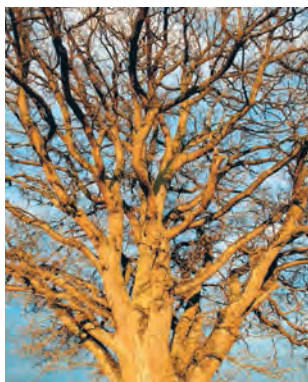
Boken förekommer främst i sydligaste Sverige söder om en linje mellan Uddevalla och Kalmar. Den behöver kalkhaltig, finjordsrik mark med mycket vatten för att växa bra. Vårfroster är starkt begränsande i föryngringsfasen, men när plantstadiet väl lämnats finns många exempel på att den klarar sig längre norrut såsom Mälardalen. Bokens utbredning mot norr gynnas av klimatförändringen och bedöms därför här som ett prioriterat trädslag. Bokskogens ekonomiska och andra värden motiverar att genresursbestånd anläggs med kontroll på trädens identitet.

Foto: Nenko Lazarov

**Bergek** *Quercus petraea*

Bergek har ett betydligt mindre utbredningsområde än skogsek och förekommer främst utmed kusterna i Götaland, d.v.s. den saknas i mer kärva områden i inlandet. Den har också lägre krav på markens bördighet och vattentillgång än skogsek.

Foto: Björn Svensson, SKOGENbild



Skogsek *Quercus robur*

Skogsekens nordgräns utgörs av södra Värmland, Närke, Västmanland, Uppland och längs kusten upp till Ljusnan. Större ekbestånd norr om Mälardalen finns dock i mycket begränsad omfattning. För att växa bra krävs näringsrika marker med god vattentillgång. Froster under såväl vår som höst är starkt hämmande för ekföryngringar. Dessutom är den kraftigt utsatt för viltbete.

Skogsek har hög prioritet ur skoglig synpunkt och man bör överväga att komplettera urvalet i sydligaste Sverige med högkvalitativ ek från länder med likvärdigt klimat som t.ex. Danmark, Polen och Baltikum. Genresursbestånden bör anläggas så att trädens identitet bevaras på samma sätt som i Skogsstyrelsens genresursbestånd. Det är även viktigt att Skogsstyrelsens genresursbestånd sköts på ett ändamålsenligt sätt, så att inte överlevnad och vitalitet äventyras.

Foto: Famartin



Rödek *Quercus rubra*, Nordamerika

Rödek växer i östra Nordamerika, från området runt de stora sjöarna ned till Georgia i södern. I Sverige saknas naturlig rödek och antalet planterade bestånd är begränsat till allra sydligaste Sverige. Rödek utmärks av att den är snabbväxande och mycket hårdig samt har medelmåttiga ståndortskrav. Det är ett av de utomeuropeiska lövträdslag som uppmärksammas i Sverige och Europa och som skulle kunna få skoglig betydelse. Ett syfte med att inkorporera rödek i ett genförvaltningsprogram skulle vara att öka beredskapen inför kommande klimatförändring. För att bygga upp genresursen skulle det behövas nya träd från Nordamerika. Vi föreslår att frågan utreds.

Foto: Bo Göran Backström, SKOGENbild



Lind *Tilia cordata*

Lind förekommer ända upp till Ångermanland, men är sällan beståndsbildande utan växer främst i blandning med andra lövträdslag. Den har en bred ståndorts-amplitud, men för att växa bra krävs näringsrika marker. Produktionen av grobara frön är oftast obefintlig i vårt klimat eftersom somrarna inte är tillräckligt varma. Ofta sker föryngringen via rotskott.

Foto: Björn Svensson, SKOGENbild



Lönn *Acer platanoides*

Skogslönnen är sällan beståndsbildande utan växer med några spridda träd eller i dungar i lövblandskog. Det är ett av våra härdigaste ädellövträd och förekommer sporadiskt från Skåne och ända upp till södra Norrland där den är relativt frekvent i Gävleborgs län. För att utvecklas väl krävs finjordsrika gärna kalkhaltiga marker. Virket är ljust och lättbearbetat, varför det passar bra till sniderier. Lönn kan vara tvåbyggare men det är mindre vanligt, vilket har betydelse vid planeringen av antalet moderträd.

