

ARBETSRAPPORT

FRÅN SKOGFORSK NR 532 2003



Motståndskraft mot gremmeniellaskador är förenligt med hög tillväxt

FÖRFATTARE: Johan Eriksson & Ola Rosvall.

Foto: Tallens genetiska variation i motståndskraft mot svampen *Gremmeniella abietina* är stor.

Ämnesord: *Gremmeniella abietina*, avkommeförsök, proveniensförsök, genetiska parametrar, tallförsök Botjärn.

Skogforsk – Stiftelsen Skogsbrukets Forskningsinstitut

Skogforsk arbetar för ett långsiktigt, lönsamt skogsbruk på ekologisk grund. Bakom Skogforsk står skogsbolag, skogsägareföreningar, stift, gods, allmänningar, plantskolor, SkogsMaskinFöretagarna m.fl., som betalar årliga intressentbidrag. Hela skogsbruket bidrar dessutom till finansieringen genom en avgift på virke som avverkas i Sverige. Verksamheten finansieras vidare av staten enligt särskilt avtal och av fonder som ger projektbundet stöd.

Skogforsk arbetar med forskning och utveckling med fokus på tre centrala frågeställningar: Skogsodlingsmaterial, Skogsskötsel samt Råvaruutnyttjande och produktionseffektivitet. På de områden där Skogforsk har särskild kompetens utförs även i stor omfattning uppdrag åt skogsföretag, maskintillverkare och myndigheter.

Serien ARBETSRAPPORT dokumenterar långliggande försök samt inventeringar, studier m.m. och distribueras enbart efter särskild beställning.

Forsknings- och försöksresultat från Skogforsk publiceras i följande serier:

SKOGFORSK-NYTT: Nyheter, sammanfattningar, översikter.

RESULTAT: Slutsatser och rekommendationer i lättillgänglig form.

REDOGÖRELSE: Utförlig redovisning av genomfört forskningsarbete.

HANDLEDNINGAR: Anvisningar för hur olika arbeten lämpligen utförs.

ISSN 1404-305X

Förord

Den här studien möjliggjordes av de omfattande gremmeniellaskador som drabbade Sveriges skogar och några av Skogforsks försök under 2001 och 2002. Den ger ett bidrag till ökad kunskap om den genetiska strukturen i trädbeståndens motståndskraft mot skadesvampen *Gremmeniella abietina*. Under arbetets gång ökades ambitionsnivån i analysen och en mer avancerad statistisk metod togs i bruk. Den borde ha tillämpats fullt ut men vi har inte ansett det nödvändigt att göra om alla beräkningar, eftersom det inte skulle ändra huvudresultatet. Torgny Persson var till stor hjälp med den statistiska bearbetningen och Björn Hannrup har lämnat värdefulla synpunkter på manuskriptet.

Innehåll

Sammanfattning	5
Bakgrund	5
Syfte.....	6
Material & Metod	6
Generella data om försöket.....	6
Inventeringsmetodik.....	6
Statistisk bearbetning.....	7
Metod 1: Analys med fixa effekter.....	8
Metod 2: Skattning av genetiska varianskomponenter.....	8
Beräkningar av arealproduktion.....	9
Resultat	10
Skadornas omfattning	10
Skadegrad på proveniensnivå.....	11
Skadegrad på familjenivå.....	13
Arealproduktion kontra skadegrad.....	14
Genetiska varianskomponenter	15
Diskussion.....	16
Genetiska parametrar och genetisk struktur för skadornas omfattning	16
Samband mellan skadegrad och tillväxtpotential	16
Referenser.....	18
Bilaga 1 Försökskarta	19

Sammanfattning

Efter ett par år med mild och fuktig väderlek upptäcktes omfattande angrepp av svampen *Gremmeniella abietina* på tall i stora delar av landet, främst i Mellansverige. Flera av Skogforsks genetiska fältförsök skadades, bl.a. ett kombinerat avkomme- och proveniensförsök, anlagt med varje sort på stora parceller under 1940-talet utanför Ånge. Genom att totalinventera svampskadorna framkom att det fanns stora genetiskt betingade skillnader i skadornas omfattning mellan enskilda träd inom en familj (halvsyskonskara), mellan familjer och mellan provenienser. Den additiva genetiska variansen för skadegrad var stor, även i relation till den totala variationen inkluderande miljövariation. Provenienserens ursprung var emellertid för snäva för att några allmängiltiga slutsatser om förflyttningseffekter skulle kunna dras. Trädstorleken i sig hade störst betydelse för hur hårt ett träd drabbats av svampen. Små träd drabbades mest och stora minst, vilket berodde främst på den miljöbetingade skiktningen mellan träd inom ytor oavsett proveniens eller familj. Däremot fanns det ingen skillnad i skadegrad beroende på familjernas areella produktionspotential, d.v.s. motståndskraft mot gremmeniellaskada och tillväxtpotential tycks vara genetiskt oberoende. Sammanfattningsvis visar resultaten att trädens motståndskraft i förhållandevis hög grad är kopplat till det genetiska arvet. Möjligheterna att enbart förädla för ökad motståndskraft mot svampen eller i kombination med ökad tillväxt är stor.

Bakgrund

De regniga och fuktiga somrarna och därtill milda vintrarna åren 2001 och 2002 gynnade sporspridning och tillväxt av svampen *Gremmeniella abietina*. Dessa klimatförhållanden försämrade samtidigt trädens motståndskraft mot svampen. Under våren och sommaren 2001 visade sig flera tallbestånd vara hårt drabbade av svampangrepp, framför allt i Syd- och Mellansverige. Skador fanns dock på tall över hela landet. Svampen hade angripit även contortatall och gran men skadorna var förhållandevis obetydliga. Äldre proveniens- och avkommeförsök utgör unika material som kan komma till stor nytta för att snabbt få kunskap om ett visst förlopp i skogen t.ex. för att ta reda på orsakerna till skadevariationen vid ett omfattande svampangrepp.

