

A close-up photograph of a pine branch with green needles and brown buds, set against a blurred background of other trees and a blue sky. The image is used as a background for the title and authors information.

Grankloner i svenskt skogsbruk

En kunskapssammanställning och utvärdering

Ola Rosvall, Richard Bradshaw, Ulrika Egertsdotter, Pär Ingvarsson och Harry Wu

Future Forests Rapportserie 2020:1

Grankloner i svenskt skogsbruk - en kunskapssammanställning och utvärdering

Författare:

Ola Rosvall, Richard Bradshaw, Ulrika Egertsdotter, Pär Ingvarsson och Harry Wu.

Adress:

SLU, Future Forests
Skogsmarksgränd, 901 83 Umeå

januari 2020

SLU, Future Forests

Future Forests Rapportserie 2020:1

ISBN: 978-91-576-9716-5 (tryck), 978-91-576-9717-2 (pdf)

Vid citering uppge:

Rosvall, O., Bradshaw, R., Egertsdotter, U., Ingvarsson, P. & Wu, H. 2020. Grankloner i Svenskt skogsbruk - en kunskapssammanställning och utvärdering. Future Forests Rapportserie 2020:1. Sveriges lantbruksuniversitet, Umeå, 30 sidor.

Rapporten kan laddas ned från
www.slu.se/futureforests

Epost:

ola.rosvall@gmail.com

Ansvarig utgivare: Annika Nordin, programchef Future Forests

Finansiärer:

Vetenskapsrådet och VINNOVA

Grafisk form: Jerker Lokrantz/Azote

Layout och textredigering: Mats Hannerz/Silvinformation.

Framsida: Demonstrationsförsök med grankloner förökade med somatisk embryogenes vid Skogforsks fältstation i Ekebo, Skåne. Bild Mats Hannerz/Silvinformation.

Den studie som sammanfattas här initierades som en del av projektet ”UPSC Berzelii Center för skogsbioteknik”. Det var ett 10-årigt projekt 2007–2017, finansierat av Vetenskapsrådet (VR) och Sveriges innovationsmyndighet (VINNOVA). Projektet stödde forskning vid Umeå Plant Science Centre (UPSC). Syftet var att finansiera en forskningsmiljö för excellent grundforskning inom experimentell växtfysiologi och bioteknologi, men med en tydlig ansats mot möjlig tillämpning inom svensk skogs-näring. Som en del av projektet utvecklades ett modellsystem för gran (*Picea abies* (L.) Karst.) som innefattade kartläggning av hela trädslagets genom, utveckling av genomiska tekniker för somatisk embryogenes (SE) och gentransformering. Modellsystemet skulle inte bara stödja grundforskning om barrträdsbiologi, utan också utveckla den operativa skogs-trädsförädlingen och produktionen av skogs-planter.

I projektet blev det uppenbart att SE har en stor potential att bidra till snabbare omsättning av skogsträdsförädlingens framsteg för barrträd. Det är en stor fördel med tanke på de förväntade snabba förändringar skogen kommer att utsättas för genom klimatförändringen, både i form av abiotiska förhållanden som temperatur- och vattentillgång och biotiska som spridning av sjukdomar och skadeinsekter.

Det blev också tydligt att det saknas en allsidig översikt av nuvarande vetenskapliga kunskapsläge om möjliga fördelar och risker med användning av vegetativt förökade skogsplanter. Vi bestämde därför att beställa en vetenskaplig studie som involverade experter inom olika relevanta kunskapsområden, med syfte att utveckla ett referensmaterial över nuvarande kunskapsläge. Arbetet skulle peka ut vad vi vet och inte vet och ge anvisningar och rekommendationer för skogsskötseln vid användning av vegetativt förökade barrträdsplanter med speciell inriktning mot skandinaviska förhållanden. Jag är glad att detta nu är uppnått och hoppas att det skall hjälpa till att vägleda kommande tillämpning och diskussioner. Ett speciellt tack till alla författare som medverkat.

Den vetenskapliga översikten är publicerad som en serie artiklar i *Scandinavian Journal of Forest Research*. Denna rapport är en svensk, kortare, sammanfattning av forskarnas slutsatser.

Umeå januari 2020

Professor Ove Nilsson
Umeå Plant Science Centre
Institutionen för Skoglig Genetik och Växtfysiologi
SLU

Tack!

Vi är tacksamma för bidrag och råd från Dag Lindgren, Tim Mullin, Jan Weslien, Johan Berg och David Clapham. Tim Mullin granskade och hjälpte till med redigeringen av alla originalartiklar. Data om Sveriges skogar tillhandahölls av Jonas Fridman, programchef vid Riksskogstaxeringen, SLU. Karl-Anders Högberg, Skogforsk, gjorde specialanalysen av klontesterna för den här kunskapssammanställningen.

Vi tackar också Mike Carson, Forest Genetics Ltd, Steve McKeand, North Carolina State University, Steve Lee, Scotland Northern Research Station, Michael Stoeck, BC Ministry of Forests Lands and Resource Operations, Yunhui Weng, New Brunswick Department of Natural Resources och Greg Adams, J.D. Irving Limited för att de lämnat värdefull information om användning av kloner.

Slutligen uppskattar vi kommentarer på planen för kunskapssammanställningen och de slutliga manuskripten från Bo Karlsson, Skogforsk, Sanna Black Samuelsson, Skogsstyrelsen, och Göran Örlander, SÖDRA.

Arbetet stöddes av UPSC Berzelii Centre för skogsbioteknik samt av anslag från vetenskapsrådet VR och VINNOVA.

Innehåll

Förord och tack.....	3
Författarna.....	5
Sammanfattning.....	6
Inledning.....	7
Allmän översikt och använda koncept.....	9
Svenska förhållanden.....	11
Nytta och risk med kloner i skogsbruket.....	15
Växtfysiologiska och genetiska effekter av SE-teknologin.....	16
Genetiska konsekvenser av ändrad genetisk variation.....	18
Ekologiska konsekvenser av klonanvändning i skogsbruket.....	20
Slutsatser för skogsskötsel och forskning.....	23
Referenser.....	28

Richard Bradshaw...

...är professor i skogsekologi vid universitetet i Liverpool i Storbritannien och adjungerad professor vid Lunds universitet. Han har tidigare forskat och undervisat i Storbritannien, USA, Sverige och Danmark. Hans forskningsinriktning är långsiktig ekosystemdynamik och han har nyligen lett internationella forskningsprojekt om skogsbränder, om effekter av klimatförändringen på skogsekosystem och om skogsskötselmetoder som optimerar biodiversitet och produktion.

Ulrika Egertsdotter...

...är PhD i växtfysiologi och har en akademisk forskningskarriär som professor vid Virginia Tech i USA och vid Sveriges lantbruksuniversitet. Hon studerar fundamentala aspekter på somatisk embryogenes hos barrträd. Hon har också arbetet med praktisk tillämpning av somatisk embryogenes vid Norges forskningsinstitut, Institute of Paper Science and Technology och vid Georgia Tech (de båda sistnämnda i Atlanta i USA). Under tio år har hon arbetet med metoder för att automatisera produktionen av granplantor med somatisk embryogenes. Hennes expertis är reglering av barrträdens embryoutveckling och automatisering av *in vitro* förökningsprocesser.

Pär Ingvarsson...

...är professor i växtgenetik och förädling vid Sveriges lantbruksuniversitet. Hans forskning är inriktad mot populationsgenetiska processer i växtpopulationer för att förstå den genetiska grunden för kvantitativa egenskaper och mot genomikbaserade metoder för växtförädling.

Ola Rosvall...

... är PhD i skogsgenetik och pensionerad från en tjänst som forskningschef på Skogforsk med ansvar för skogsproduktion och det svenska skogsträdsförädlingsprogrammet. Han har lång erfarenhet av operationell förädling, genetisk forskning och skötselforskning. Hans specialitet är optimering av genetisk vinst och genetisk diversitet i förädlingsstrategier. Han driver nu Rosvall Forest Consulting AB.

Harry WU...

... är professor i skogsgenetik och skogsträdsförädling vid Sveriges lantbruksuniversitet. Han har tidigare haft tjänster som senior forskningsledare och skogsgenetisk gruppleddare vid CSIRO i Australien. Hans huvudsakliga forskningsområde är kvantitativ genetik och förädlingsstrategier för långt framskridna förädlingsgenerationer, numer med fokus på genomik och tillämpning av genomik i operationell skogsträdsförädling.

Sammanfattning

Denna utredning är en expertöversikt av de förhållanden som berör tillämpningen av vegetativ förökning av skogsodlingsmaterial genom främst somatisk embryogones (SE) i svenskt skogsbruk.

Författarna ger en bakgrund till hur skogs-genetik och förädling påverkar möjliga vinster och andra effekter av att använda kloner, samt ger en introduktion till de svenska förädlings- och skogsförnyngningsprogrammen. Den globala användningen av kloner med dess möjligheter och risker beskrivs. Metodiken för att producera skogsodlingsmaterial med SE beskrivs,

liksom den senaste utvecklingen mot automatiserad produktion. Möjligheterna och konsekvenserna av att ändra den genetiska strukturen i Sveriges skogar genom olika former av klon-skogsbruk analyseras i ett populationsgenetiskt perspektiv. De ekologiska konsekvenserna av att använda kloner i olika former av skogsskötsel utreds också. Slutligen presenterar rapporten en sammanfattning av konsekvenser som är relevanta för användning av vegetativt förökade plantor i svenskt skogsbruk med rekommendationer för att motverka risker och öka nyttan med klontechnologin.