Foto: Franz Xaver



Sykomorlönn *Acer pseudoplatanus*

Sykomorlönn finns naturligt på det europeiska fastlandet söder om Sverige varifrån den införts under de senaste århundradena och har främst använts som parkträd. Den används även i begränsad omfattning som skogsträd i sydligaste Sverige. Produktionen är ungefär densamma som för ask. Den har också höga markkrav för att växa bra. Den självföryngrar sig lätt via frön och är beståndsbildande till skillnad från skogslönn. Virket är ljust och hårt och har samma användningsområde som bokvirke och är mycket högt värderat. Sykomorlönn är kontroversiellt på grund av sin spridningsförmåga men har också värde för naturvården och skulle kunna få betydelse i ett varmare klimat. Vi föreslår en särskild utredning för detta trädslag.

Foto: Erik Viklund, Skogforsk



Asp *Populus tremula*

Asp finns rikligt i hela landet och växer på många olika ståndorter, men för att uppnå hög produktion krävs bördiga marker. Med tanke på dess rikliga förekomst, är den ur genförvaltningssynpunkt ett lågt prioriterat trädslag. Eftersom produktionen är betydligt mindre än hybridaspens, som är en korsning mellan inhemsk asp (*P. tremula*) och amerikansk asp (*P. tremuloides*), används den för närvarande inte vid skogsodling i Sverige. De aspar som väljs till genresursbestånden kommer också att användas som partner vid nya hybridkorsningar. Asp är tvåbyggare, vilket har betydelse vid planeringen av antal moderträd. För asp är det aktuellt att använda de beskrivna förvaltningsalternativen med kloner.

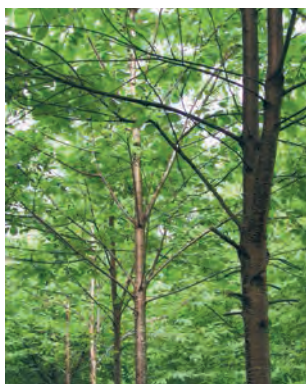
Foto: Lars-Göran Stener, Skogforsk



Poppel *Populus spp*, Nordamerika och Europa

Det finns en mängd olika poppelarter, men förutom vanlig asp växer poppel inte naturligt i Sverige. De mest intressanta arterna för svenskt skogsbruk är *Populus trichocarpa* och *P. balsamifera* (norra USA, Kanada) samt hybrider mellan dessa och *P. maximowiczii* (Japan) samt *P. deltoides* (södra USA). Poppel är ett av de mest snabbväxande trädslagen i Sverige vilket medfört att arbetet med att få fram ett bra odlingsmaterial för hela landet prioriterats upp. Det finns således ett stort behov av insatser, inte minst i form av genresursbestånd för urval av kloner, med syfte att få fram ett klimatanpassat material för hela Sverige. Poppel är tvåbyggare vilket har betydelse vid planeringen av antal moderträd. Även för poppel är de förvaltningsstrategier som utnyttjar kloning lämpliga.

Foto: Lars Rytter, Skogforsk



Fågelbär *Prunus avium*

Fågelbär är ursprungligen införd till Sverige och förekommer endast sporadiskt men tämligen vanligt i södra Sverige och då främst i blandning med andra lövträd. Nordgränsen utgörs av södra Värmland, Västmanland och Uppland. Den har höga markkrav och ett stort ljusbehov för att växa bra. För att upprätthålla de enskilda trädens vitalitet i genresursbestånden krävs att gallringar görs ofta och återkommande.

Foto: Björn Svensson, SKOGENbild



Rönn *Sorbus aucuparia*

Rönn är ett frosttåligt trädslag som är spritt i hela landet. Den har idag i princip inget skogsindustriellt värde men dess förmåga att växa på många olika typer av ståndorter, dess goda klimatiska hårdighet och förmågan att klara sura miljöer som orsakats av luftföroreningar kan göra den intressant framöver. Rönn är dock i denna utredning inte klassad som ett skogligt betydelsefullt trädslag. Skulle den bli mer intressant i framtiden är det bra att känna till att det redan finns ett begränsat utvalt material som planterats i ett klonarkiv.