Ett kombinerat proveniens- och avkommeförsök Botjärn anlagt av Föreningen Skogsträdsförädling 1949 visade sig sommaren 2001 ha betydande svampskador. Detta försök är ett av flera som Skogforsk under hösten 2001 specifikt inventerade för att studera angrepp av svampen (Rosvall, 2002). Det speciella med Botjärn är att flera bestånd inte långt från försökslokalen är representerade med många avkommefamiljer och att familjerna är planterade på stora parceller. Försök med syskonen samlade på parceller jämfört med försök där alla träden från olika försöksled är slumpvis blandade, etträdsparceller, ger ökad möjlighet att studera komplicerade samband mellan genetik och miljö när olika genetiska parametrar skall uppskattas.

Syfte

Huvudsyftet med studien var att kartlägga hur den genetiska variationen i gremmeniellaskador/motståndskraft i en mellan-norrländsk tallpopulation är strukturerad mellan bestånd och mellan individer inom bestånd samt att studera sambandet mellan tillväxt och skada/motståndskraft.

Material & Metod

GENERELLA DATA OM FÖRSÖKET

Tallförsök S23F4910078 Botjärn ligger i Västernorrlands län på 445 m.ö.h. ca 2 mil väster om Ånge (lat. 62°32'N, long. 15°21'Ö) och var vid inventeringen 52 år gammalt. Försöket ligger i en sydvästsluttning, terrängen är småkuperad och marken är sandig-moig morän av frisk ristyp med ståndortsindex T23 (H₁₀₀) (Lundmark & Persson, 1985). Sommaren 2000 gallrades försöket manuellt med efterföljande maskinell skotning. Den tidigare dokumentationen av det inventerade försöket, Botjärn, visar på ett jämt och fint, teniskt mycket bra försök utan några betydande angrepp av svamp eller annan kalamitet (t.ex. snöbrott). Det har hittills använts för produktionsstudier.

De 34 försöksleden kommer från 10 olika tallbestånd (tabell 1). Trettio försöksled utgörs av avkommor från öppet pollinerade enskilda träd från 6 bestånd. Dessa avkommor antas vara halvsyskonfamiljer¹. Resterande 4 försöksled utgörs av öppet pollinerat beståndsfrö. Försöksleden är utlagda i parceller om ursprungligen 10 × 10 plantor med 1,5 × 1,5 m förband i fyra upprepningar (block). Designen är Fishers blockmetod (randomiserade block).

Tabell 1.

Ursprunget av de 34 försöksleden i försöket (F = familj, B = beståndsfrö).

Bestånd	Lat.°	Long.°	Alt. (m)	Försöksled	
1 Sundmo	62,50	16,67	250	1–5	F
2 Östavall, Finnsjön	62,40	15,50	275	6–15 (10.1 och 10.2)	F
3 Östavall, Floberget	62,42	15,52	430	16–18	F
4 Haverö	62,43	15,35	255	19–26	F
5 Västeråsen	62,95	16,67	100	27–28	F
6 Brattmyrbodarna	63,03	16,75	300	29	F
7 Ramsele-Edsele	63,50	–	200	30	B
8 Parti 1/45 SVS Sollefteå	–(63)	–	250	31	B
9 Medelpad, Östavallområdet	62,42	15,50	250	32	B
10 Åsarna, plusbestånd	62,65	15,33	400	33	B

INVENTERINGSMETODIK

Inventeringen av gremmeniellaskadorna följde i stort den instruktion som arbetades fram av SLU hösten 2001 men modifierades för att passa våra syften (se tabell 2).

¹ Även benämnt familj i texten.

Tabell 2.
Mätvariabler vid inventeringen

Skadegrad	Andel av kronan med bortfallna (döda) barr och bruna barr som fortfarande sitter kvar på grenen i procent av hela kronan (tänkt frisk krona). Naturligt höstfärgade barr anses som friska. Även luckor efter blomning, påverkan av trängsel och normalt barravfall p.g.a. ålder har betraktas som naturligt bortfall. Detta förfaringssätt motsvarar en sammanslagning av det som klassificeras som färska <i>Gremmeniella</i> -symptom (= döda knoppar och barr) och trolig äldre <i>Gremmeniella</i> (= döda grenar utan barr) i den i texten nämnda <i>Gremmeniella</i> -instruktionen.
Skadeposition	Skadans tyngdpunkt i kronan, noteras som "nedre", "övre" eller "hela kronan". Mer än 50 % skadegrad resulterar alltid i en "hela kronan"-bedömning.
Sekundära insektsangrepp	Flyghål av insekter på döda eller döende träd (>90 % krondöd).

Arbetet genomfördes av två inventerare. Den ena inventeraren bedömde okulärt svampangreppets skada i kronan, delvis med hjälp av kikare, medan den andre höll reda på positionen av det enskilda trädet. Dessa två arbetsuppgifter växldes jämt mellan de två inventerarna. Inventeringen utfördes under oktober 2001. Okulär inventering av skadegrad försvåras avsevärt med ökad storlek på träden. Det var en av anledningarna till att både avsaknad av barr och brunrödfärgning av barr klassades tillsammans. Väderförhållanden spelar också stor roll för möjligheterna att okulärt bedöma skador i kronan. Siktförhållandena var dock fullt tillfredsställande vid mätningen. Före inventeringsarbetet besöktes och studerades skog med gremmeniellaskador tillsammans med expertis. Det rådde inget tvivel om att skadorna i Botjärn orsakats av gremmeniellavampen.

