

FAKTA *Skog*

Sammanfattar aktuell forskning vid SLU • Nr 7 1998

Dag Lindgren

Balansen mellan produktion och genetisk mångfald

- Släktskapet inom en viss trädpopulation, t.ex. ett förnygringsmaterial, kan beskrivas med begreppet *status-nummer*. Begreppet definieras som det antal obesläktade träd utan inavel som har samma genetiska diversitet som den studerade populationen.
- Detta beräkningshjälpmedel gör det möjligt att optimera genetisk diversitet i förhållande till produktion i förädlingsarbetet.
- Användaren kan välja att avväga diversiteten i förhållande till produktionen eller maximera produktionen vid en given diversitet. Mervinsten av att använda hjälpmedlet är betydande.
- Fröplantager och klonblandningar är specialfall som också kan analyseras med metoden. Optimum erhålles om användningen av kloner görs proportionellt beroende av deras avelsvärde för produktion.

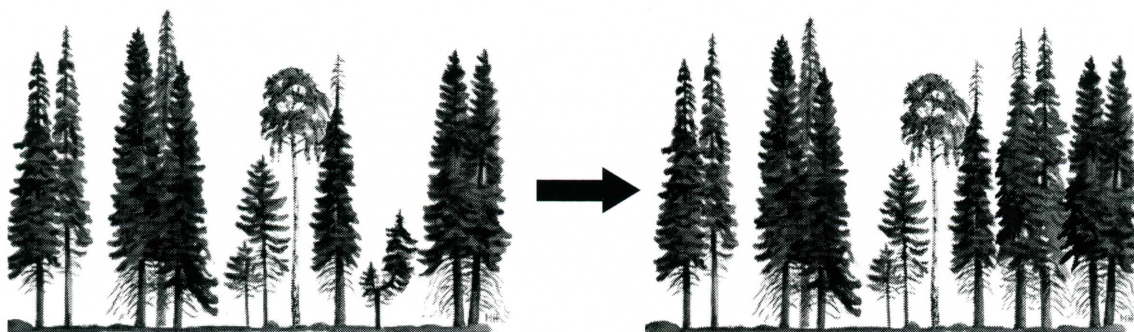


Illustration: Martin Holmer

Den vänstra figuren symboliserar den oförädlade skogen, den högra den förädlade, där det finns mindre av icke önskvärda genotyper. Det allra mesta av diversiteten kvarstår efter förädling i nuvarande former även om genomsnittsträdet blir väsentligt bättre.

Skogsägarna och samhället satsar avsevärda resurser på förädling av skogsträd. Eftersom det finns goda erfarenheter från annan förädling finns det starka skäl att tro att också skogsträdsförädlingen fortsätter att vara framgångsrik.

Förädlingen påverkar skogen och det finns några särdrag hos skogen som gör frågan om skogsträdens genetiska diversitet (mångfald) lite speciell.

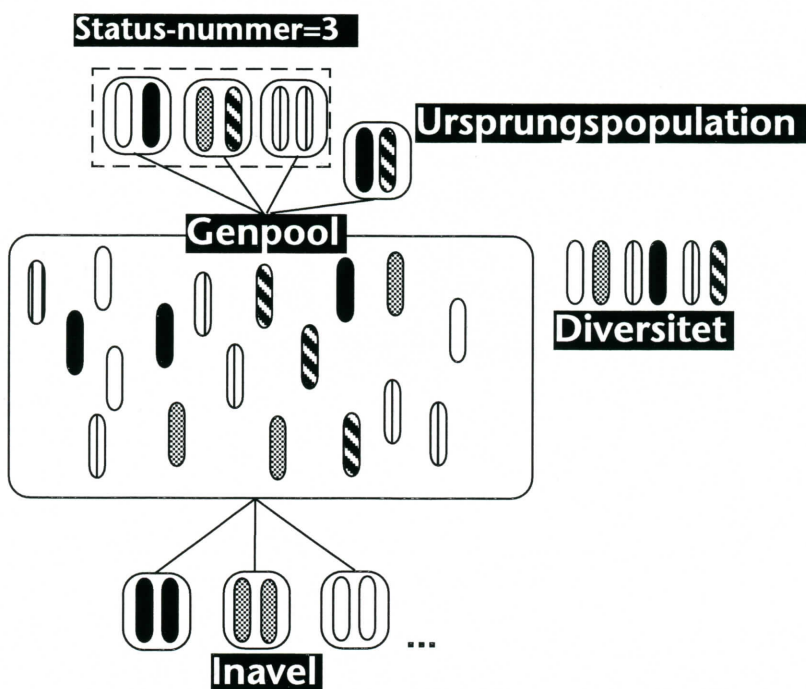
Skogen uppfattas fortfarande som "natur" på ett annat sätt än jordbruksmarken. Vidare befinner sig förädlingen fortfarande i de första generationerna och hade inte hunnit bli en etablerad företeelse innan tiden gjorde att intresset för diversitet ökade. Värdet av skogsråvaran minskar heller inte så mycket om skogen är genetiskt variabel, jämfört med andra grödor.