SKÖTSELBEHOV

Redovisningen av antalet utvalda plusträd som kan tänkas vara tillgängliga som bas för genresursbestånd i tabellerna 4-8 baseras många gånger på gammal information, vilket är en följd av brist på resurser. Vi har således inte full kontroll på vilka av de ursprungligen planterade klonerna som idag lever och hur många individer per klon som existerar i fröplantager, klonarkiv eller i fältförsök. Dessutom är skötseln eftersatt på en del av dessa arealer.

Om plusträden i klonarkiven ska utnyttjas till

genresursbestånd krävs att träden hålls vitala så att de kan producera frö. Det som inledningsvis behöver göras är en inventering vad gäller överlevnad, vitalitet och möjlighet till fröproduktion av samtliga individer i de olika klonarkiven. Därvid upprättas nya arkivkartor där klonernas identitet och position framgår. Vid behov kompletterar man med nya identitetsbrickor på träden. För att gynna blomningen genomförs röjning alternativt gallring runt de aktuella träden. På motsvarande sätt behandlas material i fröplantagerna.

Istället för att enbart göra nyurvalet av moderträd i vanliga skogsbestånd är det utifrån genetisk vinstsynpunkt bättre och ibland direkt nödvändigt (rödal, rödek, poppel) att utnyttja material i de fältförsök som uppnått blomningsbar ålder. I sådana försök bör man 1) göra nya mätningar och analyser för bästa möjliga selektion av genetiskt bra individer, 2) gynna fröproduktionen för de individer som väljs framåt genom utglesning av de träd som står närmast alternativt att de utvalda träden ympas till speciella arkiv. Man kan också tänka sig en skötselmässig gallring alternativt en genetisk gallring (borttagande av de genetiskt sämsta individerna) av hela försök.

KOSTNADSBERÄKNING OCH OPTIMERING AV RESURSFÖRDELNING

Med utgångspunkt i våra förslag har vi gjort en kostnadsberäkning för ett genomsnittligt trädslag där 500 moderträd fördelats på alternativen 5 och 10 populationer om 100 respektive 50 moderträd i utgångsläget (alternativ 1 och 2 i tabell 10).

Summeras kostnadsposterna i tabell 10B: 1 Urval och fröskörd, 2a Plantodling, 3a Beståndsanläggning och 4a Skötsel, blir totalkostnaden för ett trädslag 5,6 milj. kr för 5 populationer om allt arbete görs av Skogforsks personal och plantorna etiketteras samt plantpositionerna identifieras i genresursbestånden. Utan märkning och identifiering blir motsvarande totalkostnad 4,3 milj. kr. Skulle markvärden utföra plantering och skötsel mot ersättning blir kostnaden 3,9 milj. kr. Om markvärden dessutom bekostar hägn, markberedning, plantering och skötsel reduceras Skogforsks kostnader till 2,6 milj. kr. Alternativ 2 med 10 populationer kostar ca 500 000 - 800 000 kr mer. Vid etableringen tillkommer eventuellt kostnader för plantering och avveckling av lågskärm (frostskydd för t.ex. bok) och längre fram i tiden uppstår kostnader för beståndsskötsel och eventuella mätningar och för generationsskiftet.

Den totala kostnaden för alla 10 trädslag där vi föreslagit öppen pollinering i genresursbestånd enligt tabell 9 framgår

av tabell 11 och på motsvarande sätt redovisas den totala kostnaden för de två trädslagen där vi föreslagit förädling i tabell 12. Den totala kostnaden varierar p.g.a. olika insatser från markvärden respektive kontroll/icke kontroll på plantidentitet mellan 33,9 – 67,7 milj. kr (alternativ 1 med 5 populationer) och 40,4 – 77,0 milj. kr (alternativ 2 med 10 populationer). Fördelat över en 20-års period motsvarar detta i genomsnitt 1,7 – 3,3 (alternativ 1) respektive 2,0 – 3,8 (alternativ 2) milj. kr per år.