STATISTISK BEARBETNING

Vid den statistiska analysen delades materialet upp i två delar dels en **proveniensdel** med samtliga försöksled (10 bestånd med totalt 2 793 träd), dels en **familjedel** som endast innehöll familjematerialet med avkommor från 29 moderträd från 5 bestånd (försöksled 1–10.1, 10.2–28 enligt tabell 1) och totalt 2 343 träd. För proveniensdelen togs försöksled 31 inte med vid analysen av latitudeffekt p.g.a. att latitudursprunget var osäkert. Likaså uteslöts försöksled 29 ur familjedelen eftersom ledet bara representerar ett moderträd i ett bestånd och att det därför inte gick att skilja mellan beståndseffekt och familjeffekt.

För den statistiska analysen användes två olika analysmetoder: Metod 1 med fixa effekter för att studera effektnivåer och regressionssamband och Metod 2 med slumpmässiga effekter för att skatta genetiska varianskomponenter. Båda metoderna användes på de två materialdelarna och en statistisk modell anpassades för respektive del (se nedan modell 1a, 1b respektive 2a, 2b). Medelvärden (LS-means) för proveniensdelen respektive familjedelen beräknades med proceduren GLM i SAS® (1999).

Metod 1: Analys med fixa effekter

Vid den statistiska analysen med fixa effekter användes proceduren GLM i SAS® (1999). Proveniensdelen användes för att studera det geografiska ursprungets (proveniensen) och trädstorlekens (diameterns) betydelse för skadegraden och analyserades med modell 1a:

$$y_{ijkl} = \mu + a_i + \beta \cdot (\text{lat}) + \gamma \cdot (\text{dia}) + e_{ijkl} \quad (1a)$$

där y_{ijkl} = skadegraden på det enskilda trädet, μ = medelskadegrad, a_i = fix effekt av det i :te blocket ($i=1, \dots, 4$), β och γ = linjär regressionskoefficient, lat = latitudursprung för bestånd (kovariat), dia = tr addediameter (kovariat) (efter mätning 2000), e_{ijkl} = slumpmässig residualavvikelse som antas vara individuellt oberoende och med slumpmässig fördelning.

Familjedelen användes för en statistisk analys av de olika effekterna av bestånd och familj på skadegraden och analyserades med modell 1b:

$$y_{ijkl} = \mu + a_i + b_j + c_{k(j)} + \gamma \cdot (\text{dia}) + e_{ijkl} \quad (1b)$$

där y_{ijkl} = skadegraden på det enskilda trädet, μ = medelskadegrad, a_i = fix effekt av det i :te blocket ($i=1, \dots, 4$), b_j = fix effekt av det j :te beståndet ($j=1, \dots, 5$), $c_{k(j)}$ = fix effekt av den k :te familjen ($k=1, \dots, 29$) i det j :te beståndet ($j=1, \dots, 5$), γ = linjär regressionskoefficient, dia = tr addediameter (kovariat) (efter mätning 2000), e_{ijkl} = slumpmässig residualavvikelse som antas vara individuellt oberoende och med slumpmässig fördelning.

Metod 2: Skattning av genetiska varianskomponenter

De genetiska varianskomponenterna skattades genom en bivariat analys (two-trait model) med restricted maximum likelihood teknik (REML, Patterson and Thompson 1971) med datorprogrammet ASREML (Gilmour *et al.* 2001). Proveniensdelen analyserades med modell 2a:

$$\mathbf{y}_i = \mathbf{X}\mathbf{b}_i + \mathbf{Y}\mathbf{r}_i + \mathbf{Z}\mathbf{p}_i + \mathbf{e}_i \quad (2a)$$

och familjedelen med modell 2b:

$$\mathbf{y}_i = \mathbf{X}\mathbf{b}_i + \mathbf{Y}\mathbf{r}_i + \mathbf{Z}\mathbf{p}_i + \mathbf{W}\mathbf{f}_i + \mathbf{e}_i \quad (2b)$$

där i avser de två egenskaperna skadegrad respektive diameter, $\mathbf{y}_i$ = observationsvektorn för det individuella trädet för egenskap i . $\mathbf{b}_i$, $\mathbf{r}_i$, $\mathbf{p}_i$, $\mathbf{f}_i$, $\mathbf{e}_i$ = vektorerna för fix effekt av block, fix effekt av ruta, slumpmässig effekt av bestånd, slumpmässig effekt av familj och miljöeffekten. För en mer detaljerad beskrivning av matrismodellen hänvisas till Persson (2001).

För familjedelen antogs att alla träd i en familj är halvsyskon och att familjevariationen är representativ för vad som kan förväntas mellan bestånd inom en population, vilket lett till att den additiva genetiska variansen (V_A) beräknats som

$\hat{\sigma}_p^2 + 4\hat{\sigma}_f^2$. För proveniensdelen definierades en varianskomponent mellan bestånd (V_{Prov}) som $\hat{\sigma}_p^2$. Den fenotypiska variansen (V_F) beräknades som $\hat{\sigma}_p^2 + \hat{\sigma}_f^2 + \hat{\sigma}_e^2$ i familjedelen och som $\hat{\sigma}_p^2 + \hat{\sigma}_e^2$ i proveniensdelen där $\hat{\sigma}_p^2$ = variansen mellan bestånd, $\hat{\sigma}_f^2$ = variansen inom bestånd och $\hat{\sigma}_e^2$ = residualvariansen.