Inledning

En sammanfattning av artikeln Rosvall, O., Bradshaw, R. H. W., Egertsdotter, U., Ingvarsson, P. K. & Wu, H. 2019. Using Norway spruce clones in Swedish forestry: introduction. Scandinavian Journal of Forest Research 34:5, 333-335.

Vegetativ förökning av skogsplanter är generellt en snabbare, mer effektiv och flexibel metod än fröplantager för att förverkliga förädlingsframsteg och för att anpassa skogsplanter till väntade förändringar i miljöförhållanden och skogsanvändning.

Det har gjorts försök att introducera vegetativ förökning av gran i Sverige och de nordiska länderna sedan 1970-talet. Under lång tid var principen att föröka testade kloner, det vill säga "klonskogsbruk" med rotade sticklingar. Klonernas åldrande under testtiden visade sig snart minska sticklingarnas rotningsförmåga och när fälttesternas resultat var tillgängliga var det inte längre möjligt att föröka klonerna i stor skala.

På senare tid har idén om "familjeskogsbruk", med vegetativ multiplicering av elitkorsningar, åter gjort rotade sticklingar intressant för att massföröka en utvald population av granplanter (för förklaring av "familj", se kapitlet Allmän översikt och använda koncept). Dessutom har utvecklingen av somatisk embryogenez (SE), en metod att stimulera fröembryon att förmeras, nått stadiet då det tycks möjligt att massproducera skogsplanter. SE ger fler möjligheter till vegetativ förökning än rotade sticklingar. Om SE blir en robust, billig och accepterad metod har den potential att bli ett viktigt verktyg för att föröka genetiskt förbättrade skogsplanter och att till stor del ersätta nuvarande system med fröplantager.

Vegetativ förökning och att använda kloner i större omfattning är nytt för svenskt skogsbruk och väcker därför många frågor. Den största risk som ofta identifieras är att ett lågt antal kloner förökade i stor mängd skulle kunna mins-

ka den genetiska variationen. Lägre genetisk variation i ett skogsbestånd kan minska beståndets förmåga att utnyttja resurserna och därmed sänka tillväxten samt minska dess anpassningsförmåga till miljöförändringar och motståndskraft mot skadegörare. Den möjligt ökade homogeniteten i beståndet kan i sin tur minska den biologiska mångfalden och ändra ekosystemets funktioner.

Storskalig plantering av få kloner i ett landskap kan minska den totala genetiska diversiteten och därmed artens evolutionära potential. För allmänheten kan klonskogsbruk upplevas som en oönskad manipulering av naturen. En uppenbar lösning på problemet med genetisk likformighet och potentiella risker är att undvika ett alltför litet antal kloner i en klomblandning. Även om principen är enkel har den erforderliga genotypiska och genetiska diversiteten alltid varit föremål för diskussion bland forskare i olika discipliner och bland miljöengagerade.

Syftet med den här utvärderingen var att under svenska förhållanden analysera kort- och långsiktiga effekter av att använda olika typer av vegetativ förökning på träd-, bestånds- och landskapsnivå. För att få en bättre förståelse av de genetiska och ekologiska konsekvenserna analyserades tillämpningens omfattning i ett brett intervall i termer av genetisk diversitet och utsträckning i tid och rum. Tillämpningen omfattade från 5 % av den produktiva skogsmarken (nuvarande legala maximum) till en nivå där alla planterade granskogar kommer från vegetativt förökat plantmaterial (ca 40 % av produktiv mark). Det sistnämnda är inte ett realistiskt alternativ men användes för att tydliggöra alla konsekvenser. Tidsperspektivet var hundratal år, och en konstant total planteringsareal var tänkt att upprätthållas. Över tiden ersattes successivt äldre kloner med nya i den omfattning och takt det svenska förädlingsprogrammet fortlöper.

Vi ställde fyra huvudfrågor med avseende på att använda kloner i skogsbruket: (1) nytta och risker, (2) plantfysiologiska och genetiska effekter av förökningstekniken med SE, (3) de långsiktiga genetiska effekterna, samt (4) ekologiska konsekvenser. Slutligen diskuterade vi hur man kan tillämpa klonskogsbruk för att upprätthålla genetisk variation och ekologisk funktion och för att undvika risker och hantera osäkerhet. Att förstå allmänhetens uppfattning och effekterna på sociala värden av att använda kloner i skogsbruket är lika viktigt som att förstå de genetiska och ekologiska konsekvenserna. Vi ser vår utredning som ett underlag för en fortsatt analys med detta vidare perspektiv.

Rapporten är publicerad i ett specialnummer av *Scandinavian Journal of Forest Research* (SJFR 2019, Vol. 34:5, s. 333–408) i form av

åtta vetenskapliga översiktsartiklar. Specialnumret inleds med en beskrivning av några grundläggande koncept (Rosvall 2019a), följt av en övergripande introduktion till svenska förhållanden, Sveriges skogsträdsförädlingsprogram och en del empiriska resultat av att använda kloner i Sverige (Rosvall 2019b). Sedan presenteras litteraturstudier som täcker de första fyra frågeställningarna (Bradshaw et al. 2019, Egertsdotter 2019, Ingvarsson och Dalberg 2019, Wu 2019). Med utgångspunkt i de svenska förhållandena och informationen från litteraturöversikterna diskuteras i den avslutande artikeln effekter av olika intensitet av tänkt klonanvändning i Sverige. Med det som grund utformas riktlinjer för skogsskötseln som drar nytta av fördelarna samtidigt som risk och osäkerhet hanteras (Rosvall et al. 2019). I de följande avsnitten sammanfattas dessa artiklar.



Figur 1. SE-planter som bildar en monoklon i ett demonstrationsförsök i Ekebo. Foto: Karl-Anders Högberg.

Allmän översikt och använda koncept

En sammanfattning av artikeln Rosvall, O. 2019. Using Norway spruce clones in Swedish forestry: general overview and concepts. Scandinavian Journal of Forest Research 34:5, 336-341.

Genetiska framsteg från ett förädlingsprogram kan överföras till skogsbestånd med skogsplanter som förökas på olika sätt. Utvalda föräldraträd kan planteras eller ympas i fröplantager för att producera frö genom sexuell förökning. Efter öppen pollinering skördas fröet för att användas i skogsplanteskolor. Blommorna på utvalda träd kan också isoleras och pollineras artificiellt (kontrollerad pollinering) för att producera frö från halv- eller helsyskonfamiljer för plantproduktion, det vill säga familjeskogsbruk. En "familj" är i detta fall en syskonskara.

De oftast små mängderna frö och planter från kontrollerad pollinering kan multipliceras vegetativt med rotade sticklingar eller andra tekniker som somatisk embryogenes (SE), så kallat "familjeskogsbruk med vegetativ multiplicering".

De testade individuella träden kan också massförökas med vegetativa metoder för att producera genetiskt identiska kopior eller rameter. De kan planteras klonvis i enklonplanteringar eller användas i klonblandningar, det vill säga "klonskogsbruk" i traditionell mening.

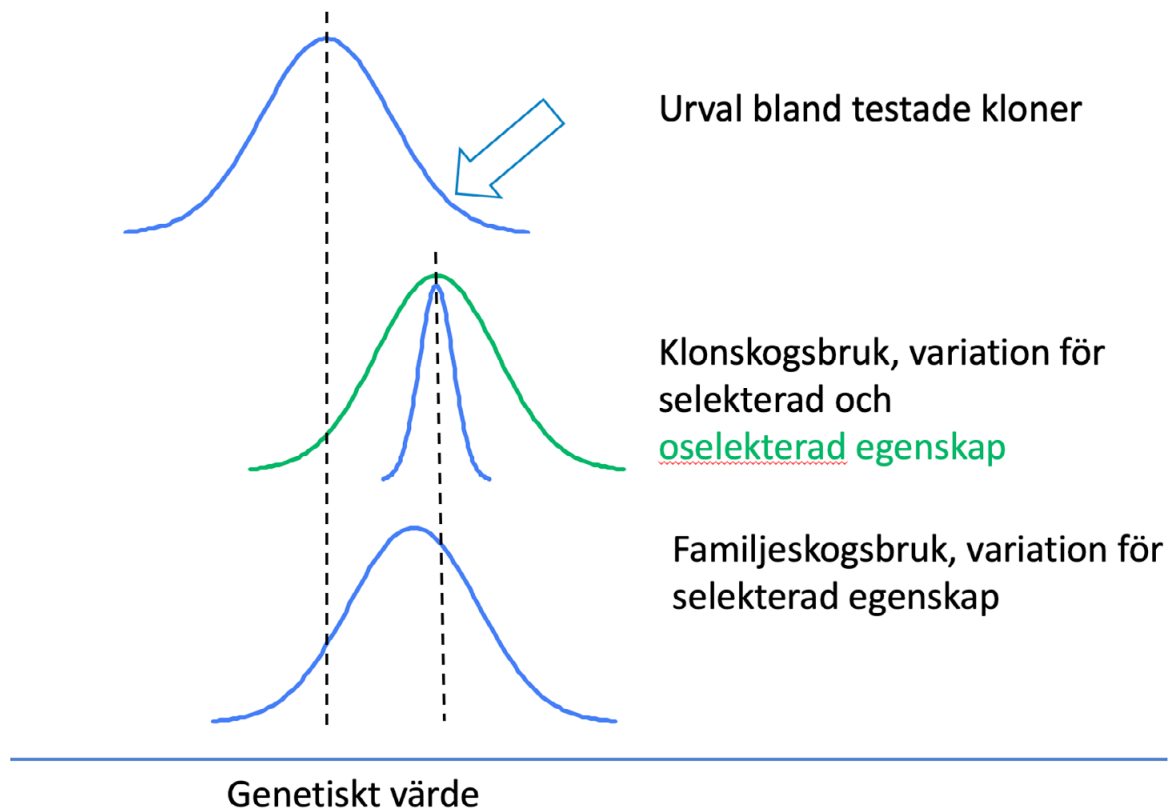
SE inleds med ett fröembryo som odlas och stimuleras att bilda nya embryon. Från ett frö skapas då en cellinje (en klon). Embryona stimuleras sedan att gro för att producera planter. SE kan användas för att föröka testade kloner i klonskogsbruk, eftersom den embryonala vävnaden behåller förmågan att producera nya embryon i kyllager under klontestningen i fält. SE kan också användas i familjeskogsbruk för att multiplicera utvalda fröpartier eller ett urval av frön från ett parti. I andra strategier används