I tabell 13 redovisas kostnaderna för att anlägga kompletterande forskningsförsök i de fall genresursbestånd anläggs utan plantidentifiering. Alternativet bygger på en överlappande design där 50 av de ursprungligen 100 moderträden per population representeras med 10 plantor per familj, vilket ger totalt 6 500 plantor på 5 lokaler. Totalkostnaden för en försöksserie om totalt 5 försök med ett trädslag blir ca 430 000 kr om Skogforsk gör allt och ca 320 000 kr om markvärden står för hägn, plantering och skötsel.

När en slutgiltig plan utarbetas ska den vägledas av mer detaljerade kostnadsberäkningar och optimeringar av resurserna. Där bör också beräkningar ingå för dimensionering av det antal träd som krävs för att upprätthålla önskad effektiv populationsstorlek med hänsyn till trädslagets egenskaper, fördelning på populationer och lokaler samt förvaltningsmodellernas selektionseffektivitet, etc.



Tabell 10. Kostnader för att anlägga genresursbestånd enligt strategin "Öppen pollinering" för **ett** trädslag. Alternativ 1 grundas på 5 populationer med 100 moderträd per population och för alternativ 2 är motsvarande antal 10 respektive 50.

Tabell 10 A. Förutsättningar

	Alt. 1	Alt. 2
Antal populationer	5	10
Antal moderträd/population	100	50
Antal befintliga moderträd	60	60
Antal nya moderträd som behöver väljas	440	440
Antal moderträd totalt	500	500
Antal genresursbest/population	3	3
Planteringsförband, m ²	5	5
Antal plantor/moderträd per genresursbestånd	50	50
Areal per genresursbest (ha)	2,50	1,25
Antal plantor/genresursbest	5 000	2 500

Tabell 10 B. Kostnader, milj. kr för ett trädslag

	Alt. 1	Alt. 2
1. Urval och fröskörd	1,29	1,29
2a Plantodling inklusive etikettering	0,89	0,89
2b Plantodling exklusive etikettering	0,73	0,73
3a Beståndsetablering inklusive identifiering av plantpositioner	2,76	3,44
Beståndsetablering exklusive identifiering av plantpositioner där:		
3b Skogforsk utför allt arbete	1,56	2,23
3c Markvärden är delaktig i plantering	1,48	2,25
3d Markvärden bekostar hägn, markberedning, plantering	0,47	0,92
Skötseln efter etablering där:		
4a Skogforsk utför allt arbete	0,69	0,79
4b Markvärden är delaktig i skötseln	0,35	0,45
4c Markvärden bekostar skötseln (för Skogforsks del återstår enbart kontroller)	0,10	0,20
Total kostnad inklusive plantidentifiering	5,64	6,41
Total kostnad exklusive plantidentifiering där:		
Skogforsk utför allt arbete	4,28	5,05
Markvärden är delaktig i plantering och skötsel	3,86	4,72
Markvärden bekostar hägn, plantering, skötsel	2,59	3,14

Tabell 11. Totala kostnaden för att anlägga genresursbestånd enligt strategin "Öppen pollinering" för samtliga 10 trädslag enligt två alternativ som baseras på samma förutsättningar som i tabell 10.

Tabell 11A. Total kostnad, milj. kr

	Alt. 1. 5 populationer	Alt. 2. 10 populationer
Total kostnad inklusive plantidentifiering	56,40	64,14
Total kostnad exklusive plantidentifiering där:		
Skogforsk utför allt arbete	42,78	50,53
Markvärden är delaktig i plantering och skötsel	38,59	47,24
Markvärden bekostar hägn, plantering, skötsel	25,90	31,41

Tabell 11B. Genomsnittlig årlig kostnad, milj. kr, utslaget på 20 år

	Alt. 1. 5 populationer	Alt. 2. 10 populationer
Total kostnad inklusive plantidentifiering	2,82	3,21
Total kostnad exklusive plantidentifiering där:		
Skogforsk utför allt arbete	2,14	2,53
Markvärden är delaktig i plantering och skötsel	1,93	2,36
Markvärden bekostar hägn, plantering, skötsel	1,30	1,57

Tabell 12. Totala kostnaden för att anlägga genresursbestånd enligt strategin "Förädling" för de två föreslagna trädslagen (ask, poppel) inklusive plantidentifiering enligt två alternativ som baseras på samma förutsättningar som i tabell 10.