Förädlingseffektiviteten av ett fenotypurval skattades i familjedelen genom hertabiliteten (3) och beräknades enligt:

$$\hat{h}^2 = V_A / V_F \quad (3)$$

På samma sätt beräknades additiva genetiska kovariansen ($COV_{A,A'}$) mellan de två egenskaperna skadegrad och diameter för familjedelen som $\hat{\sigma}_{p_{A,A'}} + 4\hat{\sigma}_{f_{A,A'}}$ där $\hat{\sigma}_{f_{A,A'}}$ = kovariansen inom bestånd. Korrelationsskattningar beräknades därefter som:

$$r = COV_{A,A'} / \sqrt{(V_A V_{A'})} \quad (4)$$

Variationskoefficienten för den additiva variansen (CV_A) är ett mått på förädlingspotentialen och beräknades som:

$$CV_A = \frac{\sqrt{V_A}}{\bar{x}} \quad (5)$$

där $\bar{x}$ är medelvärde i försöket.

BERÄKNINGAR AV AREALPRODUKTION

För att få ett mått på den långsiktiga produktionspotentialen beräknades stående volym för vart och ett av försöksleden efter mätning år 2000. Volymen (V_{m_p}) för provträden beräknades först med Näslunds mindre funktion för norra Sverige (PS, 1994). Därefter konstruerades en sekundär volymfunktion som användes vid beräkning av alla de enskilda trädens volymer (V_m) i respektive försöksled.

Provträdsdiameter (D_p) beräknades som $D_p = \sqrt{(d_1^2 + d_2^2)/2}$ där d_1 och d_2 = de korsklavade diametrarna. Den sekundära volymfunktionen (6) gjordes efter C. Hofmann 1982, med korrigering av logaritmisk bias och fick följande utseende:

$$V_m = e^{(0,62589 + 1,37612 \cdot \ln D - 0,01084 \cdot \ln^4 D + LB)} \quad (6)$$

där V_m = volymen, D = korsklavade tr addediametern för det enskilda trädet och LB = logaritmisk bias beräknad som $\hat{\sigma}_e^2 \cdot 0,5$ för funktionen

$\ln V_{m,p} = 0,2589 + 1,37612 \cdot \ln D_p - 0,01084 \cdot \ln^4 D_p$. $\ln^4 D$ togs med i funktionen då den visade sig vara signifikant ($p < 0,0001$) i regressionsanalysen. För att undvika kanteffekter beräknades volymen för respektive försöksled för en netto-parcell med kanträden borttagna.

Resultat

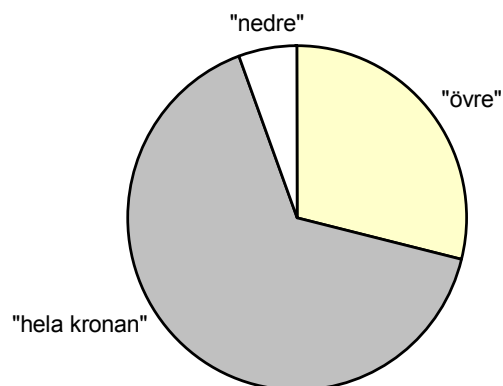
SKADORNAS OMFATTNING

I hela datamaterialet, d.v.s. i proveniensen delen var 71 % av träden skadade och i den reducerade familjedelen hade 73 % av träden synbara skador. I genomsnitt var skadegraden ca 18 %, d.v.s. att stor del av kronan var skadad (se tabell 3). Det fanns tydliga skillnader i skadegrad mellan de olika försöksleden. I bilaga 1 visas försöksstrukturen och den geografiska fördelningen av skadorna. Försöksled med högst skadegrad hade omfattande skador i alla fyra blocken. Det var en tydlig spatial koncentration av försöksleden, med en skadegrad på över 20 %, och låg vid östra delen av försöket. De försöksled som hade den lägsta totala genomsnittliga skadegraden återfanns även i detta område men med låga angrepp av svampen.

Tabell 3.
Genomsnittlig skadegrad i varje block (% av kronan).

Block	1	2	3	4	1–4
$\bar{x}$	17,0	23,4	17,7	13,4	17,8
medelfel	1,0	0,9	1,0	1,0	

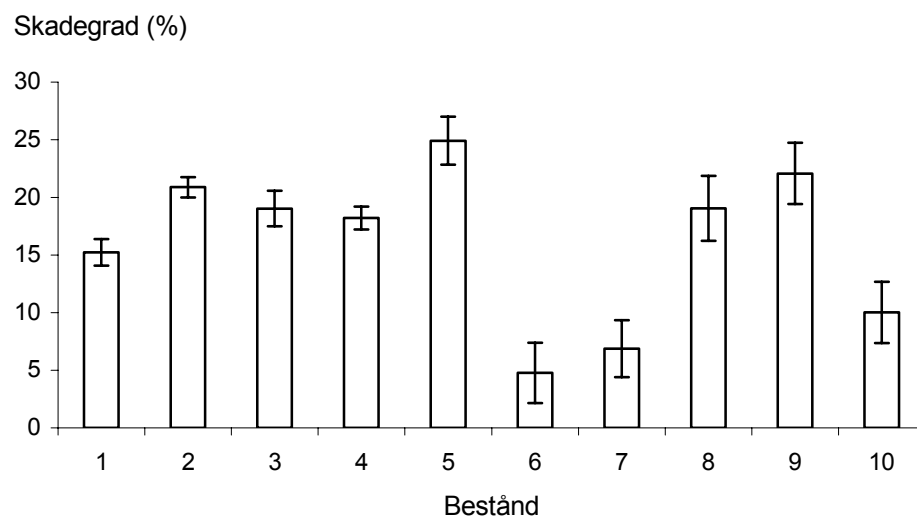
Skadorna på de enskilda träden i försöket var framför allt lokaliserade till de yttersta delarna av trädkronan. I de allra flesta fall var det tydligt att svampen först angripit det senaste årets skott och sedan dödat grenen in mot stammen. Vid bedömningen av skadans position i kronan sattes ofta klassen "hela kronan". Skador i endast den nedre hälften av kronan var sällsynta (figur 1). Det fanns inga tecken på sekundära insektsangrepp i försöket.