Diversiteten viktig för både miljön och ekonomin

Det finns en rad skäl att ägna uppmärksamhet åt samspelet mellan produktion och genetisk diversitet. Att bevara den genetiska mångfalden är en del i miljöarbetet och skogsvårdslagen jämför numera miljö och produktion. Både Riokonventionen och riksdagsbeslut siktar mot att säkerställa den genetiska variationen för i landet naturligt levande växter, både på artnivå och inom arter.

Skogsträdsförädlare och skogsgenetiker får sin försörjning av den genetiska mångfalden och är därför angelägna att värna om den. Förädlingsframstegen blir större om den genetiska mångfalden är stor. Det är dock merproduktionen (eller snarare mervärdet) som skapas genom skogsträdsförädling som motiverar att verksamheten kan bedrivas på en relativt hög nivå.

Det gäller därför för skogsträdsförädlingen att beakta både produktion och diversitet. Syftet med detta faktablad är att beskriva ett effektivt verktyg för att tillgodose både produktion och genetisk diversitet i skogsträdsförädlingen.



FIGUR 1. Illustration av begreppen ursprungspopulation, diversitet, inavel, genpool och status-nummer. I ursprungspopulationen tänks varje individ definitionsmässigt ha två olika gener, en i varje kromosom. Genpoolen innehåller ett stort — men lika — antal kopior av alla gener från alla träd i den studerade populationen. Den studerade populationen består av ursprungsträd, eller har ursprungsträd som förfäder, och innehåller därför endast ursprungsträdens gener. Diversiteten är graden av olikhet mellan generna i genpoolen. Ett numeriskt värde på diversiteten kan definieras som sannolikheten att två gener från genpoolen är olika genom arv. Man kan beskriva diversiteten med det antal träd från ursprungspopulationen som har samma diversitet som genpoolen, ett värde kallat "status-nummer". I exemplet ovan beskrivs genpoolen med status-nummer 3, eftersom sannolikheten att två gener är lika är samma som för tre obesläktade träd. Inavelsbegreppet används när de båda generna hos en individ är kopior av samma gen.

Hur beskrivs genetisk diversitet?

Först måste en del genetiska grundbegrepp beskrivas. Varje träd har i sina celler två uppsättningar av kromosomer, en vardera från moder- och faderträdet, där generna (arvsanlagen) sitter uppradade. För enkelhetens skull går det att betrakta bara de olika varianterna av en enda gen. Generna kan vara likadana eller olika på de båda kromosomerna.

Förekomsten av olika genvarianter kan förändras långsamt över tiden genom mutation och deras andel av hela genpoolen (summan av alla gener) variera som resultat av slump och naturligt urval. För praktiskt förädlingsarbete går det att bortse från dessa förändringar och bara ta hänsyn till släktskap som uppkommit under en begränsad tid bakåt.