Tabell 12A. Total kostnad, milj. kr

	Alt. 1. 5 populationer	Alt. 2. 10 populationer
Skogforsk utför allt arbete	11,28	12,83
Markvärden bekostar planteringshjälp, skötsel, hägn	8,03	8,95

Tabell 12B. Genomsnittlig årlig kostnad, milj. kr, utslaget på 20 år

	Alt. 1. 5 populationer	Alt. 2. 10 populationer
Skogforsk utför allt arbete	0,56	0,64
Markvärden bekostar planteringshjälp, skötsel, hägn	0,40	0,45

Tabell 13. Kostnader för att anlägga extra försök för att koppla ihop material från 5 olika populationer med vardera 100 moderträd enligt strategin genresursbestånd med öppen pollinering.

Tabell 13A. Förutsättningar

Antal försök (Ett försök anläggs i anslutning till ett av respektive populations ordinarie tre genresursbestånd)	5
Antal familjer utgörs av ett 50 % slumpmässigt urval av de totalt 100 familjerna per population	50
Antal familjer i det sydligaste respektive nordligaste försöket	100
Antal familjer i övriga försök	150
Antal plantor per familj	10
Totala antalet plantor	6500

Tabell 13B. Kostnad, milj. kr, för ett trädslag

Plantodling inklusive etikettering	0,125
Beståndsetablering inklusive identifiering av plantpositioner	0,258
Skötsel efter etablering där:	
Skogforsk utför allt arbete	0,051
Markvärden bekostar skötseln (återstår kontroller som görs av Skogforsk)	0,022
Total kostnad inklusive plantidentifiering där:	
Skogforsk utför allt arbete	0,434
Markvärden är delaktig i plantering och skötsel	0,405
Markvärden bekostar hägn, plantering, skötsel	0,317

Tabell 13C. Total kostnad, milj. kr, för alla 10 trädslag.

Skogforsk utför allt arbete	4,34
Markvärden är delaktig i plantering och skötsel	4,05
Markvärden bekostar hägn, plantering, skötsel	3,17

Tabell 13D. Genomsnittlig årlig kostnad, milj. kr, för alla 10 trädslag under 20 års tid

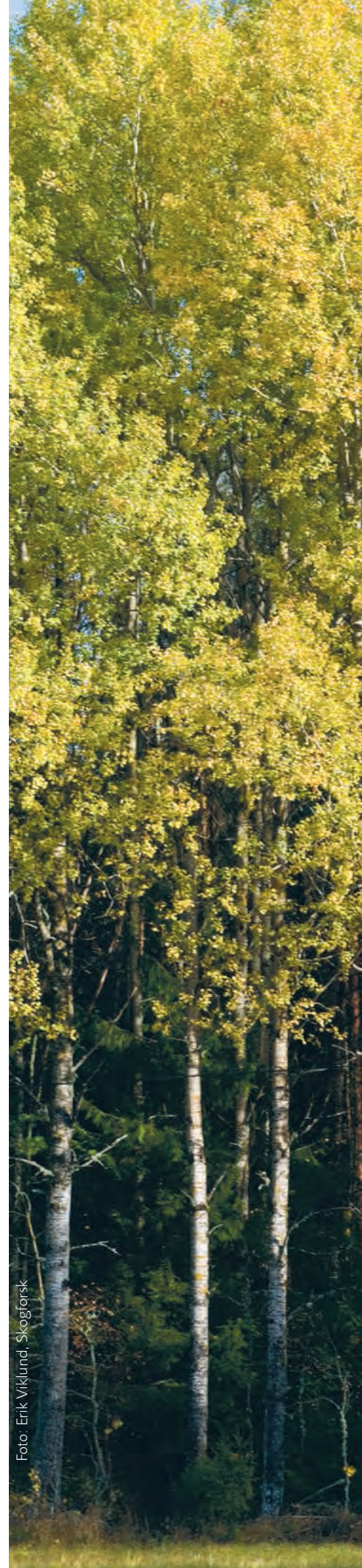
Skogforsk utför allt arbete	0,217
Markvärden är delaktig i plantering och skötsel	0,202
Markvärden bekostar hägn, plantering, skötsel	0,159

