



## Kan genetiken rädda vår ask från askskottsjukan?

Gösta Eriksson  
professor emeritus

Institutionen för växtbiologi  
SLU

## Innehållsförteckning

|   |    |
|---|----|
| Genetik och resistens                                 | 3  |
| Genetisk variation inom populationer                  | 4  |
| Genetisk variation mellan populationer                | 10 |
| Artskillnader   | 12 |
| Markörer  | 13 |
| Genetisk variation hos <i>Hymenoscyphus fraxineus</i> | 15 |
| Förädling   | 15 |
| Slutsatser  | 16 |
| Erkännande  | 16 |
| Termer  | 16 |

## Förord

Med den ökande utbredning av askskottsjukan som ägt rum i Sverige och Europa har jag kommit fram till att det är motiverat med en populärvetenskaplig beskrivning av den genetiska kännedomen om variation i resistensen mot askskottsjukan. Den genetiska kunskapen är oundgänglig för en vetenskapligt baserad förädling för resistens mot denna allvarliga skadegörare. Uppsatsen bygger på de vetenskapliga artiklar som jag funnit vid sökning på nätet.

På sista sidan i uppsatsen finns en förklaring av genetiska termer.

Uppsala februari 2021

© Gösta Eriksson

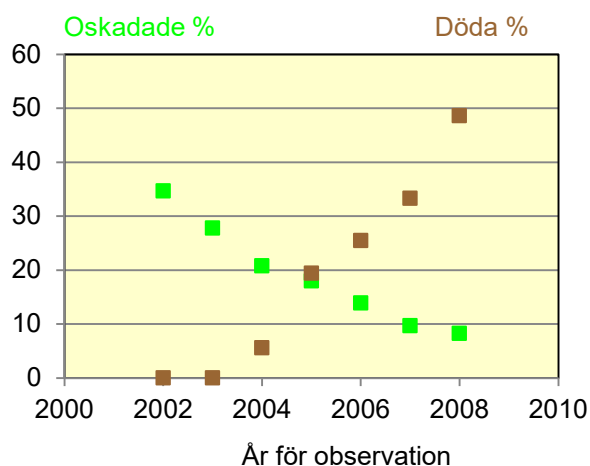
Omslagsbild. En vital ask som ännu inte angripits av askskottsjukan. Fotograf Barbro Ekberg.

Ask är inget stort trädslag i Sverige men det är värdräd för många djur och växter. Ur ett mångfaldsperspektiv har det stor betydelse.

År 1992 uppräktades ett flertal döda askar i Polen. Sjukdomen betecknades som askskottsjuka. Senare blev det klarlagt att svampen *Hymenoscyphus fraxineus* var ansvarig för denna sjukdom. Sjukdomen spred sig kort tid därefter till angränsande Litauen. Den har vidare spritt sig till de flesta väst- och central-europeiska länder. En spridning som alltså fortgår. Allvaret i spridningen framgår tydligt av Fig. 1, som visar att antalet symptomfria träd i en permanent provyta i Litauen minskat från 35 % år 2002 till 8 % år 2008. Den snabba spridningen har intresserat skogsgenetiker i flera länder att studera om det finns någon genetisk variation i resistens mot askskottsjukan. Innan jag kommer in på resultat från den genetiska resistensforskningen hos ask redogör jag för några allmänna genetiska frågor kring resistens.

### Genetik och resistens

Vad kan genetikerna bidra med för att bevara vår ask? Det första som man vanligtvis frågar sig är om det finns någon resistens i befintliga populationer av värdrädet. Steg två brukar vara att undersöka om populationer från andra områden är resistent. Om så är fallet kan sådana populationer introduceras för sådd eller plantering till sjukdomsdrabbade områden. Alternativt kan korsning med träd från den resistent populationen genomföras. Med hjälp av avkomman kan man fastställa hur nedärvningen av resistens sker. Överföring av resistens från resistent arter genom korsning med det inhemska trädet utgör ett tredje steg. Ett fjärde steg är att använda sig av molekylärgenetiska metoder för att överföra resistensgener till den drabbade arten. Det fjärde steget är idag bara intressant om resistensen regleras av gener i ett



Figur 1. Utvecklingen av askskottsjuka under perioden 2002–2008 i en permanent provyta med ask i Litauen. År 2008 hade färre än 10% av träden inga yttre tecken på askskottsjuka. Samtidigt var knappt 50% av träden döda år 2008.

locus (bestämd plats på en kromosom) eller ett par loci (plural av locus). Denna typ av nedärvning brukar betecknas som kvalitativ. Då egenskaper regleras av gener i flera loci betecknas nedärvningen kvantitativ. Det är därför intressant att spekulera om kvalitativ nedärvning är sannolik hos ett långlivat träd som ask. Majoriteten av svenska skogsträd har en lång generationscykel. Under denna kan en skadesvamp eller skadeinsekt ha många generationer där det kan ske mutationer som bryter ned resistensen hos värdrädet. Därför är det osannolikt att resistensen hos våra långlivade skogsträd bygger på gener i enstaka loci. I sin tur innebär det att kvantitativ nedärvning av resistens är mest sannolik hos ask och andra skogsträd med långa generationscykler. En genomgång av genetiska studier av askskottsjukan som publicerades 2014 av en dansk forskargrupp gav stöd för hypotesen att kvantitativ nedärvning av resistens är mest sannolik när det gäller askskottsjukan. Därför är överföring av enskilda gener inte en särskilt trolig metod för att undkomma askskottsjukan. En brasklapp är befogad eftersom metoder för överföring av flera gener samtidigt är under utveckling.

Effekterna av skadegörare varierar från mycket liten påverkan till död av värdväxten. Det kan därför vara ändamålsenligt att särskilja effekterna som förorsakas av en skadegörare. En klassificering som använts för detta ändamål är:

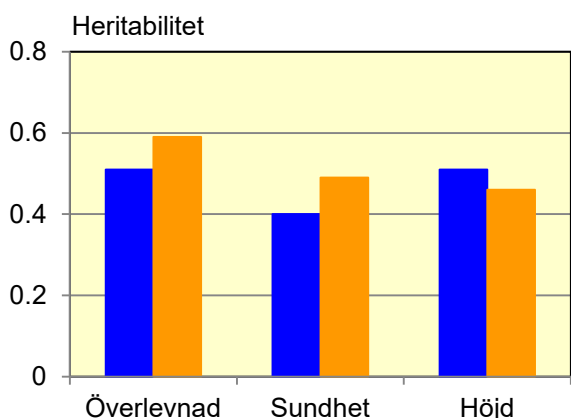
1. Fullständig resistens: ingen eller mycket begränsad skada hos värdväxten
2. Partiell resistens: effekterna av ett angrepp är begränsade
3. Tolerans: symptom förekommer och tillväxten påverkas negativt i viss utsträckning men angreppen leder inte till att värdrädet dör.

Om fullständig resistens inte kan uppnås kan tolerans vara ett godtagbart alternativ.

Olika faser i svaret på ett angrepp av en skadegörare har identifierats. Enligt en hypotes kan man urskilja tre steg:

1. Morfologiska förändringar kan leda till att attacker undviks
2. Igenkänning av skadegöraren
3. Aktivering av resistensgener hos värdrädet

Falsk resistens kan också förekomma, vilket innebär att värdrädet inte exponeras för skadegöraren. Det kan vara fråga om att skadegöraren enbart angriper värdrädet när detta befinner sig i ett specifikt utvecklingsstadium. Ett exempel på falsk resistens finns hos skogsalm från de nordligaste områdena av almens utbredning. I dessa områden förekommer inte den insekt (almsplintborre) som i övriga delar av utbredningsområdet för med sig svampen *Ophiostoma novo-ulmi*, som leder till almsjukan. Undvikande av exponering till skadegörare av ena eller andra anledningen är inte ett hållbart alternativ för resistensförädling. De omgivande förhållandena kan förändras så att värdrädet blir öppet för angrepp av skadegörare. Därför måste förädlarna sträva efter att identifiera äkta resistens.



**Figur 2.** Heritabilitet för tre egenskaper, överlevnad, allmäntillstånd, och trädhöjd, i två litauiska fältförsök med 320 fritt avblommade avkommor av ask från 21 populationer. Utvärderingen gjordes vid en ålder av 8 år. De två fältförsöken symboliseras av de två färgerna.

För att kunna vägleda en framtida förädling är det viktigt att göra uppskattningar av vissa genetiska parametrar. Heritabilitet ( $h^2$ ) och klonal upprepningsförmåga ( $H^2$ ) är två sådana parametrar som båda syftar till att uppskatta hur stor del av de observerade skillnaderna i en egenskap som är genetiskt betingade. Båda antar värden mellan noll och ett. Heritabiliteten kan bestämmas i försök som innehåller sexuellt förökade avkommor medan den klonala upprepningsförmågan kan beräknas i försök med vegetativt förökat material. Avkommeförsöken har vanligtvis ett stort antal avkommor efter kontrollerade korsningar (= helsyskonfamiljer) eller avkommor efter fri avblomning (= halvsyskonfamiljer), dvs. det allmänna pollenmolnet har tjänstgjort som fäder. Endast mödrarna är kända i detta fall. Heritabiliteter  $>0.2$  indikerar goda möjligheter att förbättra egenskapen.