De två genvarianterna hos en individ blir lika om de båda generna är kopior av samma gen i en gemensam förfader till både moder- och faderträdet. Resultatet kallas inavel, och om en defekt eller skadlig gen på detta sätt kommer i dubbel uppsättning, leder det ofta till att en funktion försämras eller uteblir. Tillväxten nedsätts i allmänhet och dubbelkopian kan t.o.m. leda till att trädet dör. Inavel bland virkesproducerande träd bör därför undvikas, genom att inte tillåta föräldrträden att bli nära besläktade.

När gener i grupper av individer ska studeras är det inte alltid meningsfullt att fokusera uppmärksamheten på hur generna råkar vara parade i individer, utan snarare summan av alla gener, eller genpoolen.

Ett meningsfullt mått på diversitet är sannolikheten att två gener från genpoolen är olika. Om de vore lika skulle det innebära att de kommer från samma eller besläktade träd, så sannolikheten för att det skulle inträffa är ett mått på släktskapet mellan träd. Det genomsnittliga släktskapet för alla möjliga relationer mellan träden går att räkna fram. Den siffran uttrycker sannolikheten för likhet, och eftersom diversiteten innebär motsatsen (olikhet) kan den räknas fram som 1 (som är summan av alla sannolikheter) minus detta värde.

Naturligtvis kan de båda generna i ursprungsträden vara lika p.g.a. att de är kopior av en gen hos en tidigare förfader. Därför måste diversiteten relateras till en population som ursprungsträden kan betraktas som ett stickprov av.

För att inavel och släktskap skall vara meningsfulla begrepp måste de relateras till ett utgångsläge med definitionsmässigt obesläktade individer. Sedan utgör skillnaden i släktskap hos den studerade populationen och referenspopulationen måttet på diversiteten. Oftast är det i skogsträdsförädlingssammanhang naturligt att se den "vilda naturskogen" som en sådan referenspopulation.

Ett lättare sätt att beskriva genetisk diversitet

Sannolikheter kan dock vara svåra att tolka. Det kan därför vara lättare att få en uppfattning om vad en given diversitet innebär om den ses som ett "effektivt" antal träd som beskriver variationen. Begreppet *status-nummer* definieras som det antal obesläktade träd utan inavel som har samma genetiska diversitet som en studerad population.

Det här sättet att se på genetisk diversitet som en funktion av släktskap är meningsfull när utvecklingen under några generationer studeras, som är fallet vid skogsträdsförädling. Eftersom träden i naturskogen faktiskt är släkt med varandra (och allt mer släkt ju fler generationer tillbaka man går) är *status-nummer* mindre lämpligt när händelseförlopp över ett stort antal generationer ska beskrivas.

Frö från fröplantage

En del av det förnyingsmaterial som används i Sverige kommer från fröplantager, där föräldrarna är utvalda träd som mångfaldigats med ympar för att ge mycket frö. De är alltså klonade. Avelsvärdet har ofta bestämts för plantageklonerna genom speciella försök, där det fastställs hur produktiv avkomma som kan förväntas.

Oftast eftersträvas en blandning av egenskaper som kan beskrivas som produktionsförmåga (summan av överlevnadsförmåga, tillväxt och virkeskvalitet). Produktionsförmåga är en egenskap som regleras av många gener, vilka kan förekomma i olika varianter och som vardera ger ett litet bidrag.

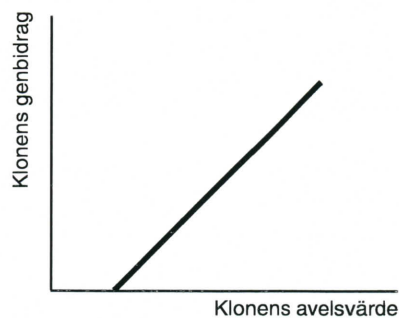
Plantagefröets produktionsförmåga beräknas som genomsnittet av plantageklonernas avelsvärde. Om klonerna är obesläktade beror diversitet och status-nummer hos plantagefröet enbart av hur effektiva de är som föräldrar till plantagefröet, inte på deras avelsvärde.

Med dessa förutsättningar går det att räkna fram ett enkelt matematiskt optimum. Detta erhålles när genbidraget från en klon är en linjär funktion av klonens avelsvärde. Att lösningen är optimal innebär att inga andra genbidrag ger högre produktivitet utan förlust i diversitet; eller högre diversitet utan förlust i produktivitet.