ERKÄNNANDE

Dag Lindgren har varit en kreativ och generös samtalspartner under arbetet och fått oss att fördjupa framställningen om modellen med öppen pollinering. Gösta Eriksson som ursprungligen uppmärksammade behovet av genförvaltning för lövträd och utvecklade metoder och visade på möjligheterna att kombinera förädling och genbevarande har också lämnat värdefulla synpunkter på manuskriptet, liksom Bengt Andersson och Bo Karlsson. Jonas Jonzén har gjort kartorna. Slutligen vill vi uppmärksamma Martin Werner och Malmöhus läns landstings miljövårdsfond som i tämligen sen tid försett södra Sverige med en lättillgänglig, mycket värdefull genresurs i form av försök, fröplantager och arkiv för ett stort antal lövträd.

REFERENSER

- Ackzell, L. 1997. Den skogliga genbanken, Status 1996. Del 1 Granplanteringar, Gran- och tall-ymparkiv, Ekplanteringar. Skogsstyrelsen Rapport 4 1997.
- Bale, J.S., Masters, G.J., Hodgkinson, I.D., Awmack, C., Bezemer T.M. & Brown, V.K. 2002. Herbivory in global climate change research: direct effects of rising temperature on insect herbivores. *Global Change Biology*, 8, 1-16.
- Baliuckas, V., Ekberg, I., Eriksson, G. & Norell, L. 1999. Genetic variation among and within populations of four Swedish hardwood species assessed in a nursery trial. *Silvae Genetica* 48, 17-25.
- Baliuckas, V., Lagerström, T. & Eriksson G. 2000. Within-population variation in juvenile growth rhythm and growth in *Fraxinus excelsior* L. and *Prunus avium* L. *Forest genetics* Vol. 7 No. 3 pp. 183-192.
- Baliuckas, V., Lagerström, T. & Eriksson G. 2001. Within-population variation in juvenile growth rhythm and growth in *Quercus robur* L. and *Fagus sylvatica* L. *Forest Genetics* v. 8 (4) 259-269.
- Björkman, C. Bylund, H. & Berggren, Å. 2011. Insekter och klimatförändringar – vad vi vet, tror oss veta och inte vet. *Fakta Jordbruk, Nr. 4. Även som Fakta Skog, Nr. 6.*
- Black-Samuelsson, S. 2012. Genbevarande av skogsträd. Årsbok 2011 Föreningen Skogsträdsförädling. Uppsala, s 25-28.
- Bradshaw, H.W., Holmqvist, B.H., Cowling, S.A. & Sykes, M.T. 2000. The effect of climate change on the distribution and management of *Picea abies* in southern Scandinavia. *Can J. For. Res.* 30: 1992-1998.
- Danell, Ö. 1993a. Breeding programmes in Sweden. 1. General approach. *In* Progeny testing and breeding strategies: Proceedings of the Nordic Group of Tree Breeders, Edinburgh, 6–10 Oct 1993. *Edited by* S. J. Lee. Forestry Authority, Scotland. pp.128 (i–v).
- Danell, Ö. 1993b. Tree breeding strategy: Are we too concerned conservationists but inefficient breeders. *In* Progeny testing and breeding strategies: Proceedings of the Nordic Group of Tree Breeders, Edinburgh, 6–10 October 1993. *Edited by* S. J. Lee. Forestry Authority, Scotland. pp. 80–94.
- Eriksson, G. 2001. Conservation of noble hardwoods in Europe. *Canadian Journal of Forest Research* 31: 577-587.
- Eriksson, G., Ekberg, I. & Clapham, D. 2007. An introduction to forest genetics. Uppsala SLU pp 185.
- Eriksson, G., Namkoong, G. & Roberts, J.H. 1993. Dynamic gene conservation for uncertain futures. *For. Ecol. Manage.* 62: 15-37.
- Falconer, D.S. & Mackay, T.F.C. 1996. Introduction to quantitative genetics, 4th Edition. Longman. London and New York. 464 pp.
- FAO, DFSC, IPGRI. 2001. Forest genetic resources conservation and management. Vol. 2: In managed natural forests and protected areas (*in situ*). International Plant Genetic Resources Institute, Rome, Italy.
- FAO, FLD, IPGRI. 2004a. Forest genetic resources conservation and management. Vol. 1: Overview, concepts and some systematic approaches. International Plant Genetic Resources Institute, Rome, Italy.
- FAO, FLD, IPGRI. 2004b. Forest genetic resources conservation and management. Vol 3: In plantations and genebanks (*ex situ*). International Plant Genetic Resources Institute, Rome, Italy.
- Frankham, R., Ballou, J.D. & Briscoe, D.A. 2010. Introduction to Conservation Genetics. Cambridge University Press. 619 pp.