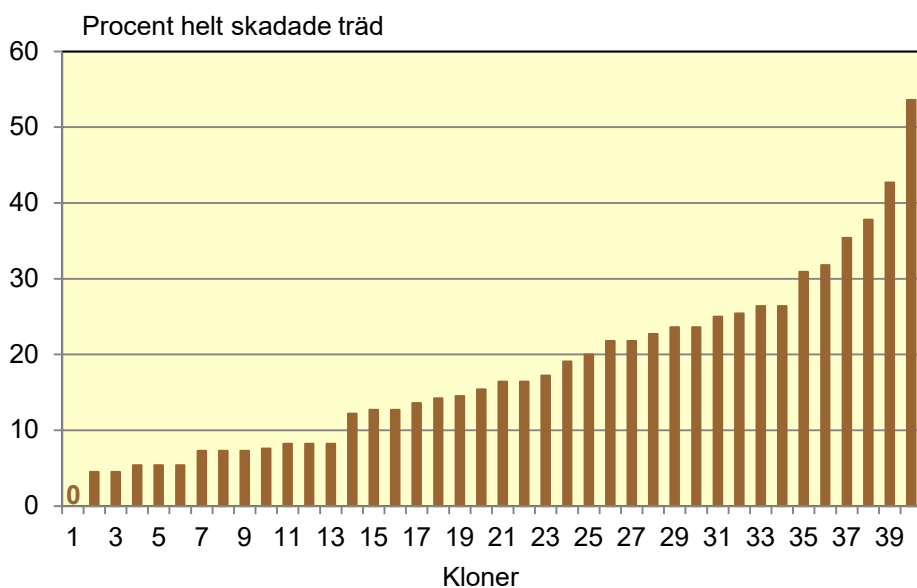
Mycket höga heritabiliteter kan endast uppnås i försök under strikt kontrollerade förhållanden. Klonförsök består

av antingen av sticklingar eller av ympar från enskilda träd. Även klonfröplantager kan utnyttjas för uppskattningar av upprepningsförmågan eftersom varje klon vanligtvis är representerad med ett stort antal ympar. För båda typerna av uppskattningar är det viktigt att försöken/plantagerna har slumpmässigt planterade upprepningar. Fröplantager uppfyller vanligtvis detta krav och kan således användas för uppskattningar av den klonala upprepningsförmågan.

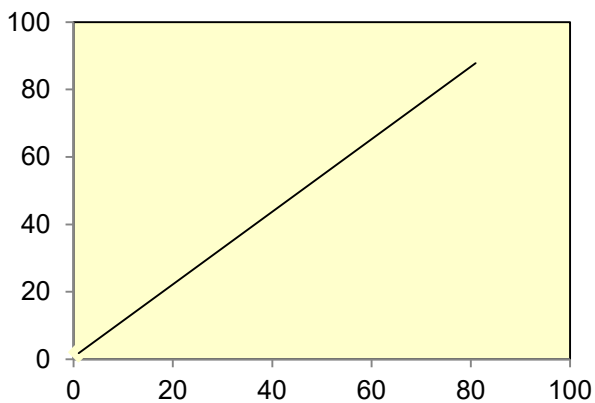
### Genetisk variation inom populationer

Två proveniensförsök i Litauen med 21 populationer från en rad länder innehöll avkommor efter fri avblomning. Därför kunde heritabiliteten beräknas för de egenskaper som studerades. Som framgår av **Fig. 2** var heritabiliteterna höga (0,40–0,60) för de tre egenskaperna, överlevnad, sundhet och trädhöjd. Eftersom beräkningen av heritabiliteterna inte tog hänsyn till att familjerna kom ifrån 21 olika populationer är värdena sannolikt något överskattade. Även om så är fallet är heritabiliteterna uppmuntrande höga för dessa tre kvantitativt nedärvda egenskaper. Detta antyder att det finns goda möjligheter att göra framsteg genom urvalsarbete.

I Danmark valdes under perioden 1934–1997 ett stort antal askar med god stamform för anläggning av två klonfröplantager; en på Själland och en på sydöstra Jylland. Urvalet skedde innan askskottsjukan nått Danmark. Ympningen genomfördes år 1998. En inventering av askskottsjuka på ympar av dessa gjordes åren 2007–2009. Resultaten från den senaste bestämningen av skador i en av plantagerna redovisas i **Fig. 3**. Som framgår av denna figur är variationen mellan kloner mycket stor; allt ifrån avsaknad av döda ympar till mer än 50 % döda ympar. Det var starka samband mellan skadenivåerna i de två klonplantagerna och mellan inventeringar olika år i en och samma fröplantage (**Fig. 4**). Varje klon har upp till 50 ympar, som är slumpmässigt planterade i fröplantagen. Därigenom är kraven uppfyllda för en beräkning av den



**Figur 3.** Variationen i 100-procentigt skadade ympar hos 39 danska askkloner studerade i en dansk fröplantage. Klonerna 30 och 37 visade sig tillhöra en och samma klon. Klonerna valdes under åren 1934–1997 innan askskottsjukan hade nått Danmark.

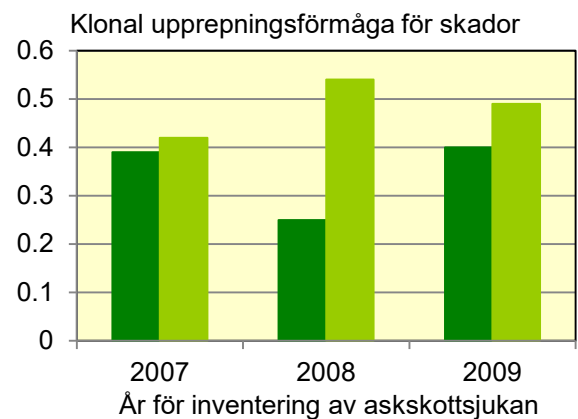


Figur 4. Det approximativa sambandet mellan skadenivåerna hos 39 askkloner inventerade under åren 2007 – 2009 i två danska klonplantager med ask.

klonala upprepningsförmågan som är ett mått på den genetiska komponenten av den observerade variationen. Figur 5 visar att upprepningsförmågan med ett undantag varierar mellan 0,39 och 0,54. Det innebär att en betydande del av den observerade variation i askskottsjukan är genetiskt betingad. Möjligheterna att välja träd som har resistens mot askskottsjuka är därför goda även om frekvensen av resistenta träd är mycket låg. Klonerna som studerades kom ifrån skilda delar av Danmark. Ingenting tydde på att ursprunget hade någon betydelse för skadefrekvensen. En iakttagelse var att träd som hade sen tillväxtavslutning hade en högre frekvens av skadade träd än de träd som hade en kort tillväxtperiod. Det är därför möjligt att resistensen beror på att de till synes resistenta träden inte exponeras för den sjukdomsalstrande svampen; sålunda ett exempel på falsk resistens. Eftersom de minst skadade träden under de tre åren hade låg skadenivå medan de mest angripna träden ökade skadenivån från år 2007 till 2009 antyder detta att de ”resistenta” träden hade en inneboende förmåga att reducera angreppet från *Hymenoscyphus fraxineus*. Således skulle detta kunna vara ett exempel på aktivering av resistensgener.

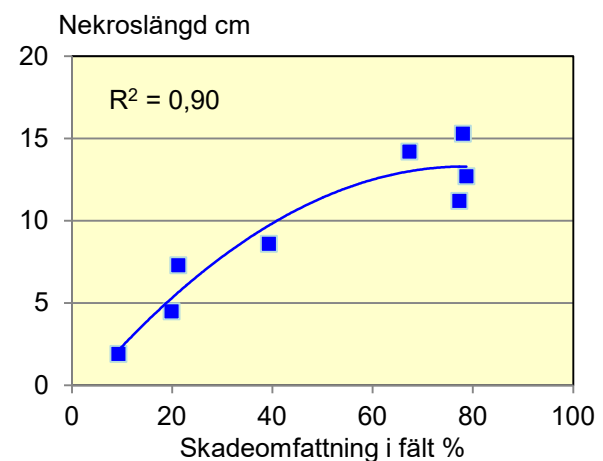
I den jylländska plantagen var det en stor genetisk variation av trädhöjden medan variationen i trädhöjd i den andra plantagen var ganska begränsad. I båda plantagerna var det ett svagt negativt samband mellan trädhöjd och skadefrekvens. De största träden hade något färre skador än de minst växtliga träden.

Ett representativt urval av 8 kloner bland de ovan studerade 39 danska klonerna gjordes och avkommor från dem inokulerades med *Hymenoscyphus fraxineus* för att jämföra överensstämmelsen av askskottsjukan i fält med den hos avkommor. Ett representativt urval som täcker variationen från den mest skadedrabbade till den minst skadedrabbade klonen ger de bästa förutsättningar för att fastställa ett eventuellt samband. Figur 6 visar att det är ett mycket starkt samband mellan skadorna i fält och

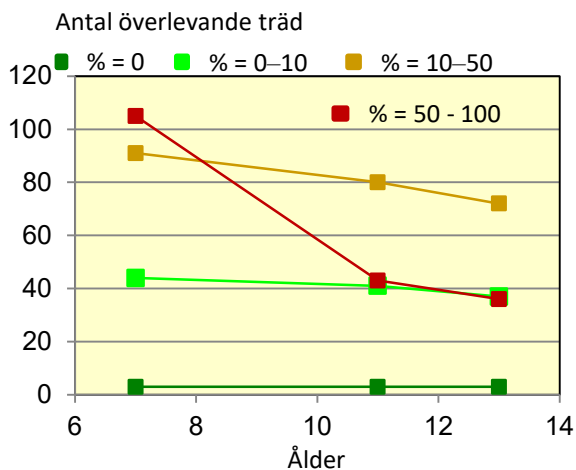


Figur 5. Klonal upprepningsförmåga för skador av askskottsjuka. Upprepningsförmågan är ett mått på den genetiska delen av den variation som noterats. De två färgerna representerar de två klonplantager som ingår i denna undersökning.

nekrosen hos avkommorna.  $R^2$ -värdet på 0,90 anger att så mycket som 90 % av den observerade variationen beror på sambandet och endast 10 % kan bero på slump och försöksfel. Inokuleringsförsöket visade vidare att heritabiliteten för resistens mot askskottsjukan varierade mellan 0,37 och 0,53 i de tre fältförsöken med det inokulerade materialet. Värdena på heritabiliteten är höga och antyder därmed att det finns goda förutsättningar att öka resistensen mot askskottsjuka. En annan intressant iakttagelse gjordes i denna undersökning. Den klon som var mest resistent visade bara små fläckar av nekros efter inokuleringen. Det förefaller som denna klon har en möjlighet att skydda sig från spridning av svampangreppet. Med andra ord tyder detta på ett aktivt svar på svampangreppet hos värdträden.



Figur 6. Sambandet mellan omfattningen av skador i fältförsöket och nekroslängd i avkommor från 8 inokulerade askkloner med *Hymenoscyphus fraxineus* i en dansk studie. De 8 klonerna hade valts representativt med avseende på askskottsjuka.