Figur 1.
Gremmeniellaskadans tyngdpunkt i kronan.

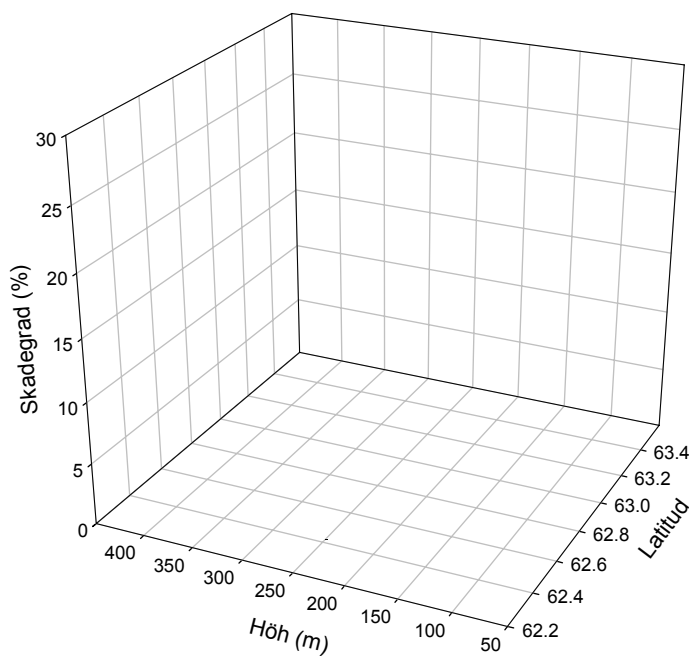
SKADEGRAD PÅ PROVENIENSNIVÅ

De olika bestånden/provenienser hade tydliga skillnader i skadegrad (figur 2). Sambandet mellan beståndens skadegrad och deras ursprung uttryckt med latitud och höjd över havet visas i figur 3. En hög skadegrad återfanns hos försöksled som kom från sydligare latitud.



Figur 2.

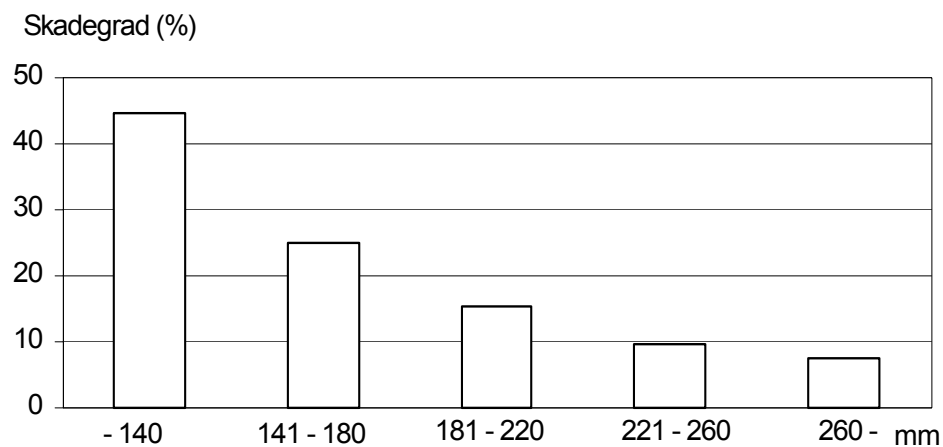
Skadegraden och dess medelfel för bestånden (provenienser) i försöket. Bestånd 1–6 är medeltal av halvsyskonfamiljer, bestånd 6 innehåller endast ett moderträd och bestånd 7–10 har uppkommit ur beståndsförö.



Figur 3.

Samband mellan beståndens skadegrad och deras ursprung uttryckt med latitud och höjd över havet.

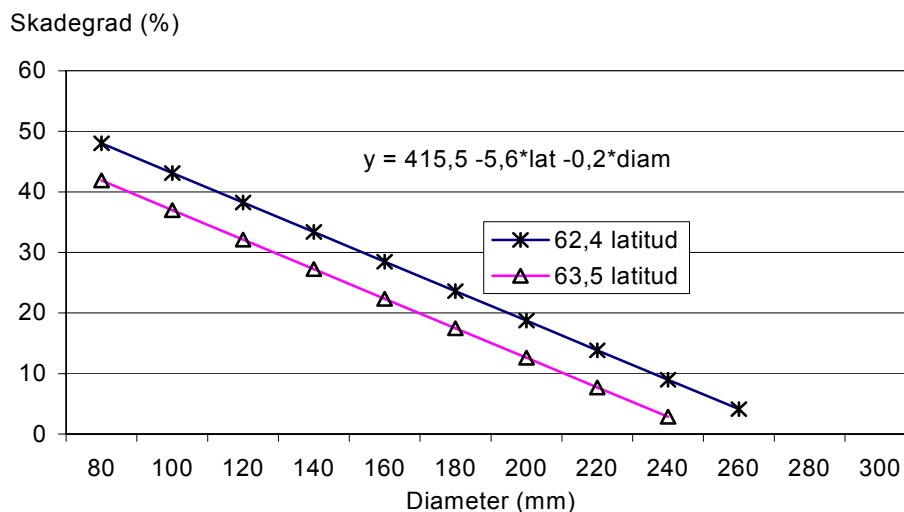
Det fanns en tydlig trend att de klenaste träden hade de största skadorna oavsett bestånds- eller familjetillhörighet (figur 4). Regressionsanalysen påvisade hög signifikans för inflytandet på skadegraden av trädens diameter och beståndens ursprungslatitud (tabell 4). Figur 5 visar hur mycket skadegraden minskar med ökad diameter respektive nordligare ursprung i det här analyserade intervallen för diameter och latitudursprung.