SE för att producera moderplanter av utvalda kloner eller avkommor som i sin tur producerar sticklingar som rotas i en plantskola.

Det finns många koncept för att beskriva genetisk variation. I grunden uppkommer genetisk variation genom att det finns varianter av enskilda gener (allela gener eller alleler) på många genlocus fördelade över kromosomerna. Denna genetiska variation kan beskrivas på olika sätt, till exempel:

- **Allelrikedom**, som kan identifieras med biokemiska metoder och uttryckas för individer eller populationer (tex. andel polymorfa loci, antal och frekvens av alleler på dessa loci)
- **kvantitativ genetisk variation** i mätbara enheter, uppskattad med statistisk variansanalys, och
- **effektiv populationsstorlek**, baserad på släktskap inom och mellan individer och populationer.

Vi använder "genetisk variation" som ett allmänt begrepp för att beskriva alla typer av genetisk variation. Den "genetiska diversiteten" i genpoolen i termer av genfrekvenser (allelfrekvenser) bestämmer den "potentiella kvantitativa genetiska variationen". Diversiteten i genpoolen skall hållas isär från hur individerna i populationen bär på denna genpool, vilket bestämmer den "genotypiska diversiteten". "Genotypen" är uppsättningen av alleler som en viss individ bär. Den "realiserade mätbara kvantitativa genetiska variationen" är den genetiska variansen mellan genotyper. De principiella skillnaderna i genetisk vinst och genetisk variation mellan klonskogsbruk och familjeskogsbruk framgår av figur 2 på nästa sida.



Figur 2. Principiell skillnad i genetisk vinst och genetisk variation mellan vegetativ förökning av en utvald klonblandning för "klonskogsbruk" respektive för "familjeskogsbruk med vegetativ multiplicering" genom uppförökning av klonblandningens avkomma. Hela den genetiska effekten går inte i arv vid familjeskogsbruk men variationen återskapas.

Svenska förhållanden

En sammanfattning av artikeln Rosvall, O. 2019. Using Norway spruce clones in Swedish forestry: Swedish forest conditions, tree breeding program and experiences with clones in field trials. Scandinavian Journal of Forest Research 34:5, 342-351.

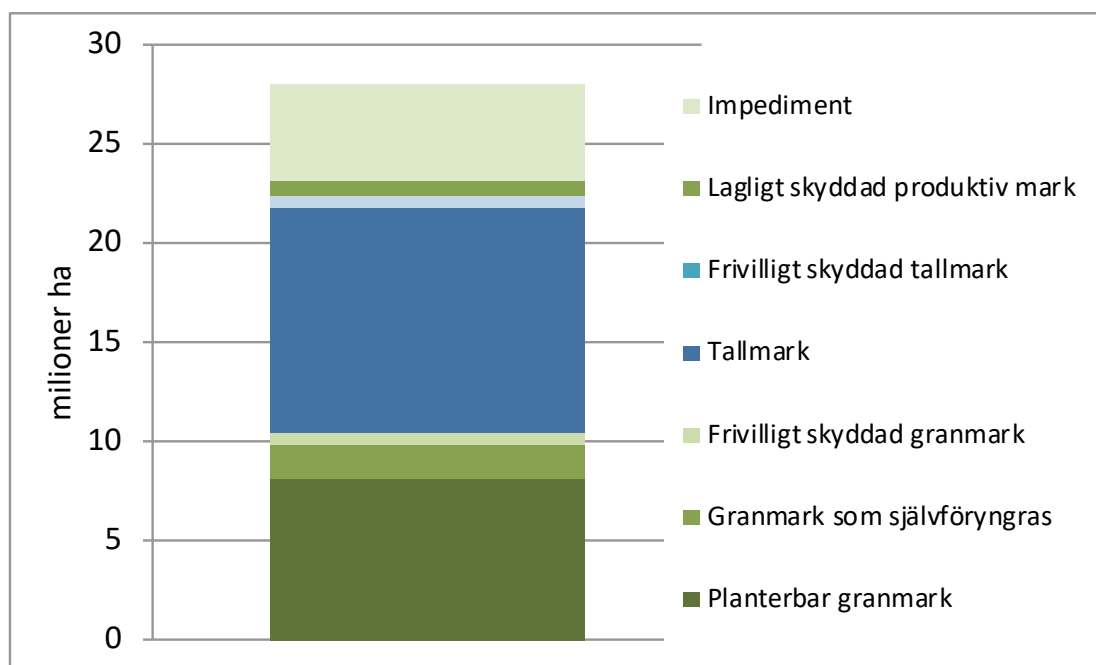
Förhållandena för att använda vegetativ förökning och kloner för skogsföryngring i Sverige skiljer sig från många andra områden i världen där kloner används. Sverige är täckt av skog med en seminaturlig struktur, där endast en del av granpopulationen föryngras med planterade träd.

Med statistik från Riksskogstaxeringen, SLU, beräknade vi att av den totala skogsmarksarealen om 28,1 miljoner hektar är 10,4 miljoner hektar produktiv och inte formellt eller frivilligt skyddad mark lämplig för granskogsbruk (figur 3). Av den arealen uppskattades att 8,2 miljoner hektar är tillgängligt för plantering, vilket är den maximala areal som skulle

kunna påverkas av klonanvändning. Det är 38% av den totala markareal som är tillgänglig för skogsbruk.

Återstående 2,2 miljoner hektar (17,5%) som är lämplig för gran kommer att föryngras naturligt genom att marken lämnas för naturhänsyn eller sköts med naturnära metoder. Gran kommer också att föryngras naturligt och blandas med andra trädslag i varierande grad på resterande skogsmark: 1,9 miljoner hektar formellt och frivilligt skyddad mark, 12,0 miljoner hektar tillgängliga för plantering av tall och 4,9 miljoner hektar impediment. Det innebär totalt 19,9 miljoner hektar med graninblandning, utöver den areal som planteras med gran.

Om man tar hänsyn till den varierande förekomsten av gran på dessa olika marker genom att använda granens andel av virkesförrådet (volymen är mer relaterad till föryngringskapaciteten än trädantalet) innebär det att 46% av landets hela granpopulation inte blir



Figur 3. Sveriges totala skogsmark fördelad på produktiv mark lämplig för tall och gran samt arealen impediment. Mark lämplig för tall respektive gran definierades genom den art som bestämmer ståndortsindex. En del av marken som är lämplig för gran är lagligt eller frivilligt skyddad och en del kommer inte att planteras, utan sköts med hänsyn till naturvård och därigenom föryngras på naturlig väg. "Planterbar granmark" är den maximala areal som kan planteras med gran. (Data från Jonas Fridman, Programchef för Riksskogstaxeringen, SLU 2016).

påverkad av granplantering. Resterande 54% kan bli utbytt genom plantering av gran och genom användning av kloner. Trots att detta är beräknat för nuvarande förhållanden med stora förenklingar är det uppenbart att en avsevärd del av svensk skog inte kommer att bli utbytt genom plantering, inte ens vid den högsta tänkbara nivån.