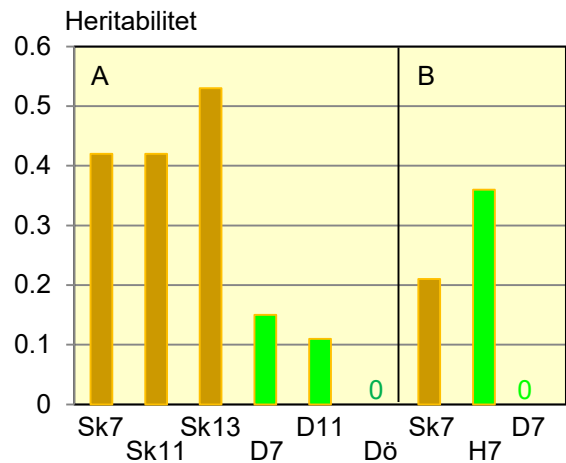
Figur 7. Antal överlevande träd vid 7, 11 och 13 års ålder i olika skadeklasser av träd med askskottsjuka.

En annan dansk undersökning, som syftade till att få en kvantitativ uppskattning av askskottsjukan, omfattade 43 fritt avblommade familjer från två bestånd på Själland och två på Jylland. Mödraträden valdes innan askskottsjukan hade nått Danmark. Avkommorna planterades i två försök och registreringar av skador och tillväxt gjordes upp till en ålder av 13 år i det ena försöket (A) och till sju års ålder i det andra försöket (B). Det andra försöket saknade stängsel och hade dessutom svår konkurrens av annan växtlighet. Fem klasser användes för att uppskatta procenten skador av trädkronan.

Överlevnaden vid 13 års ålder i A-försöket var 31 % med stor skillnad mellan familjerna. Dock fanns det ingen familj som var helt skadefri. Likaså var det stor skillnad i B-försöket som hade en genomsnittlig överlevnad på 48 % vid sju års ålder. I Fig. 7 visas utvecklingen av mortaliteten från 7 års ålder till 13 års ålder. Det mest positiva med den figuren är att de tre träd som var symptomfria vid 7 år också var det vid 13 års ålder. I skarp kontrast till detta återstod endast 36 överlevande träd av de ursprungliga 105 träden, som ingick i kategorin 50–100 % skadade träd. Variationen i mottaglighet för askskottsjukan varierade mycket. Ett bevis på detta är de höga heritabiliteterna för skadeprocenten i A-försöket (Fig. 8). Heritabiliteten var betydligt lägre i B-försöket. Konkurrensen från annan växtlighet och påverkan av djur är troliga förklaringar till de lägre uppskattningarna av heritabiliteten i B-försöket.

Korrelationerna mellan uppskattningarna av skador vid 8, 11 och 13 års ålder var mycket höga och varierade mellan 0,88 och 0,97. Det innebär att registrering av skador ett år ger god information om procenten skador ett annat år. Detta underlättar förädlingen väsentligt och urvalet av resistenta individer kan ske vid låg ålder, vilket höjer förädlingsvinsten per tidsenhet. Som förväntat var det negativa samband mellan procenten skador olika år och brösthöjdsdiametern vid 12 års ålder, -0,69 – -0,88. Träd med stora skador växer sålunda sämre än träd med lättare skador.

Sambandet mellan skadeprocenten i de två försöken var

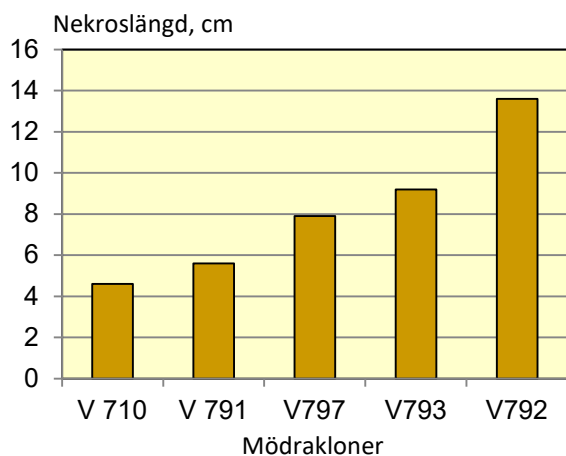


Figur 8. Heritabilitet för tillväxt och skador på grund av askskottsjuka i två försök, A och B, med avkomor efter fri avblomning hos 43 träd i fyra danska bestånd. Urvalet av mödraträden skedde innan askskottsjukan nått Danmark. Sk = % skador, D = diameter i brösthöjd, Dö = ökning i brösthöjdsdiameter, mellan år 7 och 11. Övriga siffror anger åldern vid registrering.

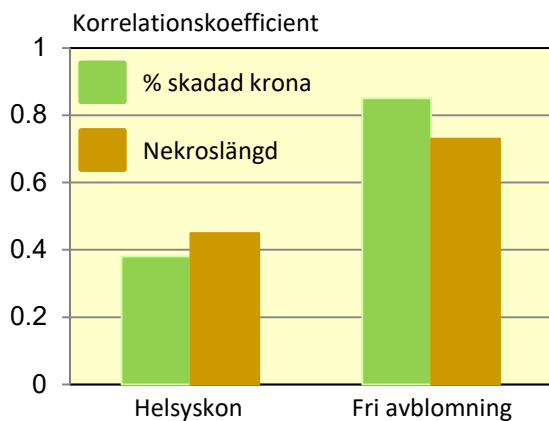
måttligt starkt med en korrelationskoefficient på 0,64. En anledning till att sambandet inte var starkare kan vara de miljöförhållanden som rådde i B-försöket, som gör att "genetiken" inte slår igenom helt.

En av slutsatserna baserade på resultaten i denna undersökning är att resistensförädling mot askskottsjukan är en lovande möjlighet.

Med syftet att fastställa sambandet mellan moderträd och avkomma beträffande askskottsjukan genomfördes inokuleringar av avkomor från kloner med känd resistens mot skadesvampen *H. fraxineus* i ett danskt avkommeförsök. Den stam som användes vid inokuleringen härstammade från Norge. Av de 123 träden i avkomman kunde man fastställa faderskapet hos 46 träd med hjälp av fyra DNA-markörer. Dessa träd är således helsyskon



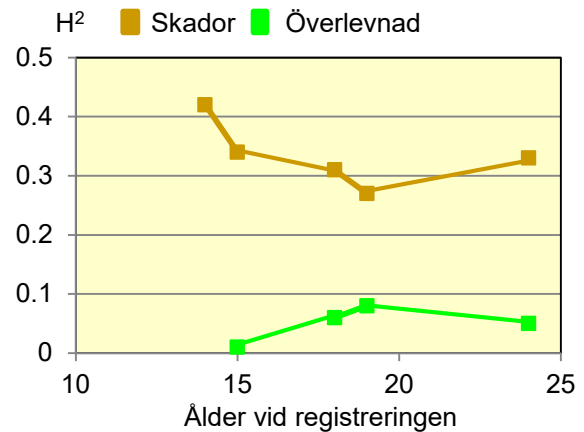
Figur 9. Genomsnittlig nekros längd 14 månader efter inokulering av avkomor från fem askkloner i ett danskt försök.



Figur 10. Sambanden mellan föräldrar och avkomma beträffande procent kronskador respektive nekroslängd efter inokulering med en stam av *H. fraxineus* i ett danskt avkommeförsök.

medan övriga 77 träd har pollinerats med träd utanför plantagen. Förutom nekroslängd uppskattades procenten skador av trädskadorna. För båda egenskaperna, nekros och skadeprocent, fann man starkt signifikanta skillnader (Fig. 9). Sambanden mellan föräldrar och avkomma var betydligt svagare för båda egenskaperna när de baserades på helsyskonfamiljer än när de baserades på halvsyskonfamiljer (Fig. 10). Antalet träd var mycket lågt i vissa helsyskonfamiljer, vilket gör att precisionen i uppskattningen av skador är låg i sådana familjer. De starka sambanden för det fritt avblommade materialet innebär att inokuleringar kan vara en framkomlig väg inom resistensförädlingen.

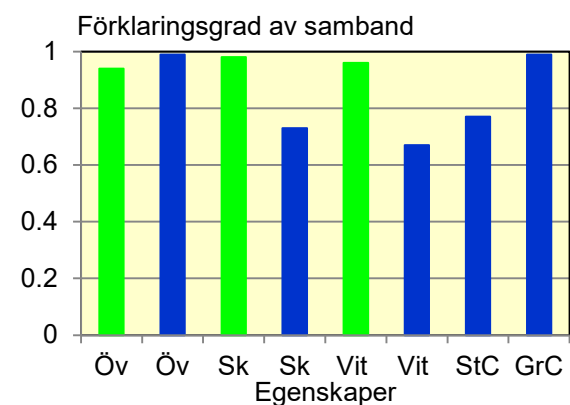
Vid en ålder av 15–25 år genomfördes upprepade registreringar av skador i form av bladfällning (= askskottsjuka) i två sydsvenska klonplantager av ask. Dessutom registrerades cancer i form av missfärgning på stam respektive grenar. De 100 respektive 104 klonerna valdes innan askskottsjukan hade slagit till i Sverige. I genomsnitt var dödligheten 7–8 % i båda fröplantagerna. Däremot skilde sig brösthöjdsdiametern väsentligt. I den ena plantagen (betecknad Sn) var medelvärdet för diametern i brösthöjd 104 mm vid en ålder av 25 år medan motsvarande värde för den andra plantagen (betecknad Tr) var 171 mm vid 22 års ålder. I Fig. 11 redovisas den klonala upprepningsförmågan,  $H^2$ , för SN-plantagen som hade flest revideringar men sämst tillväxt. En antydning kan vara att antalet träd som revideras avtar med tiden på grund av minskad överlevnad. Vidare kan skador som uppträder olika år vara starkt påverkade av de unika väderförhållanden som råder vid olika tidpunkter. Av intresse var de starka sambanden mellan skador under olika år i Sn-plantagen, förklaringsgraden varierade mellan 80 och 97%. Sambanden var svagare i Tr-plantagen, 64–84%. Möjligen kan den större dödligheten i Sn-plantagen förklara skillnaderna eftersom precisionen i de genetiska



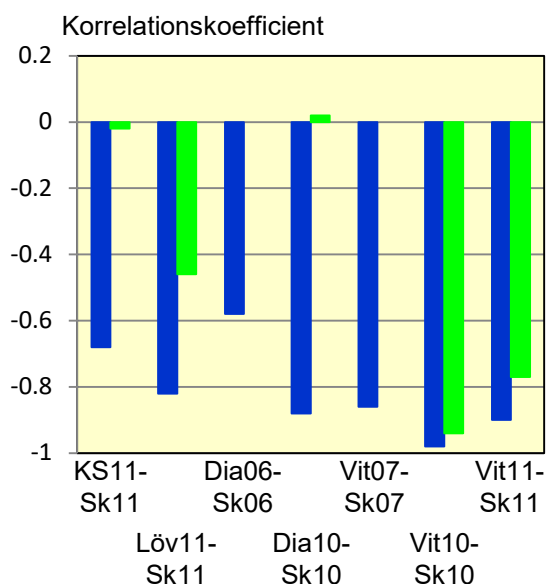
Figur 11. Utvecklingen över tid av upprepningsförmåga för skador (brun) och överlevnad (grön) hos kloner i en sydsvenska fröplantager av ask med 100 kloner. Bedömningen av skador var inte exakt densamma vid de olika inventeringstillfällena.

uppskattningarna av skador är säkrare tack vare ett större antal testade ympar.