- Franklin, I.R. 1980. Evolutionary changes in small populations. *In* Conservation biology – an evolutionary ecological perspective. *Edited by* M.E. Soulé and B.A. Wilcox. Sinauer, Sunderland, Massachusetts, USA. pp. 135–149.
- Hamilton, G. 1995. Skogsodlingsmaterial av inhemska lövträd. Utredning på uppdrag av Centrala Frö- och plantrådet. Skogsstyrelsen 12 s.
- Hamrick, J.L. 2004. Response of forest trees to global environmental changes. Forest Ecology and Management 197 (2004) 323–335.
- Hanewinkel, M., Cullmann, D.A., Schelhaas, M.-J., Naubours, G.-J. & Zimmermann, N.E. 2003. Climate change may cause severe loss in the economic value of European forest land. Nature Climate Change 3, 203–207.
- Hickler, T., Vohland, K., Feehan, J., Miller, P.A., Smith, B., Costa, L., Giesecke, T., Fronzek, S., Carter, T.R., Cramer, W., Kühn, I. & Sykes M.T. 2012. Projecting the future distribution of European potential natural vegetation zones with a generalized, tree species-based dynamic vegetation model. *Global Ecology and Biogeography, (Global Ecol. Biogeogr.)* (2012) 21, 50–63.
- IPCC, 2007. Climate change 2007: Mitigation. Contribution of Working group III to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [B. Metz, O. R. Davidson, P. R. Bosch, R. Dave, L. A. Meyer (eds)], Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.
- Jonsson, A. & Eriksson, G. 1989. A review of genetic studies of some important traits in the genera *Acer*, *Fagus*, *Prunus*, *Quercus* and *Ulmus*. Rapp. och upps. 44, 50 pp.
- 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* 11:401–418.
- Koskela, J., Buck, A. & Teissier du Cros, E. (eds.) 2007. Climate change and forest genetic diversity Implications for sustainable forest management in Europe, 111 pp.
- Kremer, A. 2007. How well can existing forests withstand climate change? *In*: Koskela, J., Buck, A., Teissier du Cros, E. (eds.). Climate change and forest genetic diversity Implications for sustainable forest management in Europe, 3–15.
- Kroon, J., Rosvall, O. & Ericsson, T. 2011. Lodgepole pine breeding strategy. In Review of the Swedish Tree Breeding Programme. *Edited by* O. Rosvall. Skogforsk, Uppsala, Sweden. pp. 71–75.
- La Porta, N., Capretti, P., Thomsen, I.M., Kasanen, R., Hietala, A.M. & von Weissenberg, K. 2008. Forest pathogens with higher damage potential due to climate change in Europe. Can. J. Plant Pathol. 30: 177–195.
- Lindgren, D. & Ying C.C. 2000. A model integrating seed source adaptation and seed use. New Forest 20: (1) 87–104.
- Lindgren, D., Gea, L.D. & Jefferson, P.A. 1996. Loss of genetic diversity monitored by status number. Silvae Genet. 45: 52–59.
- Lacy, R.C. 1987. Loss of genetic diversity from managed populations: Interacting effects of drift, mutation, immigration, selection, and population subdivision. Conserv. Biol. 1: 143–158.
- Lagerström, T. & Eriksson, G. 1996. Improvement of trees and shrubs by phenotypic selection for landscaping in urban and rural areas – a Swedish example. For. & Landsc. Res. 1996: 1: 349–366.