Skogsträdsförädling i Sverige

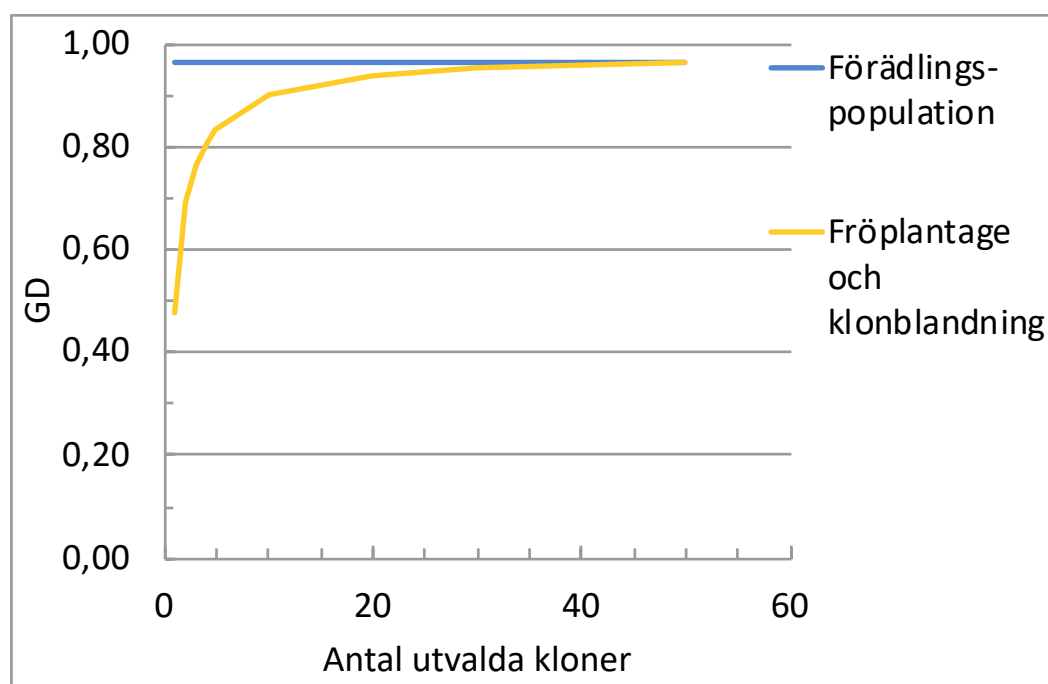
Sverige har ett nationellt långsiktigt program för skogsträdsförädling som stöds av skogsnäringen och samhället. Huvudmålen är att förbättra trädens anpassning till alla Sveriges nuvarande och framtida förhållanden, inklusive ett förändrat klimat, att förbättra ekonomiskt viktiga trädegenskaper och att bevara gendiversiteten. Programmet är dimensionerat för att vara evigt uthålligt.

Granförädlingsprogrammet tillämpar strategin med multipla delpopulationer (MPBS, *multiple population breeding strategy*). Sverige täcks av 22 slutna delpopulationer i vilka ungefär 50 föräldraträd väljs och korsas i varje generation. Hela metapopulationen (alla delpopulationer

tillsammans) initierades genom att från början välja mer än 1 000 fälttestade obesläktade träd. Urvalet av en ny förädlingsgeneration byggs sedan på fälttestning med klonreplikerade avkommor och förädlingscykeln, det vill säga tiden från urval till nästa generations urval, är cirka 25 år.

Omkring 25 år är även den tid det tar i varje cykel att ersätta materialet i fröplantagerna med mer högförädlade träd eller för vegetativ förökning av plantmaterial. Eftersom förädlingscykeln för delpopulationerna inte är synkroniserad och eftersom fälttesterna mäts flera gånger vid ökande ålder blir nya förbättrade träd hela tiden tillgängliga.

Om man antar att fem förädlingspopulationer kan användas i ett fröförsörjningsområde och att hälften av klonerna är välanpassade, så finns det för varje förädlingsområde 1 000 nya testade genotyper att välja bland vart femte år. Dessa täta selektionsmöjligheter bidrar till snabbare genetisk förändring av plantmaterialen när man använder vegetativ förökning än om man använder långlivade fröplantager.



Figur 4. Proportionell gendiversitet (GD) i en fröplantage och klonblandning sammansatt av 1 till 50 utvalda kloner från en förädlingspopulation med 50 träd efter fem förädlingscykler.

Med fröplantager förloras nästan 20 år för anläggning och tillväxt innan den cirka 20-åriga fröproduktionsfasen kommer igång. Under 100 år testas 10 000 genotyper per population och totalt 200 000 kloner för hela Sveriges metapopulation av gran. Det möjliggör ett kontinuerligt utbyte av testade genotyper att använda som föräldrar i familjeskogsbruk med vegetativ multiplicering, eller i framtiden, med viss modifiering av fälttestningen, som testade kloner.

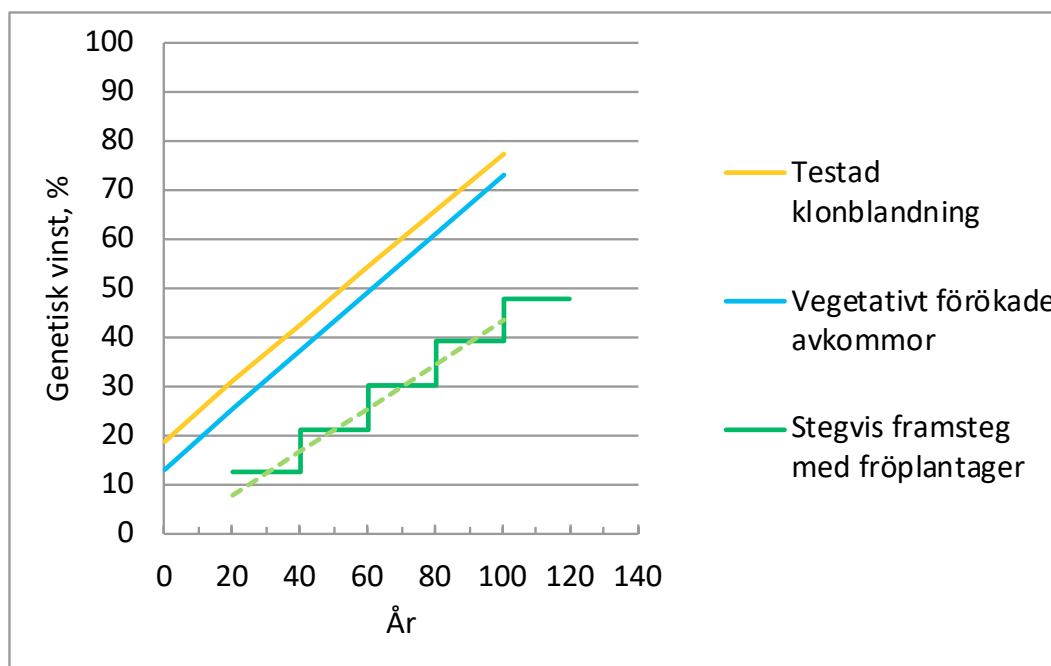
Simulering av olika förökningsstrategier

En simuleringsstudie som i detalj efterliknade den svenska förädlingsstrategin genomfördes för en av de 22 delpopulationerna för gran. Efter 5 generationer (125 år) jämförde vi konsekvenserna av att använda samma utvalda kloner antingen som föräldrar i en fröplantage, korsade för att producera frö till familjeskogsbruk med vegetativ multiplicering, eller att använda klonerna själva i klonskogsbruk. Efter fem generationer var den genetiska variansen

för selektionsegenskapen oförändrad, den genetiska vinsten ökade linjärt och bara några få procent av gendiversiteten gick förlorad genom ofullständigt urval i förädlingspopulationen vid generationsskiftena.

Gendiversiteten i en fröplantage med 20 kloner eller i klonblandningen var förstås mindre än för de 50 i hela populationen men uppgick ändå till över 90% av den initiala gendiversiteten även efter 5 generationers förädling (figur 4). Det är emellertid skillnad i genotypisk diversitet mellan avkomman från en plantage eller från framkorsade familjer och de 20 klonerna i en klonblandning. När föräldrarna bildar avkomma med Mendelskt slumpmässigt urval genereras en oändlig mängd genotyper.

Simuleringen illustrerade också hur de genetiska vinsterna snabbare når ut i skogen vid vegetativ förökning. Den långa livscykeln för att etablera en fröplantage gör att det massförökade materialet hela tiden ligger långt efter. Med vegetativ förökning kunde det genetiska framsteget per tidsenhet nästan fördubblas (figur 5).



Figur 5. Den trappvisa utvecklingen av realiserad förädlingsvinst från en tidsserie med fröplantager som består av 20 testade genotyper som nyplanteras vart 20:e år och har en 20 årig väntetid till fröproduktion och en 20 årig produktionstid i jämförelse med den kontinuerliga vinsten vid vegetativ förökning av nya klonblandningar med 20 kloner eller deras avkomma i form av familjeskogsbruk, båda med en tidsförlust av 5 år. Den icke additiva vinsten av klonmixen är 5%.

Praktiska erfarenheter av klon-användning

Under de många år som grankloner har använts i fröplantager, klontester och praktiska planteringar, har en avsevärd empirisk erfarenhet erhållits. Under 1975–1990, när förökning med sticklingar avsedda för testade kloner introducerades i Sverige, planterades i storleksordning 25 miljoner gransticklingar som klonblandningar.

Det har inte gjorts någon officiell uppföljning av dessa planteringar. Det är istället klontestningen i förädlingsprogrammet som genererat kunskap, framförallt om genetiska parametrar för olika trädegenskaper, såsom genetisk variation, genetiska korrelationer och genotyp-miljösamspel. Den kunskapen är av stor betydelse vid urval och användning av kloner för skogsplantering.

I Sverige finns det endast ett fåtal fältförsök med enklonsplanteringar i tillräckligt stora block eller parceller för att ge information om riskerna med minskad genetisk diversitet vid användning av få kloner. Flera av dessa planteringar har dock aldrig studerats eller så har de inte återinventerats på senare tid.