Eftersom många av klonerna var gemensamma i de två plantagerna var det möjligt att beräkna sambandet mellan samma egenskap hos de två plantagerna. Sådana samband visas i Fig. 12 och som framgår av figuren noterades flera starka samband för samtliga egenskaper med förklaringsgrad över 65 %. Detta tyder på att samspelet mellan klon och testlokal är av ringa betydelse. I sin tur betyder detta att utvärdering av askdöd kan ske på en lokal. En brasklapp är dock befogad eftersom de två plantagerna befinner sig i samma klimatområde i Skåne samt att båda är anlagda på jordbruksmark. Detta innebär att samspelet klon x lokal blir något osäkert och kanske inte gäller generellt. Det skall också noteras att cancer på grenar (GrC) visserligen hade en korrelationskoefficient på 0.99 men inte signifikant till skillnad från de övriga sambanden.



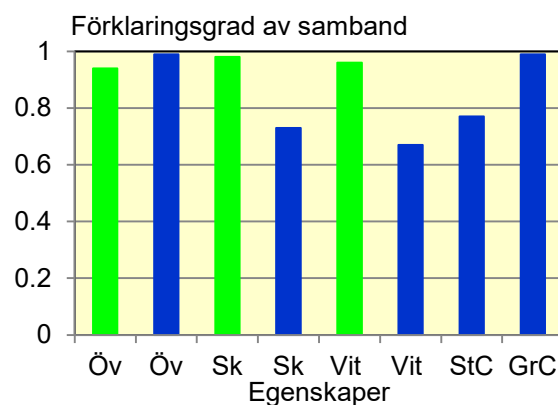
Figur 12. Förklaringsgrad (= genotypisk korrelation) för sambanden mellan samma egenskaper i två sydsvenska askklonplantager år 2010 (grön) respektive 2016 (blå). Öv = överlevnad Dia = brösthöjdsdiameter; Vit = vitalitet, St = cancerskador på stam, Gr = cancerskador på grenar.



**Figur 13.** Genotypiska korrelationskoefficienter mellan olika egenskaper ett visst år (11 = 2011, 06 = 2006 etc.) i två sydsvenska fröplantager (blå respektive grön) Revideringar i den gröna plantagen företogs två år, 2010 och 2011 medan revideringar skedde under fler år i den blå plantagen. KS= knoppsprickning, Löv = lövfällning, Dia = brösthöjdsdiameter, Vit = vitalitet, Sk = stamskador..

Ett starkt samband mellan brösthöjdsdiametern och vitaliteten noterades för Sn-plantagen med en förklaringsgrad på 88 %. Däremot var det inget som helst samband i Tr-plantagen; förklaringsgraden 0%. Sambanden mellan brösthöjdsdiameter och vitalitet å ena sidan och de tre typerna av skador å den andra sidan var mycket starka i Sn-plantagen med förklaringsgrader 81-100%. Sambanden i Tr-plantagen ger en betydligt mera splittrad bild med allt ifrån + 5 % till 100 %-igt negativt samband. Som tidigare noterats var precisionen i de genetiska skattningarna mindre i Tr-plantagen. Detta kan möjligen ha bidragit till skillnaderna i sambanden mellan de två plantagerna.

Skottskjutning på våren och lövfällning på hösten studerades för att se om dessa fenologiska egenskaper var korrelerade med olika skadeegenskaper. I Sn-plantagen var det ett starka negativa samband mellan de två fenologiska egenskaperna knoppsprickning och lövfällning å ena sidan och stamskador å den andra sidan (Fig. 13). Däremot var sambandet obefintligt för knoppsprickningen i Tr-plantagen. Den ökande känsligheten med sen tillväxtavslutning tycks gälla generellt med starka samband mellan brösthöjdsdiametern och vitaliteten för Sn-plantagen med en förklaringsgrad på 88 %. Utöver vad som är åskådligt i Fig. 13 var det ett mycket starkt samband mellan brösthöjdsdiametern och vitaliteten för Sn-plantagen med en förklaringsgrad på 88 %. Som tidigare noterats var precisionen i de genetiska skattningarna mindre i Tr-plantagen. De starka sambanden i Sn-plantagen mellan olika typer av skador och vitaliteten hos träden är uppmuntrande för förädlingen eftersom man kan få

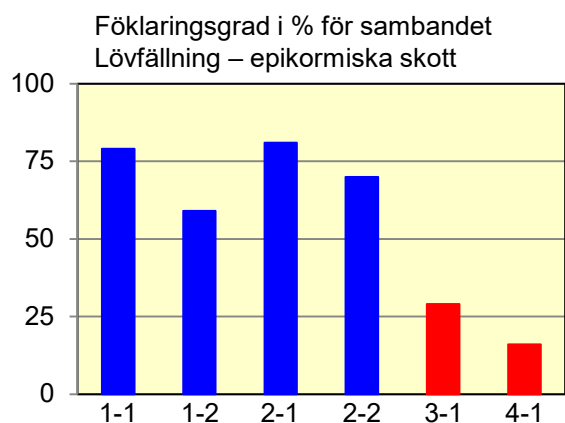


**Figur 14.** Klonal upprepningsförmåga för lövfällning (grön) och för bildning av epikormiska skott (blå) i 4 tyska klonfröplantager av ask med 50–76 kloner i varje plantage. Epikormiska skott förekommer hos träd som råkat ut för olika form av stress såsom fallet är med askskottsjuka. 2 och 3 liksom 4 och 5 är resultat från en och samma plantage med observationer under 2 år.

tillfredsställande information om resistensen genom att registrera en skadeegenskap. I valet mellan att lägga ned mycket tid på att beskriva skadebilden hos enskilda träd eller att analysera flera träd är det därför fördelaktigare att satsa resurserna på analys av flera träd.

En studie av askskottsjukan i 4 klonfröplantager i västra Tyskland publicerades 2014. Plantagerna hade ett varierande antal kloner; 50–76. Som i många andra fall hade klonerna valts innan askskottsjukan hade nått Tyskland. Tillväxt och stamkvalitet var de två urvalskriterierna. I de två plantagerna i Rheinland-Pfalz var skadorna färre än i de två klonplantagerna i Baden-Württemberg, där inga helt skadefria träd förekom. I plantagerna i Rheinland-Pfalz minskade antalet skadefria träd drastiskt från 2012 till 2013. Klonal upprepningsförmåga ( $H^2$ ) presenterades för lövfällning och för bildning av epikormiska skott i dessa klonfröplantager av ask. Epikormiska skott förekommer hos träd som råkat ut för olika form av stress såsom fallet är vid askskottsjuka med den åtföljande lövfällningen. Forskarna argumenterade för att bildning av epikormiska skott är ett bättre mått på effekten av askskottsjuka än lövfällning.  $H^2$  redovisas för epikormiska skott och lövfällning i Fig. 14. I två av plantagerna gjordes två revideringar under två på varandra följande år. Figuren visar genomgående höga värden för  $H^2$  vad gäller de epikormiska skotten, 0,40–0,60. Däremot varierade  $H^2$  för lövfällning i större utsträckning, 0,18–0,56. Av intresse var att nästan identiska uppskattningar av  $H^2$  noterades i de två plantager där en revidering skedde under två på varandra följande år: 0,24 och 0,25 respektive 0,35 och 0,36. Ett av syftena med denna studie var att undersöka sambandet mellan frekvensen av epikormiska skott och lövfällning. Sex signifikanta samband noterades mellan dessa två egenskaper (fyra plantager och de två års observationer i två av plantagerna). Ibland är det lätt

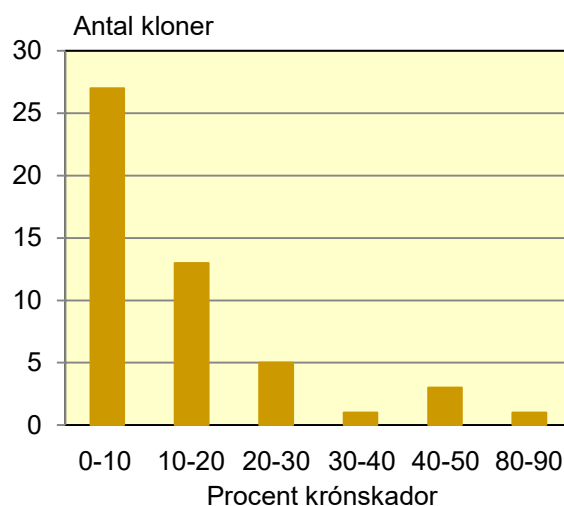




**Figur 15.** Förklaringsgraden i procent för sambandet mellan lövfällning och frekvensen epikormiska skott i fyra klonfröplantager av ask. De fyra staplarna till vänster bygger på observationer under två år i två plantager i Rheinland-Pfalz (blå staplar) och två plantager i Baden-Württemberg (röda staplar). Första siffran anger plantage medan den andra siffran anger år för observation.

att påvisa signifikanta samband om man analyserar ett stort antal kloner. Av större värde är att uppskatta förklaringsgraden i sambanden, som jag gjort i **Fig. 15**. Av figuren framgår att sambanden mellan de två egenskaperna i plantagerna i Baden-Württemberg inte överstiger 30 % i någon av de två plantagerna trots att sambanden var signifikanta. Sambanden är mycket starkare i de två plantagerna i Rheinland-Pfalz, alla med en förklaringsgrad över 50 %. Jag tar upp detta därför att vi forskare ibland litet okritiskt fokuserar enbart på signifikanser.