Figur 4.
Den genomsnittliga skadegraden för hela materialet fördelat på 5 diameterklasser.

Tabell 4. Regressionsanalys av proveniensdelen ($R^2 = 0,13$, $\bar{x} = 18,1$)

Variationskälla	DF	MS	F	p
Block	3	11 694,2	18,51	<0,0001
Ursprungslatitud	1	16 510,5	26,13	<0,0001
Diameter	1	202 397,9	320,28	<0,0001



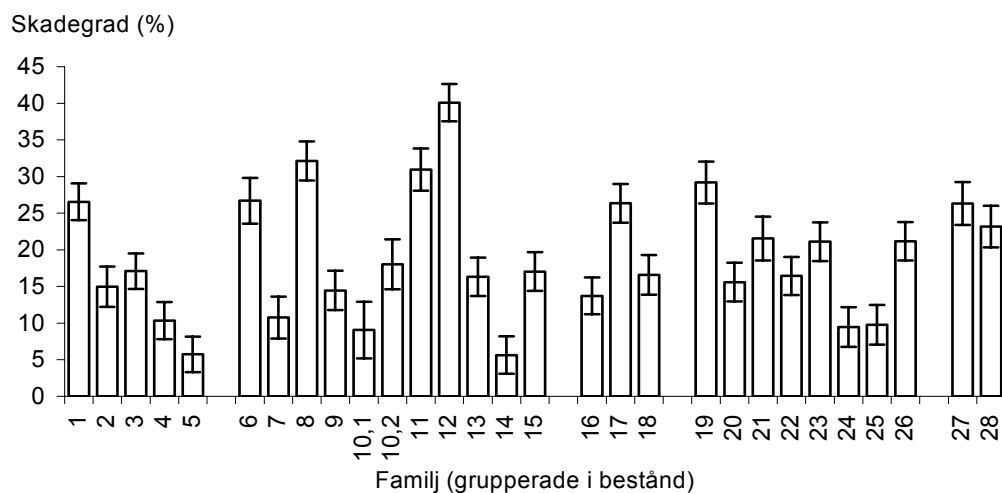
Figur 5.
Trädstorlekens och beståndsursprungets betydelse för skadegraden.

SKADEGRAD PÅ FAMILJENIVÅ

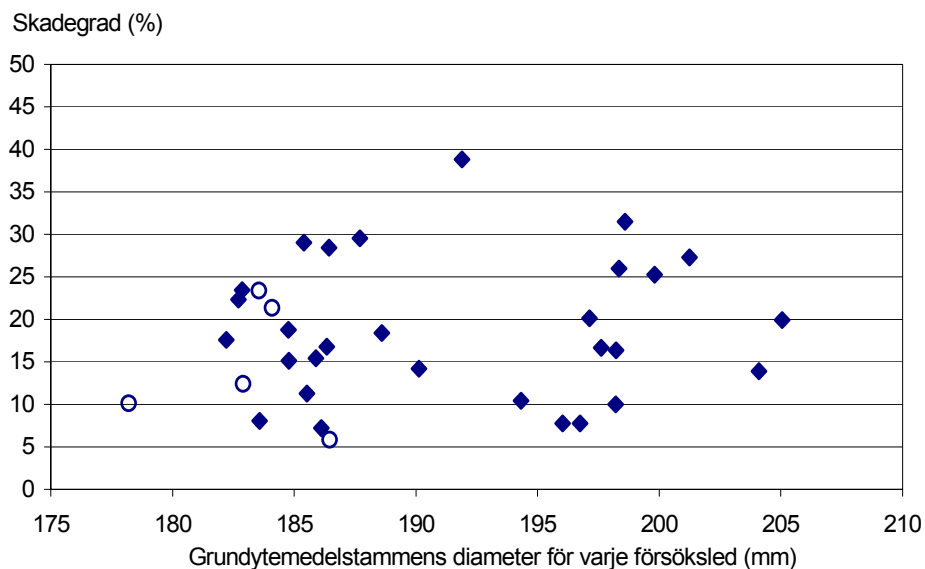
Den statistiska analysen av familjedelen påvisade hög signifikans för alla ingående effekter i modellen (tabell 5). Det var stor skillnad i skadegrad mellan halvsyskonfamiljer inom ett och samma bestånd (figur 6) men det fanns inte något statistiskt säkerställt samband (analys ej visad) mellan en familjs skadegrad och dess medeldiameter (figur 7).

Tabell 5. Variansanalys för familjedelen ($R^2 = 0,22$, $\bar{x} = 18,9$)

Variationskälla	DF	MS	F	p
Block	3	7 454,4	12,54	<0,0001
Bestånd	4	3 389,6	5,70	0,0001
Familj	24	6 244,3	10,51	<0,0001
Diameter	1	203 291,3	342,04	<0,0001



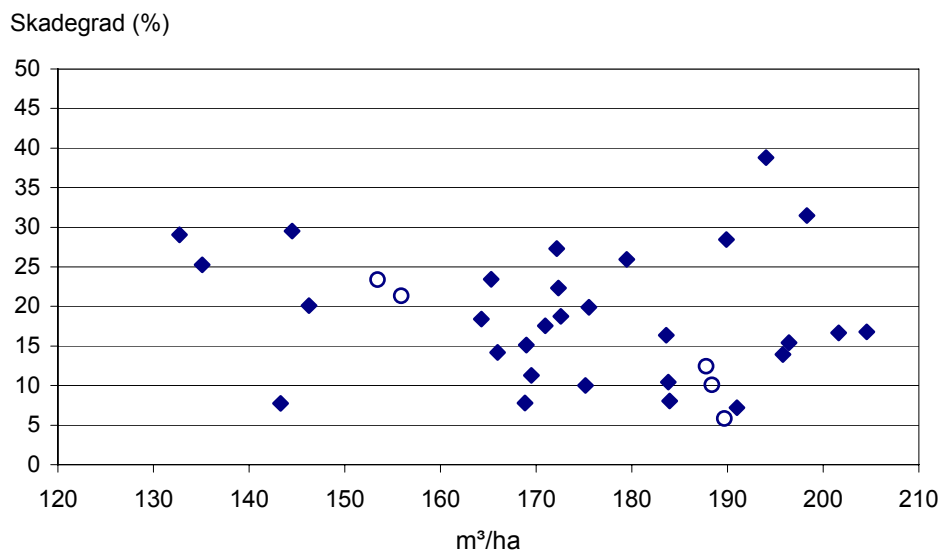
Figur 6.
Skadegraden och dess medelfel för de olika familjerna. Beståndseffekten är adderad för att visa den totala skadeskillnaden.