Sedan början av 1990-talet har SE-planter planterats i demonstrationsförsök (se figur 1 och omslaget) och senare i fälttester med många kloner. En serie SE-klontester anlades 2009 för att skapa möjlighet att senare

välja kloner till en praktiskt användbar klonblandning som kan förökas från frysförvarad embryovävnad. En annan ambitiös forskningsförsöksserie etablerades 2015. Plantmaterialet består av 48 familjer som är representerade både med fröplantor, rotade sticklingar och SE-planter. Syftet är bland annat att utreda om urvalet för att få fram praktiskt användbara SE-kloner har några genetiska konsekvenser för viktiga egenskaper. Hittills har inga tydliga tecken på avvikelse från normal tillväxt och kondition observerats i dessa försök.

Skogforsk bidrog med information till den här utredningen från en specialanalys av 45 fältförsök från 14 serier med 95–470 kloner och 6–12 rameter per klon som är planterade i södra Sverige. Klonerna var otestade och slumpmässigt blandade i så kallade etträdsparellförsök. Överlevnad och skador mättes 6–12 år efter plantering. Försöken var inte utformade för att analysera effekter av reducerad genetisk diversitet. Resultaten beskriver istället risken att känsliga kloner, som på längre sikt kan skadas eller växa sämre, används oavsiktligt. Den risken tycks vara liten för oselektade kloner som i dessa experiment, vilka därför mer liknar storskaligt familjeskogsbruk med vegetativ multiplicering. Risken blir mindre för en utvald mix av de bästa klonerna. Det behövs dock en längre observationsperiod för en säker slutsats.

Nytt och risk med kloner i skogsbruket

En sammanfattning av artikeln Wu, H. X. 2019. *Benefits and risks of using clones in forestry – a review*. *Scandinavian Journal of Forest Research* 34:5, 352-359.

Den genetiska vinsten från skogs-trädsförädling har ökat med nya förädlingsgenerationer och ökad selektionsintensitet. I samma generation ökar vinsten från ogallrade öppet pollinerade (OP, *open pollination*) fröplantager, via gallrade OP-fröplantager och kontrollerat pollinerade (CP, *controlled pollination*) plantager med helsyskon, till testade kloner.

De första tre metoderna kan ses som varianter på familjeskogsbruk eftersom hela familjer används för förökning oavsett om förökningen sker med frö eller vegetativ multiplicering. Plantering av testade kloner benämns klonskogsbruk eftersom de bästa klonerna från de bästa familjerna väljs efter fälttestning och används för multiplicering.

Familjeskogsbruk med vegetativ multiplicering används i stor omfattning för radiatatall (*Pinus radiata*) på Nya Zeeland, i Australien och i Sydamerika samt för loblollytall (*Pinus taeda*) i sydöstra USA, medan klonskogsbruk med barrträd är i ett tidigt utvecklingsskede. Europas största familjeskogsprogram finns i Skottland med 8 miljoner sticklingar per år av sitkagran. SE används för vanlig gran och vitgran (*Picea glauca*) i New Brunswick i Kanada. Majoriteten av vegetativ förökning för klonskogsbruk sker med eukalyptus i Sydamerika, Kina och andra tropiska och subtropiska länder.

Vid jämförelse inom samma generation indikerar beräkningar av genetisk vinst med hjälp av avkommeförsök med barrträd, att en ytterligare genetisk vinst om 5–20 % är möjlig genom klontestning utöver vad som kan uppnås med familjeskogsbruk. Det inkluderar både additiva och icke-additiva effekter. Variationen i de uppskattade vinsterna beror fram-

förallt på skillnader i populationsstorlek, antal kloner som testats per familj, säkerheten i testet och förhållandet mellan additiv och icke-additiv genetisk varians, snarare än på grund av osäkerhet. Observerade realiserade genetiska vinster från klonskogsbruk med barrträd visar på 10–25 % vinst utöver vinsterna för familjeskogsbruk.

Om jämförelsen istället görs vid samma tidpunkt är det bara de icke-additiva effekterna som orsakar skillnad i vinst. Det beror på att de additiva effekterna överförs från klonerna till avkomman som används för familjeskogsbruk och att klontestningen tar tid. Det finns sparsam information om antalet kloner som används i praktiska planteringar med barrträd.

För lövträd, exemplifierat med eukalyptus, har det observerats ännu högre realiserad genetisk vinst: 25–50 % vid användning av ett fåtal noggrant utvalda kloner för klonskogsbruk. Cirka 5–14 kloner används ofta vid en och samma tidpunkt vid plantering av eukalyptus, men de planteras i monoklonplanteringar.

Vad gäller antalet kloner för att undvika potentiella abiotiska och biotiska hot pekar alla teoretiska beräkningar mot den generella slutsatsen att ett ökat antal genotyper över ett visst lägsta antal ger liten effekt på risken för förluster i genetisk diversitet. Fem till 30 kloner ger lika mycket "säkerhet" som en oändligt stor population. Den optimala nivån skulle kunna ligga runt 18 genotyper och ett minimum runt 6.

Växtfysiologiska och genetiska effekter av SE-teknologin

En sammanfattning av artikeln Egertsdotter, U. 2019. Plant physiological and genetical aspects of the somatic embryogenesis process in conifers. Scandinavian Journal of Forest Research 34:5, 360-369.

SE-processen har med framgång tillämpats på barrträd sedan 1980-talet. Det är en vegetativ förökningsmetod som sker genom *in vitro*-multiplicering av zygotiska fröembryon till somatiska embryon. Dessa är genetiskt identiska med det ursprungliga fröembryot, dvs. de somatiska embryona är en klon av det ursprungliga fröembryot. Vid lämpliga odlingsbetingelser kan förökningen rent teoretiskt pågå utan att någonsin avstanna och generera ett obegränsat antal rameter av den ursprungliga genotypen.

SE-metoder för att framställa plantor har utvecklats och är numer i bruk för många olika barrträdsarter. Metoderna är ofta inte helt optimerade och som en konsekvens kan inte alla genotyper stimuleras att producera somatiska embryon. Tallarter är speciellt svåra att föröka med SE, vilket har medfört att SE då ofta används tillsammans med multiplicering via sticklingar.

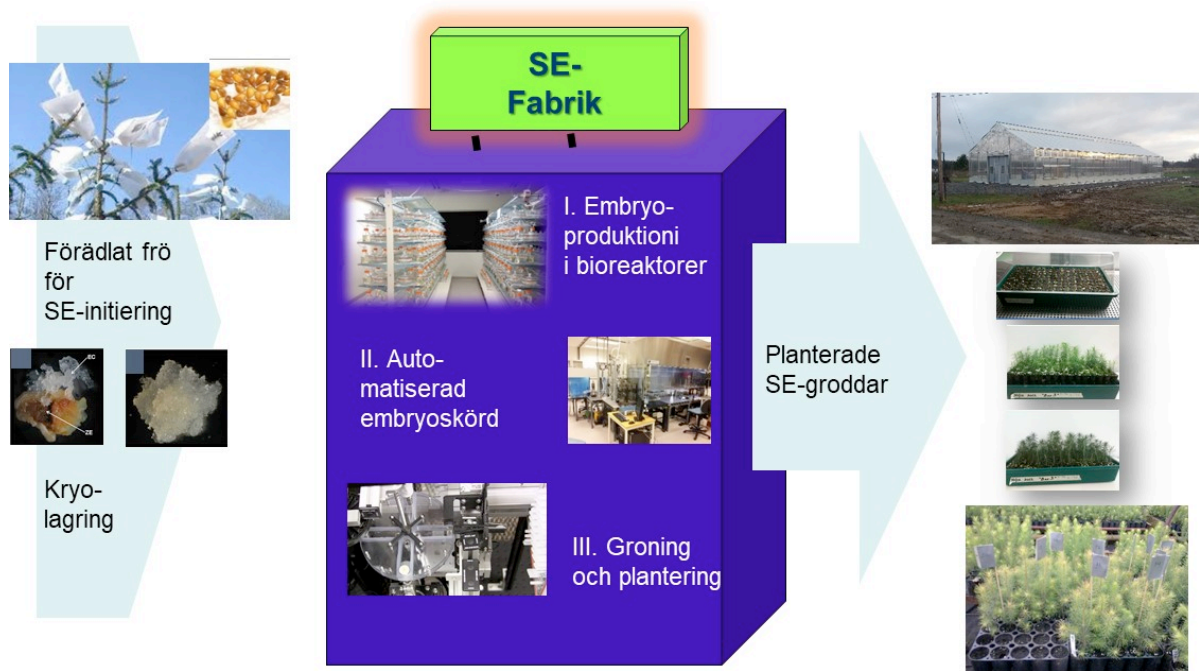
De flesta granarter ger stort utbyte i alla SE-processens steg och automatiseringsteknik har nyligen utvecklats för kostnadseffektiv produktion av SE-plantor. Elitkloner har identifierats för vanlig gran och andra granarter i östra Kanada (J.D. Irving Ltd.), med målsättningen att starta storskalig produktion av SE-plantor inom en nära framtid. Med den senaste utvecklingen av automatiseringsteknik är det troligt att produktion av SE-plantor i större skala kan bli verklighet för vanlig gran inom kommande femårsperiod och därmed göra det möjligt att fullt ut utnyttja framstegen i förädlingsprogrammen (figur 6).