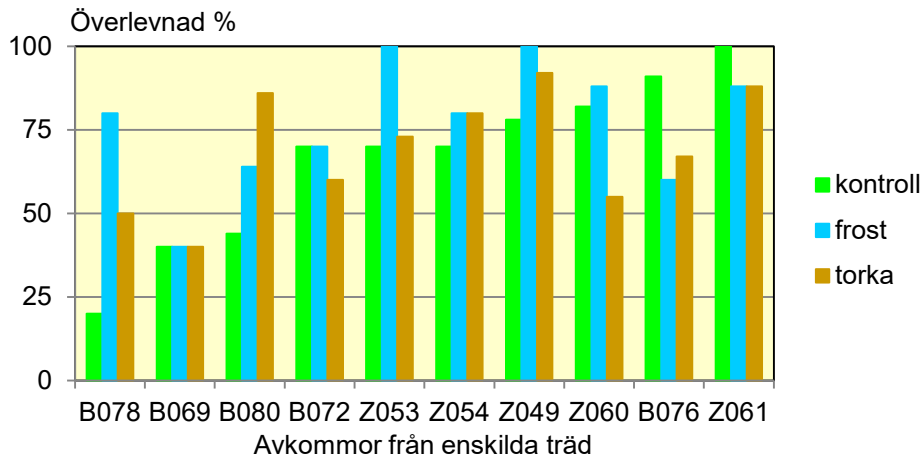
I en österrikisk fröplantage med 51 kloner studerades kronskador vid 16–17 års ålder. Antalet ympar per klon



**Figur 16.** Antal kloner i sex klasser av skador i en fröplantage med 51 kloner i Österrike.

var 4, vilket gör att uppskattningen av skador bygger på ett lågt antal ympar. Skadorna i olika tredjedelar av kronorna bestämdes och ett medelvärde för varje ymp beräknades. Även lövfällning registrerades.

I **Fig. 16** har jag ställt samman antalet kloner i olika procent-klasser av skador. Som framgår av figuren återfanns mer än hälften (27) av klonerna i klassen med 0 -10 % skador medan en extremt känslig klon hade en kronskada på över 80 %. Något samband med lövfällning och skador kunde inte påvisas. En bidragande orsak till detta kan vara att den genomsnittliga skadenivån var låg, 13,2 %. Några uppskattningar av genetiska parametrar redovisades inte men resultatet med den stora skillnaden i dödlighet inom en population stämmer överens med övriga studier.



*Figur 17. Procentuell överlevnad hos 10 fritt avblommade familjer av ask från två litauiska populationer, Biržal och Zeimelis. En tredjedel utsattes för frostbehandling under maj, -5°C, en annan tredjedel utsattes för torkstress under två veckor med start 20 juni. Ingen vattnings skedde i växthuset där temperaturen varierade mellan 25–35°C. Överlevnaden registrerades den tredje september.*

I två litauiska populationer av ask med allvarliga skador av askskottsjuka studerades skador hos avkommor från 10 av träden. Vardera populationen representerades av fem avkommor från enskilda träd. Vid 4 års ålder utsattes en tredjedel av materialet för en artificiell frystestning till -5°C den 16 maj och en annan tredjedel utsattes för torkstress i växthus med temperaturer på 25–35°C under två veckor med start den 20 juni. Den sista tredjedelen utgjorde ett kontrollmaterial. Flera egenskaper relaterade till askskottsjuka ingick i undersökningen.

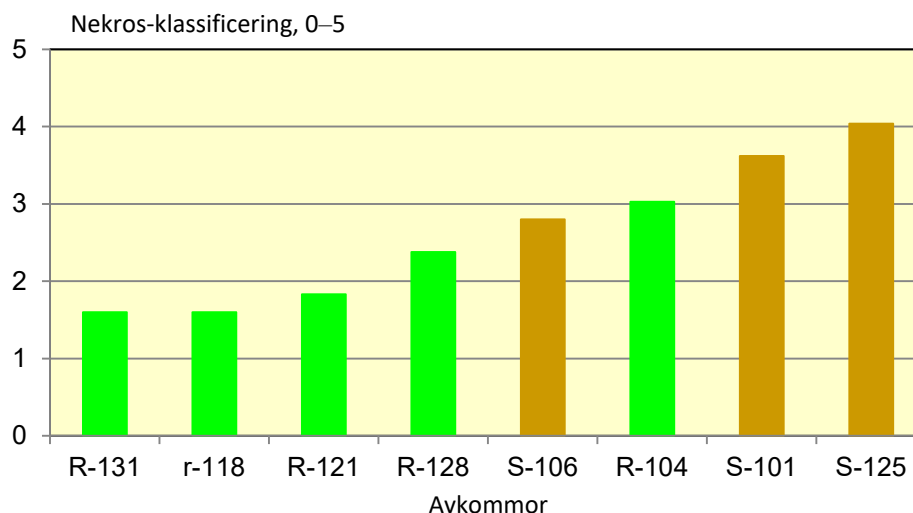
Jag begränsar redovisningen här till den absolut viktigaste egenskapen; överlevnad. Som framgår av [Fig 17](#) varierade den mellan 20 och 100 % i kontrollmaterialet, som hade den lägsta genomsnittliga överlevnaden, 66,9 %. Högsta överlevnaden hade det frystestade materialet, 77,0 %. Skillnaderna mellan de olika behandlingarna var dock inte signifikanta. [Fig. 17](#) visar också att rangordningen mellan avkommorna skiljer sig i de tre behandlingarna. Detta bekräftas av den statistiska utvärderingen som visade att samspelet mellan avkomma och behandling var signifikant. Detta samspel var så starkt att skillnaden mellan avkommorna inte var statistiskt säkerställd. Det begränsade antalet träd per avkomma och behandling kan ha gjort att det är svårt att påvisa genetiska skillnader. Däremot var det signifikanta skillnader mellan avkommorna i kontrollmaterialet med ett mycket högt värde på heritabiliteten, 0,69. Detta antyder att ett urval för överlevnad under normala förhållanden utan torkstress eller frost-

förhållanden har förutsättningar för att bli mycket framgångsrikt. Resultatet från denna undersökning visar vidare att överlevnaden påverkas starkt av de miljö-förhållanden som de unga askträden utsatts för.

Viridiol är ett fytotoxiskt ämne som svampar utnyttjar för att angripa en värdväxt. Reaktionen hos askkloner med varierande känslighet mot *H. fraxineus* på behandling med denna substans studerades i en undersökning av avkommor från fem motståndskraftiga kloner och tre icke-motståndskraftiga kloner. De utsattes för tre koncentrationer av viridiol, 14,7 µmol, 147 µmol, och 1,47 mmol. De mest omfattande skadorna erhöles efter behandling med 147 µmol men skillnaderna gentemot den högsta dosen var inte stor. [Fig. 18](#) visar att en av avkommorna från en resistent klon hade nekroser av samma storlek som de icke-motståndskraftiga klonerna medan övriga resistent kloner hade lindrigare skador med ett medelvärde av  $\approx 0,06$ . Om viridiol spelar en roll vid spontan infektion av *H. fraxineus* antyder resultaten att det är olika mekanismer bakom motståndskraften hos värdplantorna.

#### Genetisk variation mellan populationer

I Litauen anlades tre proveniensförsök med 10 litauiska populationer och 11 europeiska populationer. Varje population innehöll avkommor från enskilda träd efter öppen pollinering. I ett av försöken var överlevnaden bara 2 %, vilket



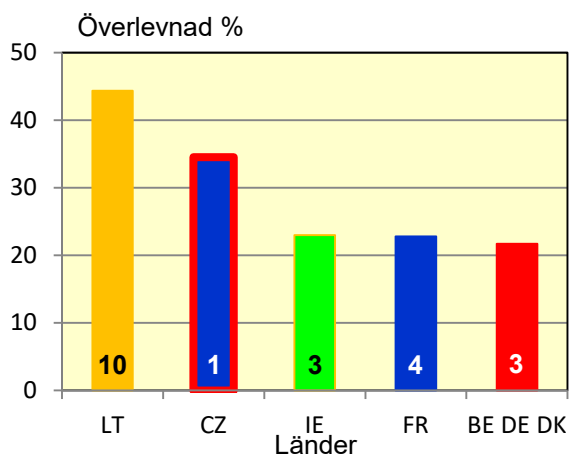
*Figur 18. Nekrosklassificering (0 = ingen nekros 5 = allvarlig skada) av avkommor till 5 resistenta (R) och tre känsliga (S) kloner efter behandling med 147  $\mu$ mol viridiol av blad hos 3 veckor gamla plantor. Bedömningen skedde 48 timmar efter behandlingen.*

gjorde att någon meningsfull genetisk utvärdering inte utfördes. De andra två försöken möjliggör uppskattningar av skillnader mellan populationer såväl som skillnader inom populationer. Det senare är mycket viktigt för att kunna vägleda framtida förädlingsarbete med vår ask.

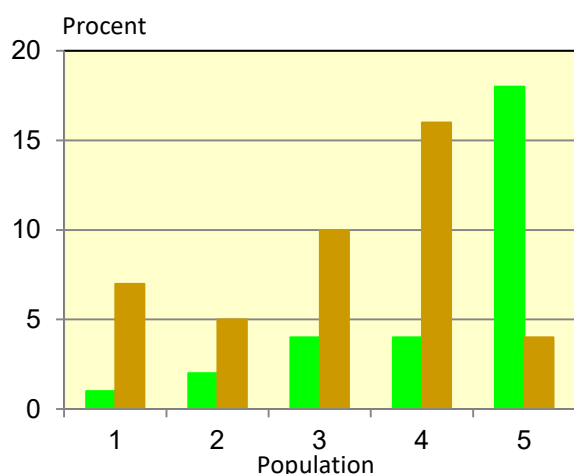
Resultaten beträffande överlevnaden i detta försök

redovisas i **Fig. 19**. Denna figur visar att de inhemska litauiska populationerna har genomsnittligt bättre överlevnad än övriga populationer. Överlevnaden hade ett genomsnitt på 45 % medan övriga populationer hade ett genomsnitt på 26 %. Även för trädhöjden vid 8 års ålder var det stora skillnader mellan populationerna. Värt att notera är att 768 träd av de 27 000 planterade träden inte visade några tecken på askskottsjuka. Vilket motsvarar knappt 3 %.