Metoden klarar självpollinering

Det händer att värdet av plantagefröet reduceras till följd av att självpollinering ger upphov till inavel. Det utgör dock inget problem, eftersom den förväntade produktionsförlusten av självpollinering beror av klonernas genbidrag på precis samma sätt som diversiteten. Även beträffande inavelsförlusten blir alltså den föreslagna räknemetoden optimal.

Sambandet mellan hur stora genbidragen bör vara i relation till avelsvärdet illustreras av figur 2. Det gäller att avgöra hur mycket linjen skall luta, vilket görs genom att systematiskt gå igenom alla tänkbara lut-



FIGUR 2. Grafisk representation av ympanvändning i en plantage som syftar till en optimal balans mellan produktion och diversitet. Den tjocka linjen visar hur mycket av varje klon som ska användas som funktion av dess avelsvärde. Linjens lutning är ett uttryck för hur diversitet värderas i förhållande till produktion. En klon med högre avelsvärde bör få flera ympar. Kloner med avelsvärde under en viss nivå används överhuvudtaget inte i plantagen.

ningar. På så sätt provas också alla tänkbara värden för diversiteten och ett önskvärt värde kan väljas (exempelvis den som svarar mot status-nummer 20, dvs. ett effektivt klonantal på 20).

Det går att anpassa det förväntade genbidraget från avelsvärdesvärderade kloner vid anläggningen av en fröplantage genom att plantera ut så många ympar att de förväntade genbidragen hamnar på linjen.

Ofta eftersträvas lika många ympar av alla kloner i plantager. Om genbidragen av klonerna är lika så får klonantal och status-nummer (dvs. effektiva klonantalet) samma värde.

Diversitets- och produktionsmål kan uppnås samtidigt

Utgår man istället från en önskvärd diversitet uttryckt som statusnummer (effektivt klonantal) kan man genom att justera genbidraget få ett produktionsvärde av fröet från plantagen som blir upp till 10% högre – samtidigt som diversitetsmålet nås lika bra. Proceduren leder till ett ökat klonantal i plantagen, vilket är önskvärt, men också att klonerna med bäst avelsvärden används i högre grad.

En viktig fråga brukar vara hur många kloner som behövs för att diversiteten

skall bli tillfredställande. Det sättet att formulera frågan gör det till en självklarhet att de skall vara lika representerade, men frågan är felställd.

Formuleras frågan istället som hur stor representation kloner skall ha i fröplantager fås ett svar som bättre motsvarar vad som egentligen eftersträvas. Jämnhet i avkommans storlek är ovanlig i naturen, har man ett sådant önskemål, är det något onaturligt.

Det förekommer andra diversitetsmått, t.ex. förekomsten av sällsynta genvarianter. När klonantalet ökar så ökar också antalet sällsynta genvarianter som är representerat i plantageskörden. Man kan vara intresserad av högre varians i avelsvärden. Den föreslagna metoden är ett effektivt hjälpmedel för att få högre värden också på dessa diversitetsmått.

Beräkningsmetoden är också användbar vid gallring av plantager, fast då måste man beakta att befintliga ympar sätter en övre gräns för hur stort genbidrag en befintlig klon kan ge. Liknande överväganden kan även göras vid tilläggspollinering eller särplockning, där kottskörden koncentreras på de bästa klonerna.

Tillvägagångssättet förefaller rekommendabelt vid klonskogsbruk, då värden kan användas från test av klonen själv istället för skattningar av dess avelsvärde. Resultatet blir att de olika klonerna ingår med olika antal kopior i en klonblandning.

Långsiktig förädling

Målet med förädlingen kan formuleras som att maximera summan av produktion (genetiska framsteg) och diversitet (trädens icke-släktskap). För att kunna förena produktion och diversitet i ett mått måste det finnas en "växelkurs" mellan produktion och diversitet, dvs hur mycket di-

versitet det är värt att förlora för en enhet ökad produktion.