I och med att SE-metoden är förhållandevis ny uppkommer frågor om SE-plantorna är fysiologiskt och genetiskt "säkra". Uppstår det något speciellt problem under SE-processen som kan påverka trädet i skogen under dess långa växtcykel? Eftersom inte alla frön ger upphov till livsdugliga skogsplantor finns en potentiell risk för oönskade direkta och indirekta selektionseffekter. Andra risker är inducerade genetiska, epigenetiska och fysiologiska effekter som kan uppkomma av laboratoriebehandlingarna under multipliceringen.

Många studier har utförts för att utvärdera riskerna; genetiska markörer har använts för att jämföra SE-plantor och fröplantor och SE-plantor har jämförts med fröplantor i långsiktiga fältförsök som också använts för att skatta genetiska parametrar och välja elitmaterial för praktisk massförökning.

Några skillnader kan observeras vid utvecklingen av somatiska embryon jämfört med fröembryon under de tidiga laborariestadierna, men dessa skillnader slår inte genom hos plantorna i fält. SE-plantorna och fröplantorna uppvisar på det hela taget liknande fysiologiska egenskaper. Eventuella epigenetiska effekter kan bemästras genom att styra laboratoriemiljön.

Sammanfattningsvis så har inga negativa effekter av SE-processen observerats som skulle kunna avskräcka från en framtida användning av SE-plantor vid skogsplantering. Viktigast att notera är att inte alla frön genererar SE-kulturer och att inte alla somatiska embryon i en SE-kultur utvecklas till plantor. Dessa begränsningar kan sannolikt lösas med fortsatt optimering av tillväxtmedia och tillväxtmiljö.



Figur 6. Principer för en "SE-fabrik". Förädlad frö från förädlingsprogrammet används för att initiera SE-kulturer. Kulturerne kan långtidslagras eller användas direkt för plantproduktion. Embryon massproduceras i bioreaktorer (I); mogna embryon skördas från bioreaktorerna i vätskebaserade skördesystem (II); och placeras på substrat för groning (III). Groddplantorna lämnar sedan den sterila miljön och odlas vidare i växthusmiljö och på friland.

Genetiska konsekvenser av ändrad genetisk variation

En sammanfattning av artikeln Ingvarsson, P. K. & Dahlberg, H. 2019. The effects of clonal forestry on genetic diversity in wild and domesticated stands of forest trees. Scandinavian Journal of Forest Research 34:5, 370-379.

Den nivå av genetisk diversitet som upprätthålls i en population bestäms av ett komplicerat samspel mellan mutationer, genetisk drift och genflöde mellan populationer. I motsats till neutral genetisk variation så formas genetisk variation för adaptiva egenskaper också av naturligt urval.

Skogsträd har stora populationsstorlekar med stort genflöde och stor genetisk variation. Större delen av den variationen är fördelad inom och en mindre del mellan populationer. Den stora genetiska variationen fungerar som en buffert mot både abiotisk och biotisk miljöförändring. Samtidigt som skogsträden har stora populationer har de också en stor frekvens skadliga alleler (genetisk belastning).

Den direkta effekten av minskad genetisk diversitet på en population är väl känd. En konsekvens av reducerad populationsstorlek är ökad sannolikhet för ansamling av skadliga alleler genom genetisk drift och korsning mellan släktingar, vilket resulterar i inavelsdepression. En annan möjlig konsekvens av lägre nivåer av genetisk variation är att det kan minska en populations förmåga att reagera på förändringar i miljön som klimatförändringen eller nya skadeorganismer. Slutligen kan låg genetisk diversitet resultera i minskad effektivitet i resursutnyttjandet, eftersom genetiskt homogena individgrupper förväntas utstå mer intensiv konkurrens än genetiskt heterogena grupper. Dessutom kan brist på genetisk diversitet ha indirekta effekter, utanför den egna artens population. Sådana övergripande effekter av genetisk diversitet kan tänkas ha betydelse i samhällen eller ekosystem som domi-

neras av en eller några få arter som utgör systemets primära habitat.

När genetiska effekter av storskalig plantering av kloner diskuteras är det viktigt att skilja mellan genetisk diversitet och genotypisk diversitet. Genetisk diversitet syftar på hur mycket genetisk variation som finns i populationen och beror på antal och frekvens av olika alleler. Genotypisk diversitet handlar om antalet unika genotyper som finns närvarande.

Tre faktorer i kombination bestämmer effekten av klonanvändning på genetisk och genotypisk diversitet. Först handlar det om hur bra ursprungsträden, som klonerna härrör från, fångar den genetiska diversiteten i Sveriges skogar. Sedan om hur många kloner och hur många rameter av varje klon som planteras. Slutligen är den totala skogsareal som planteras med klonmaterial av betydelse.

För att uppskatta konsekvenserna av dessa tre effekter på den genetiska diversiteten är det belysande att utvärdera ett antal scenarier för hur klonmaterial kan användas. En extrem är att använda mycket få men väl testade kloner för att återplantera alla tillgängliga marker i en viss föryngringszon. I detta scenario kommer varje klon att kopieras med hundratusentals, om inte miljontals, rameter, med samma blandning av genotyper på de flesta planteringsobjekten. Ett mycket mindre extremt scenario är någon form av familjeskogsbruk, där tusentals otestade kloner används och där varje klon kopieras med ett förhållandevis litet antal rameter.

En modell utvecklades för att utvärdera en mängd möjliga scenarier. Att använda 20 unika kloner skulle effektivt fånga 95 % av den genetiska diversiteten som finns i baspopulationen. När väl en tillräcklig mängd kloner används per planteringsplats kan således det mesta av den genetiska diversiteten bevaras, även om en stor andel klonreplikerade individer plan-

teras. Däremot behövs många fler kloner för att bevara endast en mindre del av den ursprungliga genotypiska diversiteten jämfört med vad som behövs för att trygga en tillräcklig täckning av genetisk diversitet. Antag som exempel att planteringsplatser består av 2 000 träd. Att ersätta dem med 100 unika kloner skulle då fånga 10–15 % av den ursprungliga genotypdiversiteten.

Graden av hur den genetiska diversiteten påverkas av konventionellt klonskogsbruk beror alltså till stor del på hur många unika kloner som används, men den genotypiska diversiteten (antalet unika genotyper) blir alltid låg om inte väldigt många kloner används. Däremot, i ett scenario med familjeskogsbruk där ett stort antal otestade kloner används, blir den genotypiska diversiteten avsevärt större, eftersom flertalet kloner härrör från sexuellt förökade och därmed individuellt olika avkommor till högförädlade plusträd.

Forskningen visar att antalet träd som krävs för att effektivt fånga mer än 95 % av allelrikedomen i en naturpopulation är i storleksordning några hundra. Hela förädlingspopulationen av gran i Sverige består av mer än tusen plusträd. Plusträden valdes med omsorg för att täcka de flesta områdena så att sannolikheten ökade för att fånga lokalt vanlig men allmänt ovanlig

variation. Baserat på urvalsschemat och storleken på baspopulationen är det högst troligt att dessa träd fångar en majoritet av den genetiska variation som finns i Sveriges skogar.

När väl ett tillräckligt antal kloner används för att återbeskoga ett område, så blir förlusten av genetisk diversitet minimal. Eftersom det är den genetiska diversiteten i förädlingspopulationen, från vilken klonerna kommer, som sätter den övre gränsen för diversiteten i klonmaterialet, måste omsorg ägnas åt att garantera att den populationen bibehåller sin genetiska diversitet över tid. Tabell 1 sammanfattar hur olika material påverkar genetisk och genotypisk diversitet.

Under svenska förhållanden finns dessutom en stor areal med naturligt förökad gran som kommer att bevara den genetiska och genotypiska diversiteten hos den svenska granpopulationen, även vid en omfattande användning av kloner i skogsbruket. Med detta i åtanke är det viktigaste att utvärdera den lämpliga genotypiska diversiteten (antalet kloner per bestånd) för att minimera risker, dvs. bibehålla anpassningsförmåga till miljöförändringar och motståndskraft mot skadeorganismer.

Tabell 1. Effekt på genetisk och genotypisk diversitet av nya plantmaterial med olika genetisk sammansättning.

Materialets ursprung	Genetisk diversitet		Genotypisk diversitet	
	Lokalt	Regionalt	Lokalt	Regionalt
Naturlig föröngning	låg	hög	hög	hög
Fröplantage	hög	hög	medel	hög
Få unika kloner	låg-medel	låg	låg	mycket låg
Många unika kloner	medel-hög	medel-hög	låg-medel	låg-medel

Ekologiska konsekvenser av klonanvändning i skogsbruket

En sammanfattning av artikeln Bradshaw, R. H. W., Ingvarsson, P. K. & Rosvall, O. 2019. *The ecological consequences of using clones in forestry. Scandinavian Journal of Forest Research* 34:5, 380-389.