Även om rangordningen av populationerna inte var exakt densamma i de två försöken var skillnaderna i rangordning inte dramatiska. Det betyder att resultaten från det ena försöket speglar resultaten från det andra försöket ganska väl.



*Figur 19. Procent överlevande i 21 askpopulationer vid 8 års ålder i ett försök i Litauen. Förkortningar för ursprungsländerna är angivna i standardförkortningar inom EU. Siffrorna i staplarna anger antalet populationer som ingått i försöket.*



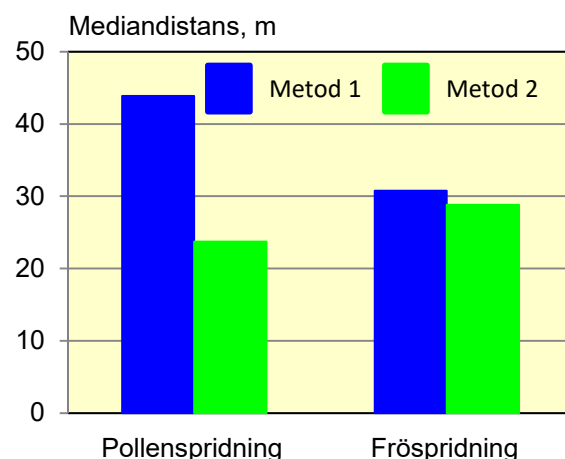
Figur 20. Procent oskadade träd (grön) och dödlighet (brun) hos 5 tyska populationer av ask studerade i 4 tyska fältförsök.

I Tyskland anlades år 2005 fyra proveniensförsök med 8 tyska populationer av ask. Eftersom 3 av populationerna bara förekom i ett av försöken redovisar jag resultat från 5 av de 8 populationerna. År 2007 när träden var 5 år var frekvensen av askskottsjuka 13 %, frekvensen av sjuka träd steg gradvis till 94 % år 2012. Utvecklingen i Tyskland stämmer överens med vad som hänt i Litauen. Enligt de tyska författarna till artikeln är det troligt att spridningen av askskottsjukan inte hade nått sin kulmen 2012. Fig. 20 visar att population 5 har mycket högre procent av oskadade träd och lägst dödlighet.

Betydelsen av den fragmentering av ask som skett i Europa för förnyringen av ask är mycket begränsad. Därför har en studie genomförts som syftade till att klarlägga korsningsmönstret i en tysk population i ett bestånd på cirka 2 hektar. I undersökningen användes 13 mikrosatellitloci för att fastställa genotyperna för träden i beståndet: i avkommor från beståndsträden samt i en planterad allé inom 500–2000 meter från beståndet.

Två olika metoder användes för beräkningen av frö- och pollenspridningen inom beståndet. Metoderna gav olika resultat beträffande pollenspridningen som uppskattades från 0 till 939 meter i ena fallet och som 2–340 meter med den andra beräkningsmetoden. Pollineringar inom avståndet upp till 100 meter var dominerande. Skillnaderna var små när det gällde fröspridningen (Fig. 21), där dominansen för kort fröspridning var ännu mera uttalad. All fröspridning skedde inom 100 meter enligt den ena beräkningsmetoden.

Inaveln i beståndet var mycket begränsad med en inavelskoefficient på 0,006 medan motsvarande hos avkommorna var 0,021, vilket antyder att en del inavlade planter har konkurrerats ut under utvecklingen av beståndet. Pollineringar från alléträden var begränsad till ett fåtal procent. Bestånd för genbevarande bör ha ett avstånd på något hundratal meter för att görligaste mån undvika kontaminering från planterad ask och andra bestånd.

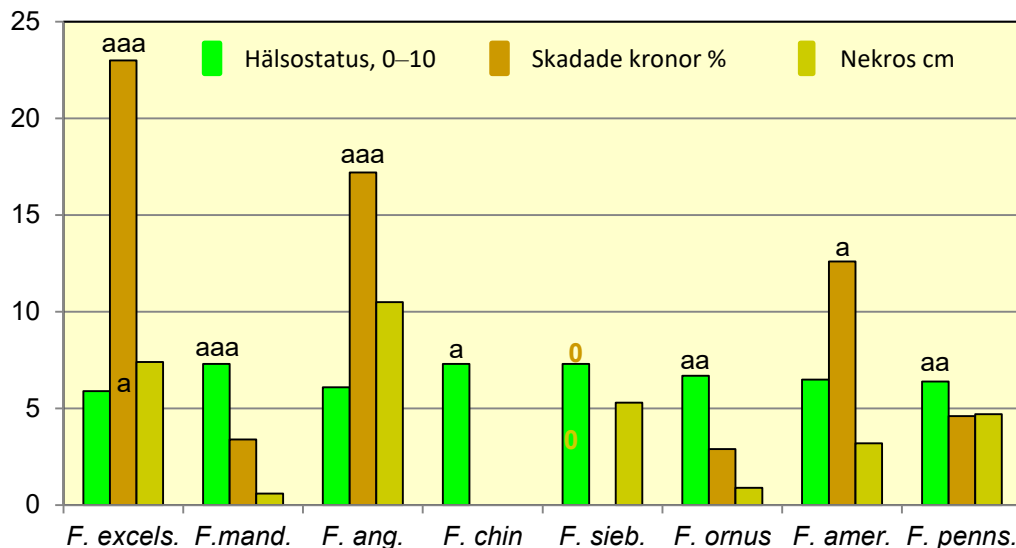


Figur 21. Median-avstånd för pollen och fröspridning i en studie av en tysk population. Bestämningarna gjordes med hjälp av 23 mikrosatelliter.

### Artskillnader

Om man inte kan finna tillräckligt antal resistent individer eller populationer återstår att undersöka om resistens kan överföras till vår ask från andra arter som är resistent mot askskottsjukan. Arter som varit exponerade för *Hymenoscyphus fraxineus* under många generationer i sina hemmiljöer i Ostasien har säkert förvärvat en resistens mot askskottsjukan. Några statistiskt sett tillförlitliga försök att testa resistensen hos andra askarter känner jag inte till men vissa iakttagelser har gjorts. Den undersökning som omfattat flest arter utfördes i arboretet i Hörsholm i Danmark, som har ett stort infektionstryck från *H. fraxineus*. De danska försöken ger indikationer om skillnader i resistens mellan arter. I arboretet registrerades allmänt hälsotillstånd hos träden liksom procentuell andel av trädkronorna som var angripna av askskottsjuka. Inokulering av blad och stammar med skadesvampen genomfördes också. Dessutom testades förekomst av apothecier efter exponering till askosporer.

I Fig. 22 har jag sammanfattat resultaten beträffande allmänt hälsotillstånd hos träden, procenten skador i trädkronorna samt nekroslängd efter inokulering med *H. fraxineus*. För samtliga egenskaper var det signifikanta skillnader mellan arterna. Figuren visar att det allmänna hälsotillståndet inte varierade påtagligt mellan de olika arterna. Däremot var det stora skillnader när det gäller den procentuella skadegraden med de största procenttalen för *F. excelsior* och *F. angustifolia*. De ostasiatiska arterna *F. chinensis* och *F. sieboldiana* var symptomfria. Tolv av 13 träd av *F. mandchurica* var symptomfria medan det trettonde trädet hade lindriga skador av askskottsjuka. De amerikanska arterna *F. americana* och *F. pennsylvanica* intog en mellanställning. Den europeiska *F. ornus* var relativt motståndskraftig mot angrepp av *H. fraxineus*. Sålunda var det endast ett av de sju undersökta träden av denna art som hade en kronskada, och skadan var lindrig; mindre än 10 %. *F. ornus* hade även begränsad nekros



Figur 22. Hälsostatus (0 = död, 10 = symptomfri), genomsnittlig procent för skador av trädkonorna, nekroslängd i cm efter inokulering med *Hymenoscyphus fraxineus* samt förekomst av apothecier (0 = inga apothecier, a = 1–3 apothecier, aa = 4–10 apothecier, aaa = > 10 apothecier) hos olika *Fraxinus*-arter i ett danskt arboretum i Hörsholm. excels. = excelsior, mand. = mandchurica, ang. = angustifolia, chin. = chinensis, sieb. = sieboldianum, amer. = americana, penns. = pennsylvanica.

liksom *F. mandchurica* och *F. chinensis*. Apothecier förekom i stor utsträckning hos *F. excelsior*, *F. angustifolia* och *F. mandchurica* men saknades helt hos *F. sieboldiana* (Fig. 22). Trots att apothecier förekom i stor utsträckning på *F. mandchurica* förefaller det som om arten har ett aktivt försvar mot vidare angrepp av *H. fraxineus*. I det naturliga utbredningsområdet av *F. mandchurica* förekommer *H. fraxineus* utan att åstadkomma påtagliga skador på denna art.

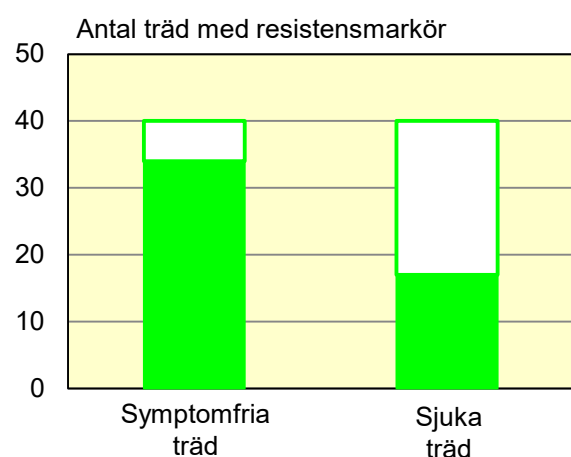
De positiva resultaten för *F. mandchurica* är av störst intresse för artkorsningar eftersom den arten tillhör samma undergrupp av arter inom släktet *Fraxinus*, varför man kan förvänta att det är lättare att erhålla hybrider mellan vår ask och den manchuriska asken än att få arthybrider med *F. chinensis* eller *F. ornus*, som båda tillhör en annan undergrupp av släktet *Fraxinus*.