- Lambeth, C., Lee, B.C., O'Malley, D. & Wheeler, N. 2001. Polymix breeding with parental analysis of progeny: an alternative to full-sib breeding and testing. *Theor. Appl. Genet.* 103(6/7): 930-943.
- Lande, R. & G.F. Barrowclough. 1987. Effective population size, genetic variation, and their use in population management. Pp. 86-123 *in* Viable Populations for Conservation (M. Soulé, ed.) Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Langvall, O. 2011. Impact of climate change, seedling type and provenance on the risk of damage to Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst) seedlings in Sweden due to early summer frosts. *Scandinavian Journal of Forest Research, Supplement* 11, 56-63.
- Lynch, M. 1996. A quantitative-genetic perspective on conservation issues. *In* Conservation genetics: case studies from nature. *Edited by* J.C. Avise and J.L. Hamrick. Chapman & Hall, New York. pp. 471-501.
- Lefèvre, F. 2007. Conservation of Forest Genetic Resources: the case of France. *In*: Koskela, J., Buck, A., Teissier du Cros, E. (eds.). Climate change and forest genetic diversity Implications for sustainable forest management in Europe, 95-101.
- Mátyás, C. 2007. What do Field Trials tell about Future Use of Forest Reproductive Material? *In*: Koskela, J., Buck, A., Teissier du Cros, E. (eds.). Climate change and forest genetic diversity Implications for sustainable forest management in Europe, 53-68.
- Myking, T. 2002. Evaluating genetic resources of forest trees by means of life history traits - a Norwegian example. *Biodiversity and Conservation* 11:1681-1696.
- Namkoong, G. 1984. A control concept of gene conservation. *Silvae Genet.* 33: 160-163.
- Namkoong, G. 1988. Sampling for germplasm collections. *Hort Science*, 23: 433-437.
- Nikulin, G., Kjellström, E., Hansson, U., Strandberg, G. & Ullerstig, A. 2011. Evaluation and future projections of temperature, precipitation and wind extremes over Europe in an ensemble of regional climate simulations. *Tellus Series a-Dynamic Meteorology and Oceanography* 63(1):41-55.
- Skogsstyrelsen 2012. The state of forest genetic resources in Sweden. Report to FAO. Skogsstyrelsen Rapport 12. 2012.
- Skogsstyrelsen, 2013a. Skogsstatistisk årsbok <http://www.skogsstyrelsen.se/Myndigheten/Statistik/Amnesomraden/Skogsvard-och-miljohansyn/Tabeller-figurer/>
- Skogsstyrelsen, 2013b. Rikslängden. <http://www.skogsstyrelsen.se/sv/Aga-och-bruka/Lagen/Handelsregler/Rikslangden-och-National-List/>
- SLU, 2013. Rödlistan för hotade arter. <http://www.slu.se/sv/centrumbildningar-och-projekt/artdatabanken/rodlistan/>.
- Stener, L.-G. 2011. Broadleaved species. *In* Review of the Swedish Tree Breeding Programme. *Edited by* O. Rosvall. Skogforsk, Uppsala, Sweden. pp. 76-79.
- Stener, L.-G. 2013. Clonal differences in susceptibility to the dieback of *Fraxinus excelsior* in southern Sweden. *Scand. J. of For. Res.* 28: 205-216.
- Sturrock, R.N., Frankel S.J., Brown, A.V., Hennon, P.E., Kliejunas J.T., Lewis, K.J., Worrall, J.J. & Woods, A.J. 2011. Climate change and forest diseases. *Plant Pathology* (2011) 60, 133-149.
- Valera, M.C. & Eriksson, G. 1995 Multipurpose Gene Conservation in *Quercus suber* - a portugese example. *Silvae Genetica* (44) 28-37.
- White, T., Adams, W.T. & Neale, T.L. 2009. Forest genetics. 682 pp. Cromwell Press Group, Trowbridge
- Yanchuk, A. 2001. A quantitative framework for breeding and conservation of forest tree genetic resources in British Columbia. *Can. J. For. Res.* 31: 566-576.





SKOGFORSK

Uppsala Science Park, 751 83 Uppsala
Tel. 018-18 85 00. Fax. 018-18 86 00
E-post. info@skogforsk.se
www.skogforsk.se

Foto: Erik Viklund, Skogforsk