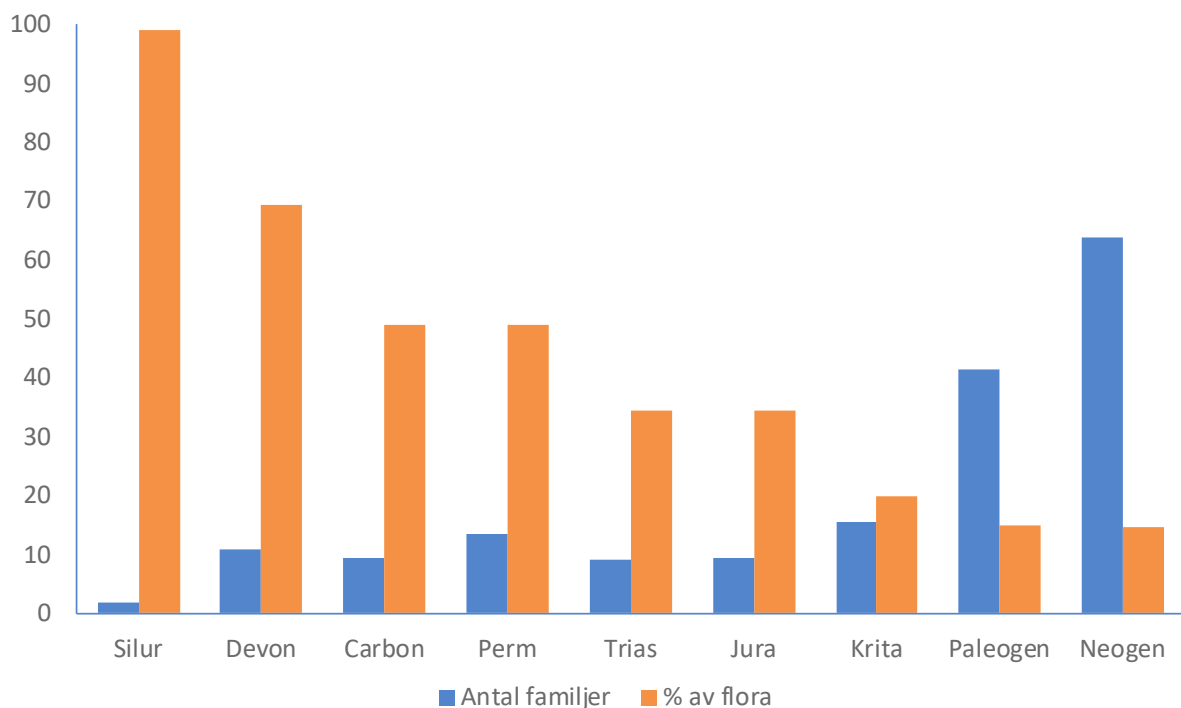
Klonförökade växter och djur förekommer sedan lång tid överallt i naturen. Under evolutionära perioder i den geologiska tidsskalan, med snabb förändring och hög stress, var det klonförökade växter som tenderade att överleva och vara framgångsrika.

Figur 7 visar antalet växtfamiljer som klonförökats under de geologiska tidsåldrarna. Många av de vanligaste arterna som har kloningsförmåga är örtartade, men kloning förekommer också hos vedartade växter som *Populus* och *Prunus*. Rotskott är en naturlig form av vegetativ förökning som utnyttjats i århundraden för att föröka europeiska

skogsträdsläkten som al (*Alnus*), avenbok (*Carpinus*), hassel (*Corylus*), ek (*Quercus*), *Salix* och lind (*Tilia*).

Den boreala skogens och taigans gymnospermer har mindre förmåga att bilda stubb- eller rotskott. Deras naturliga sätt för klonförökning är genom avläggare, dvs. kvistar och grenar som rotar sig. Det förekommer till exempel hos svartgran (*Picea mariana*) och vanlig gran (*Picea abies*). I skandinaviska ekosystem är kloner mest karakteristiskt för undervegetationen, där de kan dominera.

Många kloner i naturen är begränsade till enskilda populationer. Det är sällan mer än 25 kloner i en population och 3–15 är typiskt för en naturlig situation. Enskilda kloner kan bli mycket gamla och inta stora områden. Kloner som växer i heterogen miljö är inte morfologisk lika.



Figur 7. Antal växtfamiljer som förökar sig genom kloning under olika geologiska tidsperioder (efter Tiffany and Niklas 1985). Silur omfattar perioden 449–419 miljoner år sedan, och den sista perioden Neogen 23–2,6 miljoner år sedan.

Det är en allmän uppfattning att inget eller mycket få träd kan ha överlevt den senaste maximala nedisningen i Skandinavien och att återkolonisationen startade för 11 500 år sedan, framförallt från glaciärrefuger i sydöstra Europa. Naturliga populationer av gran i Sverige och Norge uppvisar därför den minsta genetiska variationen i Europa. Den är kombinerad med en hög fenotypisk plasticitet (förmåga att förändra sin fenotyp beroende på miljön).

När den genetiska strukturen i skogen ändras finns en farhåga att den genetiska diversiteten går förlorad. För gran i Skandinavien har det inget vetenskapligt stöd, eftersom stora naturliga populationer finns kvar och eftersom genetiska beräkningar visar att traditionell skogskötsel har liten påverkan på den totala nationella genpoolen, även om man antar en omfattande användning av kloner för återbeskogning.

Risk för skador

En farhåga vid användning av kloner är riskerna med en oväntad, katastrofbetonad störning till följd av skadeorganismer och klimatextremer. Ökade skador av patogener har rapporterats för sugi (*Cryptomeria japonica*) som är det mest odlade trädslaget i Japan. Det finns dock inga belägg för att sjukdomar eller insekter skulle bli mer virulenta på grund av klonskogsbruk med sugi.

Den successiva ökningen av patogener och skadeinsekter i monoklonplanteringar med *Eucalyptus* har visat att det finns stor variation i klonernas mottaglighet. Att snabbt byta ut känsliga kloner har varit en framgångsrik strategi för att begränsa de kommersiella förlusterna.

Det finns färre rapporter om risker förknippade med klimatet på grund av kloning. Klimatskador i planteringar med sugikloner beror huvudsakligen på att de ersatt naturliga lövskogar på hög höjd. Den extrema likformigheten i planteringarna har också resulterat i onormalt stora skador av tyfoner och tung snö.

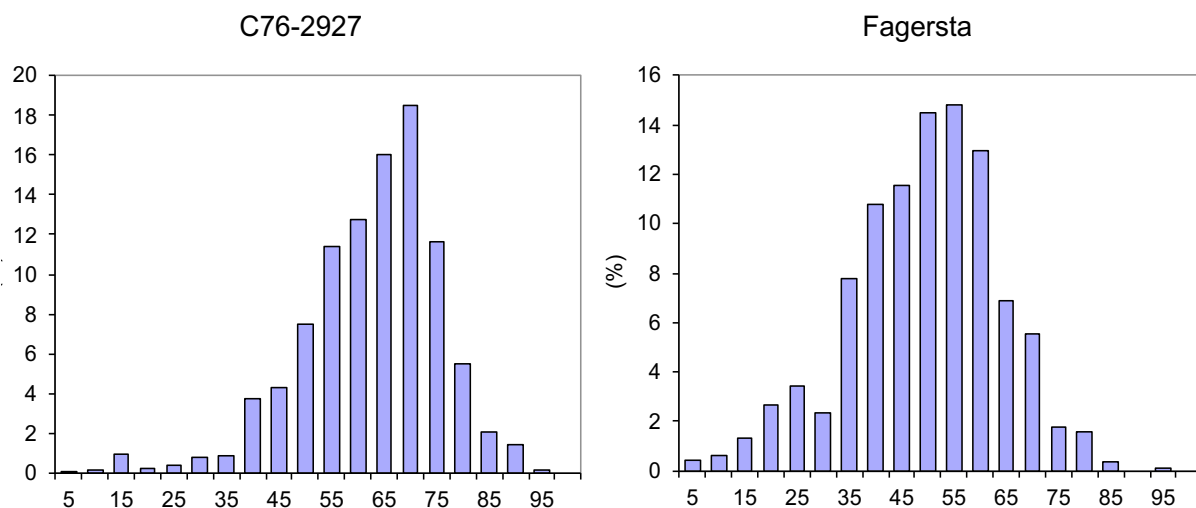
Användningen av SE i Sverige förväntas ske med klonblandningar med många kloner istället för enklonplanteringar för att minska riskerna med patogener och skadeinsekter.

Påverkan på diversiteten

Medan det finns få verkliga data om effekten av genetisk likformighet i sig på biodiversitet, så har SE-skogsbruk, om det används för ökad tillväxt, vissa likheter med andra former av intensiv skogsproduktion, tex. ökad biomassa-tillväxt och potentiellt mörkare skogsbestånd. Det finns mycket litteratur som visar på lägre diversitet och rikedom på arter och individer i planteringar, speciellt i likåldriga monokulturer med exotiska arter. Det är ofta fallet med skogsbruk i tropiska och varmttempererade områden.

Det tänkta SE-baserade skogsbruket i Sverige kommer inte att ersätta naturskogar utan snarare vara ett alternativ till konventionellt planterade bestånd. De kommer dessutom att använda klonblandningar för att på så sätt undvika likformighet. Den heterogena miljön och det mindre intensiva skogsbruket under svenska förhållanden kommer att vidmakthålla en stor fenotypisk variation mellan träden (figur 8). Många av de ekologiska effekterna kommer att likna dem för vanliga planterade granbestånd. Det finns ett avsevärt utrymme för att öka diversiteten vad gäller struktur och artsammansättning i svenska granplanteringar så att deras biologiska värde ökar och att de blir mer attraktiva för rekreation.