Det är möjligt att fastlägga en sådan växelkurs efter beräkningar som utnyttjar status-nummer. Problemet kan också lösas genom att maximera produktionen med en given diversitet som bivillkor, t.ex. det bästa urvalet av träd som ger status-nummer 25.

Det finns många möjligheter att välja ut de individer som skall föras vidare i förädlingen från ett antal möjliga kandidater. Teoretiskt sett skulle det gå att räkna på alla möjligheter och välja den bästa, men detta är i allmänhet praktiskt omöjligt.

En praktisk beräkningsmetod

Problemet går att lösa numeriskt med en sökalgoritm som skrivs in i ett dataprogram. En sådan sökalgoritm har konstruerats som arbetar med att successivt lägga till och dra ifrån kandidater till den utvalda populationen. Sökalgoritmen stoppar när ingen ytterligare förbättring kan erhållas

Antalet urval kan antingen bestämmas på förhand av användaren eller regleras av programmet självt. Urvalsmetoden har testats både i simuleringar och på riktiga förädlingsmaterial. Förbättringen jämfört med många konventionellt använda metoder har visat sig vara påtaglig. Det går också att visa på att samma vinst och diversitet kan uppnås till en avsevärt lägre kostnad. Mervärdet av metoden verkar inte avta, även om urvalet upprepas flera generationer.

Litteratur

- Bondesson, F. L. & Lindgren, D. 1993. Optimal utilization of clones and genetic thinning of seed orchards. *Silvae Genetica*, 42:157-163.
- Lindgren, D. & Matheson, A.C. 1986. Increasing the genetic quality of seed from seed orchards by using the bet-

ter clones in higher proportions. *Silvae Genetica*, 35:173-177.

Lindgren, D., Gea, L.D. & Jefferson, P.A. 1997. Status number for measuring genetic diversity. *Forest Genetics*, 4(2):69-76

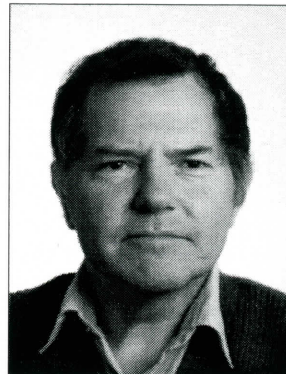
Lindgren, D. & Mullin, T.J. 1997. Balancing gain and relatedness in selection. *Silvae Genetica*, 46:124-129.

Wei, R.-P. 1995. *Predicting genetic diversity and optimizing gain for tree breeding programs*. Ph.D. thesis, Swedish University of Agricultural Sciences, Department for Forest Genetics and Plant Physiology, Umeå.

Zheng, Y.Q., Lindgren, D., Rosvall, O., Westin, J. 1997. Combining genetic gain and diversity by considering average coancestry in clonal selection of Norway spruce. *Theoretical and Applied Genetics*, 95:1312-1319.

Ämnesord

Diversitet, genetisk vinst, förädling, fröplantage, klonblandning, släktskap



Dag Lindgren är professor vid institutionen för skoglig genetik och växtfysiologi, SLU, 901 83 UMEÅ.

Tel. 090-786 62 94,

Fax 090-786 59 01

E-post: Dag.Lindgren@genfys.slu.se.

Ansvarig utgivare:

Redaktör:

Internet:

Prenumeration och distribution:

E-post

Pris:

Tryck:

Johan Elmberg, SLU Kontakt, Box 49, 230 53 ALNARP

Jonas Förare, SLU Informationsavdelningen, Box 7077, 750 07 UPPSALA

Telefon: 018-67 21 34 • Telefax: 018-67 35 20

E-post: Jonas.Forare@info.slu.se

www.slu.se/forskning/fakta/

SLU Publikationstjänst, Box 7075, 750 07 UPPSALA

Telefon: 018-67 11 00 • Telefax: 018-67 28 54

inger.blomstedt@service.slu.se

300 kr + moms (även lösnummerförsäljning)

SLU Reproenheten, Uppsala

ISSN 1400-7789 © SLU 1998