Figur 7.
Sambandet mellan trädstorlek och skadegrad. Fyllda symboler är familjer och ofyllda bestånd.

AREALPRODUKTION KONTRA SKADEGRAD

Det fanns ingen tendens att den stående virkesvolymen hade någon betydelse för skadegraden (figur 8). Nollhypotesen (d.v.s. att regressionskoefficienten är lika med noll) kunde inte förkastas ($p = 0,282$). Även för familjedelen kunde nollhypotesen inte förkastas ($p = 0,631$). En residualstudie visade på individuellt oberoende och slumpmässig fördelning för residualavvikelserna.



Figur 8.
Samband mellan arealproduktion och skadegrad. Fyllda symboler är familjer och ofyllda är bestånd.

GENETISKA VARIANSKOMPONENTER

Den additiva variationskoefficienten (CV_A) för gremmeniellaskador var 94 % (tabell 6). Det mycket höga värdet är ett resultat av både ett lågt medelvärde för skadegraden och en stor genetisk variation. Heritabiliteten för gremmeniellaskador var 0,42, även det är ett relativt högt värde. De genetiska parametrarna för diameter: CV_A , 5 % och h^2 , 0,09 har normala nivåer jämfört med erfarenheter från liknande data. I tabell 7 visas varianskomponentskattningen för proveniensen. Variansen mellan bestånd är endast 7 procentenheter av den totala variansen.

Tabell 6.

Genetiska parametrar i familjedelen. Den additiva variansen innefattar både varianskomponenterna "mellan" och "inom" bestånd.

Egenskap	Antal träd	$\bar{x}$	medelfel	$\hat{\sigma}_f^2$	$\hat{\sigma}_p^2$	$\hat{\sigma}_e^2$	$\hat{h}^2$	medelfel	CV _A ² (%)
				(% av V_F)					
Skadegrad (%)	2 343	18,7	1,5	10	0	90	0,42	0,12	94
Diameter (cm)	2 343	197,9	1,5	2	1	97	0,09	0,04	5

Tabell 7.

Genetiska parametrar i proveniensen. Den additiva variansen innefattar enbart variationen mellan bestånd.

Egenskap	Antal träd	$\bar{x}$	medelfel	$\hat{\sigma}_p^2$	$\hat{\sigma}_e^2$	$\hat{\sigma}_p^2$	medelfel	CV _{Prov} (%)
				$\frac{\hat{\sigma}_p^2}{\hat{\sigma}_p^2 + \hat{\sigma}_e^2}$ (% av V_p)				
Skadegrad (%)	2 793	18,1	1,7	7	93	0,07	0,03	38
Diameter (cm)	2 793	196,5	1,8	3	97	0,03	0,02	3

Det fanns en negativ miljömässig och fenotypisk korrelation men en positiv genetisk korrelation mellan skadegrad och diameter (trädstorlek) (tabell 8). Det innebär dels att skadegraden minskar när diametern ökar till följd av någon miljöeffekt, dels att skadegraden ökar när diametern ökar men av genetiska skäl. Den genetiska korrelationen hade dock ett stort fel.

Tabell 8.

Korrelationen mellan skadegrad och diameter

Analysnivå		$r_{fenotyp}$	medelfel	$r_{miljö}$	medelfel	$r_{genetik}$	medelfel
Familjedelen	Inom och mellan bestånd	-0,32	0,02	-0,53	0,08	0,36	0,27

² Skadegradens nivå har stor betydelse för att kunna jämföra CV_A med andra studier.

Diskussion

Försöket är i första hand ett avkommeförsök med ett antal halvsyskonfamiljer från några närbelägna bestånd. Materialdelen representerar väl vad som kan kallas en lokal tallpopulation och är tillräcklig för en detaljerad analys av genetiska parametrar. När även bestånden utan familjerepresentation inkluderas (proveniensdelen) är materialet emellertid för begränsat för att analysera storleken på eventuella förflyttningseffekter på skadegraden. Därför kan inga generella slutsatser dras om förflyttningssambanden.

GENETISKA PARAMETRAR OCH GENETISK STRUKTUR FÖR SKADORNAS OMFATTNING

De olika nivåerna på skadegrad tillsammans med den rumsliga fördelningen av skadorna i de olika blocken tyder på att svampangreppet varit intensivast i en viss del av försöket. Försöksled med en genomsnittligt låg skadegrad återfanns dock med få eller inga skador mitt i angreppshärden, vilket på ett uppenbart sätt visar att de genetiska förutsättningarna har stor betydelse för ett trädets förmåga att klara ett angrepp av svampen. Den tolkningen förstärks av de tydliga skadeskillnaderna längs försöksledens parcellgränser. Den genetiska komponentens betydelse för skadorna bekräftades av den statistiska analysen. Vi har på basis av detta tolkat skillnaderna i skadegrad som skillnader i motståndskraft mot gremmeniellaskada.