När det gäller vår ask vet vi att hybridisering med den närbesläktade smalbladiga asken, *F. angustifolia*, sker spontant där de förekommer tillsammans. Några andra uppgifter om korsningar mellan vår ask och resistent askarter har jag inte kunnat finna i litteraturen. Som framgår av Fig. 22 är artkorsningar med *F. angustifolia* inte att tänka på när det gäller att stärka motståndskraften mot askskottsjukan hos *F. excelsior*.

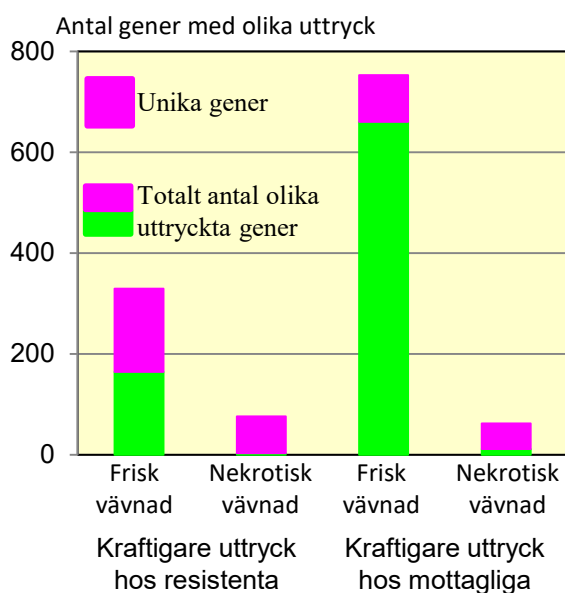
#### Markörer

Drömmen för en skogsträdsförädlare är att enkelt kunna identifiera plantor och träd som är resistent mot sjukdomar och skadegörare. Flera studier har gjorts för att på gennivån kunna identifiera vad som leder till resistens mot askskottsjukan. Vissa framsteg har gjorts och lovande resultat i denna riktning har nyligen presenterats av en forskargrupp vid Sveriges Lantbruksuniversitet. För

en molekylärgenetisk studie valde gruppen askar, med mindre än 10 % skador från olika lokaler på Gotland. Detta urval skedde 2013–2014 på lokaler där askskottsjukan var utbredd. En förnyad inspektion av träden gjordes 2017 och 2019. Prover för den molekylärgenetiska studien togs från 50 symptomfria träd och från 50 träd med allvarliga symptom på askskottsjukan. Hos 40 symptomfria och 40 starkt infekterade träd kunde en säker analys av förekomsten av en resistensmarkör ske. Resultaten framgår av Fig. 23, som visar att det är betydligt fler av de symptomfria askarna som har resistensmarkören än bland de sjuka träden. Eftersom 17 av de sjuka askarna också var bärare av markören ger inte markören en fullständig



Figur 23. Antal träd med en molekylär markör för resistens mot asksjuka hos 40 symptomfria och 40 sjuka askar från Gotland. Ofyllda delar av staplarna visar antalet träd utan resistensmarkör. De symptomfria askarna växte bland allvarligt skadade askar.



**Figur 24.** Totala antalet olika uttryckta gener samt antalet unika gener hos resistente och mottagliga kloner efter inokulering med *H. fraxineus*.

garanti för att träd med denna markör är motståndskraftiga mot askskottsjukan. Förhoppningen är att man skall kunna identifiera flera resistensmarkörer så att man slutligen får kombinationer av markörer som entydigt visar resistens mot askskottsjukan.

Tidigare presenterades en dansk undersökning med tre markörer, som indikerade viss resistens mot askskottsjukan. En av markörerna återfanns även hos de tre askarterna *F. americana*, *F. mandchurica* och *F. ornus*, som visat resistens mot askskottsjukan. Det finns därför hopp om att finna ett batteri av markörer som indikerar resistens mot askskottsjukan även om resistensen regleras av ett stort antal gener.

Samma forskargrupp har även gjort inokuleringar i en fröplantage och av två-åriga plantor från en kommersiell plantskola. Två motståndskraftiga och två mottagliga kloner i fröplantagen inokulerades med pluggar av agar innehållande *H. fraxineus*. Prov togs 10 månader efter inokuleringen. Fröplantorna inokulerades med hjälp av pluggar med *H. fraxineus* i direkt anslutning till kambiet. Skador hos fröplantorna registrerades vid fyra tillfällen; 7–42 dagar efter inokuleringen. Vid varje tillfälle togs prover av floemvävnad för att undersöka genaktivitet i vävnaden och framför allt för att fastställa vilka gener som var uttryckta i olika vävnader.

Längden på den nekrotiska vävnaden efter inokuleringen var hos de två resistente klonerna 7 respektive 8,5 cm, och betydligt längre hos de två mottagliga klonerna, 32 respektive 70 cm.

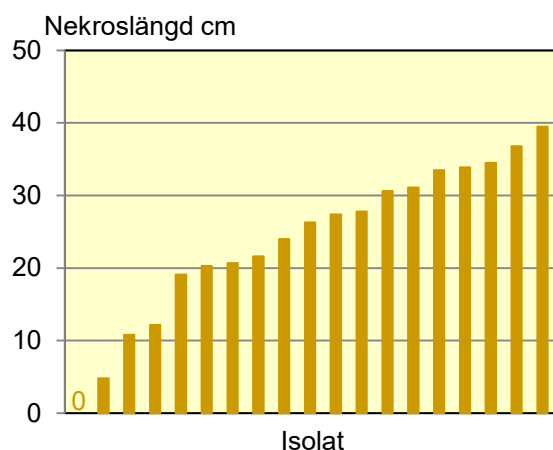
I Fig. 24 har jag sammanställt resultat beträffande gener med olika uttryck hos resistente och mottagliga kloner, dels i frisk, dels i nekrotisk vävnad. Som framgår av figuren är det ett stort antal gener som uttrycks olika hos resistente respektive mottagliga kloner. Skillnaderna mellan de två typerna av kloner är som framgår av figuren mindre påtagliga i nekrotisk vävnad. I experimentet med fröplantor upptäcktes 204 gener med olika uttryck i frisk respektive nekrotisk vävnad, 149 av dessa gener var inducerade medan 55 var undertryckta. En jämförelse med experimentet med kloner visade sig att 47 gener hade liknande uttryck hos såväl kloner som fröplantor. Två cellväggs-associerad kinas-receptor-gener och en serin-proteas-inhibitor-gen tilldrar sig ett stort intresse eftersom båda har kopplingar till svampars möjligheter att angripa värdväxter genom nedbrytning av cellväggar.

En undersökning som syftade till att finna molekylära markörer för resistens mot askskottsjukan valdes 111 fenotypiskt motståndskraftiga träd och 215 mottagliga träd. Signifikanta kopplingar till tolerans mot askskottsjukan kunde påvisas i ett antal fall men förklaringsgraden var i samtliga fall under 6 %, vilket omöjliggör att använda dessa markörer i förädlingen. Däremot har resultaten ökat förståelsen för uppbyggnaden av resistensen mot askskottsjukan.

Ett framgångsrikt försök av en internationell forskargrupp att finna markörer med hjälp av Fourier-transformerad spectroscopy rapporterades 2018. Studien omfattade bark från 76 symptomfria genotyper med känd resistens mot askskottsjukan. Diskrimineringen mellan resistente och mottagliga genotyper med hjälp av spektroskopin skedde inom våglängdsområdena 748–798  $\text{cm}^{-1}$  och 879–947  $\text{cm}^{-1}$  och med den starkaste diskrimineringen för våglängden 895  $\text{cm}^{-1}$ . Detta visar att det är en typ av fenol som är involverad i diskrimineringen. Enligt denna studie är denna fenol en utmärkt markör för att skilja resistente askar från mottagliga.

I en annan studie omfattande 1250 träd fann man 3149 SNPs (SNP = single nucleotide polymorphism; nukleotider är byggstenar i DNA och RNA) som var kopplade till resistens mot askskottsjukan. Ett par hundra av dem kunde kopplas till olika grad av skada betingad av *Hymenoscyphus fraxineus*. En sådan byggsten visade sig vara en god markör för betydande resistens mot askskottsjukan medan en annan markör betecknades som "mindre mottaglig" för sjukan. En tredje var markör för stor mottaglighet för askskottsjukan.

En av slutsatserna i denna studie var att resistensen regleras av gener i många loci. Detta överensstämmer med de förväntningar som inledningsvis presenterades för reglering av resistens hos träd med lång generationstid.



**Figur 25.** Nekroslängd i tre helsyskonfamiljer av ask efter inokulering med 19 isolat av *Hymenoscyphus fraxineus*. Utvärderingen skedde 250 dagar efter inokuleringen i stammarna på unga askar.