Den framräknade additiva variansen för gremmeniellaskada var 42 procentenheter och härrörde endast från familjevariation då beståndsvariationen inte bidrog till den totala additiva variansen. Beståndsskillnaderna i familjedelen av materialet som konstaterades i analysen med fixa effekter var uppenbarligen inte tillräckligt stora för att påverka variansen. När alla bestånd inkluderades i analysen nådde beståndsvariationen 7 procentenheter. Storleken på denna "proveniensvariation" är emellertid helt beroende av vilka bestånd som råkar finnas i ett material. Här berodde beståndsvariationen på att proveniensen delvis bl.a. omfattade ett par nordliga bestånd med mindre skadegrad.

Det exceptionellt höga CV_A -värdet för gremmeniellaskada om 94 % beror på att medelskadan var förhållandevis låg, 18,7 %. Storleken på variationen i gremmeniellaskada visar att det finns stora möjligheter att förädla för att öka trädets motståndskraft mot angrepp av *Gremmeniella abietina*. Den höga heritabiliteten, 0,42, visar vidare att miljöinflytandet är begränsat, vilket gör att ett fenotypiskt urval av enskilda träd ger en inte oväsentlig effekt både vid förädling och vid saneringshuggning.

SAMBAND MELLAN SKADEGRAD OCH TILLVÄXTPOTENTIAL

Det fanns ett starkt fenotypiskt samband mellan ökad diameter och minskad skadegrad för enskilda träd. Den miljömässiga och den genetiska korrelationen skiljde sig emellertid diametralt. Den negativa miljömässiga korrelationen tyder på att grova träd skadas mindre beroende på miljöförhållanden, och den positiva genetiska korrelationen tyder på att grova träd skadas mer beroende på genetisk

konstitution. Vid korrelationsberäkningarna får den miljömässiga korrelationen sin information från alla träd medan den genetiska får sin information från "familje-medelvärden", d.v.s. ytterst från parcellmedelvärden. Det innebär att den positiva genetiska korrelationen bör ha sin grund i att familjer med i genomsnitt grövre träd var mer skadade. Den genetiska korrelationen var emellertid svag, bara hälften så stor som den miljömässiga. Den var behäftad med ett stort skattningsfel och får därför sammantaget betecknas som osäker. Plottningen av familjens skadegrad mot dess medeldiameter visade inte heller på något samband.

En familjs medeldiameter är ingen god indikator på genetiskt betingad tillväxtförmåga, eftersom tr addediametern påverkas av trädens genetik, både i form av överlevnadsförmåga och tillväxthastighet, samt av deras miljö, genom t.ex. konkurrensreglering via gallring. Vissa parceller/familjer får således klenare och andra grövre träd av olika skäl. Eftersom vi inte haft kontroll på dessa orsaker, t.ex. var den senaste gallringen före svampangreppet av typen fri kvalitetsgallring, går det inte att separera effekten av genetik och miljö. Den positiva additiva genetiska korrelationen mellan tr addediameter och gremmeniellaskada är således påverkad av en rad miljöfaktorer som inte kan separeras i den genetiska analysen och resultaten blir högst tillfälliga.

Det bästa måttet på familjernas inneboende produktivitet är antingen trädhöjd eller ännu bättre, totalproduktion. I det långa loppet är båda måtten mindre beroende av olikheter i stammantal och gallringsingrepp, inom normala gränser för skogsskötsel, än diametervärdena. Vi hade för få provträdshöjder för att beräkna familjernas medelhöjder eller övre höjd. I stället användes den stående kubikmassan som en approximation för totalproduktionen och som mått på familjernas areella produktivitet. Av den analysen framgick att skadenivån inte hade något samband med familjernas tillväxtförmåga.

Slutsatsen blir därför att det inte fanns något genetiskt samband mellan tillväxtförmåga och gremmeniellaskador. Det faktum att små träd hade mer skador berodde på att de befann sig i en annan miljö i beståndet. Man kan spekulera om denna miljö innebär en stressituation för träden orsakad av konkurrensen om växtnäring, vatten, ljus etc. eller om denna miljö är gynnsam för gremmeniella-svampens sporspridning och infektion.

Referenser

- Gilmour, A. R., Cullis, B. R., Welham, S. J. & Thompson, R. 2001. ASREML reference manual. 246 s. NSW Agriculture, ORANGE, 2800, Australia.
- Hofmann, C. 1982. Forstwissenschaftliches Zentralblatt, Berlin, Paul Parey 1879–1990, nr 101, s 24–36.
- Lundmark, L. & Persson, T. 1985. Höjden i ung ålder som prognosinstrument. SLU, examensarbete, skogsmästarskolan.
- Patterson, H. D. & Thompson, R. 1971. Recovery of inter-block information when block sizes are unequal. *Biometrika* 58: 545–554.
- Persson, T. 2001. Genetic characterization of growth and survival in northern Scots pine. Licentiate Thesis, Department of Forest Genetics and Plant Physiology, SLU, Umeå. Report 14.
- PS. 1994. Praktisk skogshandbok (PS) 14e upplagan. Sveriges Skogsvårdsförbund, Djursholm.
- Rosvall, O. Redaktör, 2002. ”Rätt” proveniens skadas mindre av Gremmeniella – och det går att förädla för ökad motståndskraft. *SkogForsk*, Resultat nr. 5.
- SAS® 1999, Procedures guide, version 8, Cary, NC:SAS Institute Inc., 1643 s.

Bilaga 1

Försökskarta

- Streckad ruta utan markerad kant är försöksled med en genomsnittlig skadegrad ≥ 20 %.
- Ruta med markerad kant är försöksled 12 och 8 med den högsta och den näst högsta total genomsnittliga skadegraden.
- Ruta med ring är försöksled 14 och 5 med den lägsta och den näst lägsta total genomsnittliga skadegraden.