#### Genetisk variation hos *Hymenoscyphus fraxineus*

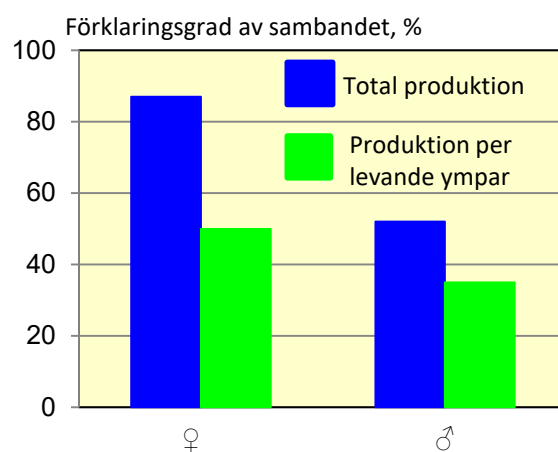
Variation kan även förekomma hos parasitsvampen. En dansk undersökning genomfördes med 19 stammar av *H. fraxineus* på tre helsyskonfamiljer av ask. Stammarna inokulerades med infekterade träpluggar och utvecklingen av nekroser mättes vid olika tillfällen fram till 250 dagar efter inokuleringen. Stammarnas arvsmassa undersöktes och man fann att det var 19 genetiskt unika stammar. Med ledning av resultaten från detta försök valdes 8 stammar för en studie av deras tillväxt på två olika odlingsmedier. Som framgår av **Fig. 25** blev det ingen nekros från en av stammarna medan den mest aggressiva stammen hade en genomsnittlig tillväxt på 39,5 cm under den 250-dagarsperiod som försöket pågick. Skillnaden mellan stammarna var starkt signifikant. Likaså var skillnaden starkt signifikant för de 8 stammar som följdes på odlingsmedierna. Dock var det inget som helst samband mellan resultaten från de två typerna av undersökning. Artificiell odling på medier verkar således inte i detta fall vara en framkomlig väg för att testa angreppsförmågan hos olika stammar mot växande träd.

Den stora variationen i aggressivitet hos olika stammar är en komplicerande faktor när det gäller den tillämpade förädlingen av ask. Inte nog med att man skall finna resistent individer mot en stam i en mycket stor trädpopulation, en sådan individ måste även vara resistent mot ett flertal andra stammar av parasitsvampen.

I genomet hos *H. fraxineus* har man identifierat två pektin-nedbrytande enzym, som kan vara en förklaring till att denna svamp, till skillnad från dess nära släkting *H. albidus*, har patogen förmåga.

#### Förädling

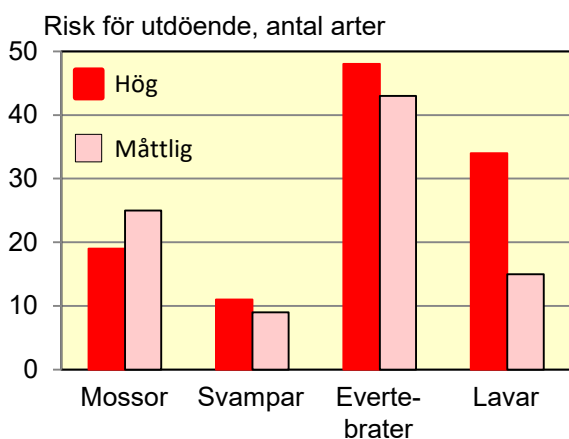
Någon resistensförädling av ask har inte ännu (2020) genomförts i Sverige men förberedelser för förädling har gjorts. Ett stort antal symptomfria askar har valts i bestånd



**Figur 26** Förklaringsgrad för sambanden mellan total fröproduktion respektive fröproduktion per levande ympar och skadeprocent hos trädskronor samt sambanden mellan totala antalet fastställda faderskap respektive faderskap hos levande ympar och skadeprocent. Studien genomfördes bland 31 kloner i en dansk fröplantage.

med omfattande skador och ymkvistar har hämtats från ett hundratal träd. Avsikten är att framställa ympar, som kommer att användas för korsningar.

Blomning i kommande askplantager är givetvis viktig för en framtida resistensförädling. En studie av sambandet mellan askskottsjuka och blomning i en dansk fröplantage på norra Själland med 39 kloner har presenterats. Fröproduktionen hos klonerna skattades i en 10-gradig skala, 0 = inga frön 9 = riklig fröproduktion. I analogi med detta skattades proportionen av honblommor i en 10-gradig skala. Kloner som hade 0–20 % honblommor klassades som han-kloner (15 stycken) medan hon-kloner hade >80 % honblommor (16 stycken). Övriga kloner betecknades som hermafroditer och ingick inte studierna av sambanden mellan blomning och askskottsjuka. Nio mikrosatelliter utnyttjades för att bestämma faderskap i avkomman. Trädskronornas skadeprocent relaterades till frekvensen av frön respektive påträffade fäder i avkomman. Separata samband beträffande honblomningen gjordes för totala antal frön respektive för genomsnittlig fröproduktion hos levande ympar. Den totala fröproduktionen skiljer sig från fröproduktionen per levande ympar om antalet levande ympar varierar mellan olika kloner. Analoga samband gjordes för sambanden på hansidan. Som framgår av **Fig. 26** är sambanden på den honliga sidan starkare än på den hanliga sidan. Samtliga samband var signifikanta. En förklaring kan vara att träd som utsätts för stora påfrestningar investerar mer för fröproduktion än pollenproduktion. Skillnaden i sambanden mellan total fröproduktion och fröproduktion per levande ymp beror på att det var stora skillnader i antalet överlevande ympar hos de olika klonerna. Motsvarande förklaring gäller också för framgångsrikt faderskap. Signifikansen för sambanden på hansidan beror på en klon med exceptionell framgång i befruktningen. Inte mindre än 46 av de 92 fastställda faderskap härrörde från denna klon.



**Figur 27.** Antal arter med hög risk för utdöende eller arter med måttlig risk för utdöende på grund av askskottsjukan. Arter som löper hög risk för utdöende är helt beroende av ask för sin existens. Arter med måttlig risk är starkt associerade med ask men inte enbart beroende av ask för sin existens.

Askskottsjukan är inte enbart ett hot mot askens överlevnad utan även ett hot mot arter som är beroende av asken för sin existens. För svensk del presenterades en analys 2020 av hur många arter och av vilka kategorier av arter det kan vara fråga om. Arter som är helt beroende av ask för sin existens löper störst risk för utdöende.

Som framgår av **Fig. 27** återfinns de flesta bland evertebrater och lavar. Det är angeläget att genbevarande av ask utformas så att dessa så kallade associerade arters överlevnad garanteras i de metoder som kommer att användas.

### Slutsatser

Resultaten från flertalet undersökningar visar att den naturligt förekommande resistensen mot askskottsjukan är låg, 1–5 %. Glädjande nog har höga uppskattningar av heritabilitet noterats för sjukdomsrelaterade egenskaper i de försök med sexuellt förökade avkommor som studerats. Detta innebär att det bör finnas goda förutsättningar för en framgångsrik resistensförädling mot askskottsjukan. Höga uppskattningar av den klonala upprepningsförmågan ger ytterligare stöd för detta konstaterande.

Det föreligger stora skillnader mellan populationer med avseende på askskottsjukan. Det fåtal resultat som hittills publicerats tyder inte på att någon population skulle ge tillfredsställande resistens. Ett litauiskt försök med 21 populationer visade att majoriteten av exotiska populationer skadades betydligt mer än de tio inhemska populationerna. Detta antyder att import av populationer inte verkar vara en framkomlig väg för att uppnå resistens mot askskottsjukan. Detta utesluter inte att korsningar med enskilda träd från exotiska populationer kan vara viktiga inom förädlingen.

Korsningar med träd från resistenta askarter kan vara en

framkomlig väg i askförädlingen. En förutsättning är att det går att korsa *F. excelsior* med dessa arter. Kunskapen om olika askarters resistens mot askskottsjukan är begränsad. Arter som varit exponerade för *Hymenoscyphus fraxineus* under lång tid i sina hemmiljöer har förvärvat en resistens mot askskottsjukan. Artkorsningar mellan vår ask och den ostasiatiska *F. mandchurica* torde vara av störst intresse.

Som förväntat tyder resultaten på att det är många gener som reglerar resistensen mot askskottsjukan. Trots detta har markörer för resistens mot askskottsjukan identifierats, som kan utgöra ett snabbspår för val av träd resistenta mot askskottsjukan.

En komplicerande faktor för resistensförädlingen är att flera stammar av *Hymenoscyphus fraxineus* förekommer.

Slutligen; teoretiskt kan frågan i titeln besvaras med ett ja, men det förutsätter att betydande resurser avsätts för en förädlingsinsats. Ett stort antal symptomfria askar har valts i bestånd med omfattande askskottsjukan. En resistensförädling kan därför få en flygande start så snart resurser för förädlingen är tryggade.

### Erkännande

Ett stort tack till docent David Clapham för förtjänstfull granskning av manuskriptet.

### Termer

Associerade arter är beroende av en nyckelart för sin existens

Avelsvärde eller förädlingsvärde är litet förenklat en uppskattning av det genetiska värdet hos en individ för en viss egenskap

Fenologi är läran om tidpunkterna för uppträdande av vissa egenskaper som knoppsprickning och invintring. Dessa egenskaper kan vara reglerade av temperatur och/eller nattlängd.

Fri avblomning innebär att frön, nötter, eller ollon har insamlats från träd där pollineringen inte är kontrollerad. Fritt avblommade avkommor betecknas även som halv-syskonfamiljer.

Förädling står här för genetisk förändring av material.

Fröplantager är anläggningar som har som syfte att producera frö av hög genetisk kvalitet.

Heritabilitet,  $h^2$ , är en uppskattning av överensstämmelsen hos en egenskap hos besläktade individer. Heritabiliteten antar värden mellan 0 och 1.0. Litet förenklat betyder det



att miljön ligger bakom all observerad variation om heritabiliteten är 0.0.

Klonal upprepningsförmåga,  $H^2$ , är en uppskattning av den genetiska komponenten hos en egenskap i försök med vegetativt förökat material. Klonfröplantager med slumpvis planterade ympar eller sticklingar kan också användas för uppskattning av  $H^2$ , som antar värden mellan 0.0 och 1.0.

Locus plats på en kromosom för en gen; pluralformen heter loci.

Mikrosatelliter består av ett stort antal av upprepningar av 2 - 6 baspar (nukleotider) av DNA. Tack vare den stora variationen i basparen är de mycket lämpade för att upptäcka skillnader mellan individer.

Nukleotid, DNA är uppbyggt av fyra nukleotider som i kombination av tre reglerar vilken aminosyra som skall kopplas ihop till ett protein.

Proveniensförsök har material från geografiskt skilda områden. Vanligen är fröet hämtat från ett enstaka bestånd (= population).

SNP står för det engelska uttrycket single nucleotid polymorphism, och innebär förekomst av olika nukleotider.



Döende askar i ett bestånd i Litauen. Fotograf AlfasPliura



BioCenter  
Institutionen för växbiologi, SLU  
Box 7070, 750 07 Uppsala  
Sverige