En speciell fråga för SE och andra typer av kloning i skogsbruket handlar om risken för oönskat genflöde från klonplanteringarna till naturliga skogar via pollen eller fröspridning. Eftersom klonskogarna innehåller ett stickprov av gener från naturskogen så är det osannolikt att den här processen skulle ge upphov till några verkliga problem om inte klonerna kommer från genetiskt modifierat material med införda främmande gener.



Figur 8. Diameterfördelning i ett enklonbestånd (C76-2927) och ett fröplantsbestånd med lokalt ursprung (Fagersta). Data från två upprepade ytor med gran i ett försök i Mellansverige (Eriksson 1999)

Ekosystemtjänster

Av de fyra typerna av ekosystemtjänster (stöd-jande, försörjande, reglerande och kulturella) syftar skogsföryngring med kloner till att öka försörjningstjänsterna. Påverkan på regule-ringstjänsterna som frågor om översvämning, erosion och vattenkvalitet kan knappast skilja sig från andra skogsodlingsmetoder.

Det finns motstridiga ståndpunkter om skogsbrukets och skogsbaserade produkters förmåga att motverka klimatförändringen. De tycks bero på att det används olika rumsliga och tids-mässiga systemgränser i olika analyser. Genom att betrakta hela skogslandskapet över en lång tid finns det en uppenbar potential för ett aktivt skogsbruk att minska avgivandet av CO₂ till atmosfären. Det sker genom upptag och inlagring av kol i mark och biomassa, genom kol som lagras i skördade skogsprodukter, och genom användningen av trä som substitut för fossila bränslen och fossilbaserade energiintensiva material.

Upptaget från atmosfären skulle kunna öka ytterligare av förbättrad skogstillväxt och skogshälsa genom att använda snabbväxande klonblandningar. Gammal naturskog acku-

mulerar emellertid ett större kollager på plats än brukade skogar. Det finns fler tänkbara ekosystemtjänster som är fördelaktiga men som inte fullt utforskats i litteraturen, tex. möj-ligheterna att koncentrera produktionen på en mindre areal och därigenom minska skogsbrukets totala miljöpåverkan.

För att bibehålla ekologiska värden ges följande generella rekommendationer: Det är lämpligt att upprätthålla genotypisk och genetisk di-versitet och variation i specifika egenskaper vid granens utbredningsgräns, där effekten av snabb klimatförändring troligen tvingar fram ett starkt naturligt selektionstryck i en nära framtid. Genom att använda klonbland-ningar som innehåller 20–30 genotyper bör riskerna kunna undvikas för ökade angrepp av kända och förmodade sjukdomsangrepp. Rekommendationen vad gäller ekologiska hot är att begränsa användningen av kloner till nuvarande intensivt brukade marker eller ned-lagd jordbruksmark, för att därigenom kunna bevara de ekologiska värdena i seminaturliga och naturliga skogar.

Slutsatser för skogsskötsel och forskning

En sammanfattning av artikeln Rosvall, O., Bradshaw, R. H. W., Egertsdotter, U., Ingvarsson, P. K., Mullin, T. J. & Wu, H. 2019. Using Norway spruce clones in Swedish forestry: implications of clones for management. Scandinavian Journal of Forest Research, 34:5, 390-404.

Under svenska förhållanden finns stora fördelar med vegetativ förökning av testade kloner (klonskogsbruk) eller deras klonade avkommor (familjeskogsbruk med vegetativ multicering) jämfört med att använda fröplantager. Fördelarna ligger dels i möjligheten att minska tidsförlusten på 20–30 år innan förädlingsframsteg är tillgängliga i fröplantageplantor, dels i att undvika den förlust av genetisk vinst som uppkommer genom inkorsning av oförädlad externt pollen i plantagerna.

Med vegetativ förökning kan klonblandningarnas sammansättning uppdateras kontinuerligt och nya mål förverkligas utan tidsförlust. Att vara i takt med förädlingsframstegen ökar också plantmaterialens stabilitet över miljögradienter, både i tid och rum. Plantmaterialens egenskaper kan också förutses med större säkerhet än vid användning av fröplantageplantor. Vegetativ förökning kan också underlätta införandet av nya molekylärgenetiska metoder, till exempel genomisk selektion vid ung ålder för att ännu snabbare nå förädlingsframsteg. Att använda testade kloner ger ytterligare genetisk vinst utöver vad som uppnås med familjeskogsbruk. Alla dessa skäl leder till att vegetativ förökning ger en större flexibilitet att anpassa skogarna till förändringar i klimat, abiotiska och biotiska förhållanden och skogens användning.

Den största farhågan med att använda kloner i skogsbruket är att låg genetisk variation på beståndsnivå ökar risken för skador av insekter och svampsjukdomar, och att känsliga kloner kan användas oavsiktligt. Med klonskogsbruk ges möjlighet att använda resistent eller tole-

ranta genotyper, men det kräver omfattande prövning. Den enklaste sättet att minska risken är att skapa klonblandningar med tillräckligt stor genotypisk diversitet. Det kan nås med ett effektivt antal kloner på i storleksordningen 5–30, med ett genomsnittligt optimum runt 18 kloner och ett minimum runt 6.

När man tillämpar familjeskogsbruk med vegetativ multiplicering, dvs. använder otestade kloner, behövs i storleksordning 25 kloner för att få ett tillförlitligt medelvärde så att klonblandningens egenskaper blir förutsägbara. Med sticklingar från fröplantor förändras den genetiska diversiteten mycket lite jämfört med den hos moderplantorna, på grund av den låga multipliceringsfaktorn.

Det är kopplingen till förädlingsprogrammet som möjliggör den långsiktiga förvaltningen av genetisk diversitet på landskapsnivå. Genetisk och genotypisk variation mellan bestånd och total gendiversitet för att möjliggöra naturligt urval i skogen och evolution bibehålls genom att använda olika klonblandningar och genom att ändra deras sammansättning över tiden. Det sker genom att det hela tiden tillkommer ny information via mätningar av de genetiska fälttesterna vid ökad ålder, genom nya förädlingsgenerationer och genom förändring av förädlingsmålen.

I tabell 2 redovisas tillförseln av nya kloner för Sverige som helhet beroende på hur många rameter som produceras per klon och hur stor total areal som planteras med kloner i jämförelse med att allt planteras med fröplantageavkommor. Takten i den successiva förnyelsen av klonblandningarna ökar med ökad användning så att den totala genetiska variationen då också ökar. På så sätt är det optimala effektiva antalet kloner per bestånd oberoende av den totala användningen av kloner i skogsbruket. Dessutom bevaras den naturliga variation i skogen genom att stora områden på alla typer av skogsmark förnygras naturligt med gran, både inom och utanför de arealer som planteras.

Tabell 2. Totalt antal nya kloner och antal kloner per förädlingspopulation som tas i bruk årligen under en 100-årsperiod då man använder 20 klonblandningar eller 20 fröplantager från 20 förädlingspopulationer. Klonblandningarna innehåller 25 kloner och fröplantagerna 20 kloner. Klonblandningarna multipliceras med olika antal rameter från 10 000–10 000 000, och den totala planteringsarealen varierar från 5–40 % av den icke skyddade produktiva skogsmarksarealen. 40 % är vad som är tillgängligt för granplantering, vilket kräver 200 miljoner planter vid användning av 2 000 planter per ha och 80 års omloppstid.

		Planterad granmark av total produktiv mark % (miljoner ha)			
	Antal rameter eller avkomor per klon	5 % (1)	10 % (2)	20 % (4)	40 % (8)
Metod		Årlig plantering (miljoner träd)			
		25	50	100	200
		Nya kloner per år			
Klonblandning	10 000	2500	5 000	10 000	20 000
Klonblandning	100 000	250	500	1000	2000
Klonblandning	1 000 000	25	50	100	200
Klonblandning	5 000 000	5	10	20	40
Fröplantage	10 000 000	2.5	5	10	20
		Nya kloner per population och år			
Klonblandning	10 000	125	250	500	1000
Klonblandning	100 000	12.5	25	50	100
Klonblandning	1 000 000	1.25	2.5	5	10
Klonblandning	5 000 000	0.25	0.5	1	2
Fröplantage	10 000 000	0.125	0.25	0.5	1
		Nya kloner per 100 år			
Klonblandning	10 000	250 000	500 000	1 000 000	2 000 000
Klonblandning	100 000	25 000	50 000	100 000	200 000
Klonblandning	1 000 000	2500	5000	10 000	20 000
Klonblandning	5 000 000	500	1000	2000	4000
Fröplantage	10 000 000	250	500	1000	2000
		Nya kloner per population och 100 år			
Klonblandning	10 000	12 500	25 000	50 000	100 000
Klonblandning	100 000	1250	2500	5000	10 000
Klonblandning	1 000 000	125	250	500	1000
Klonblandning	5 000 000	25	50	100	200
Fröplantage	10 000 000	12.5	25	50	100
		Antal år i bruk för en enskild klonblandning om 25 kloner ²⁾			
Klonblandning	10 000	0.2	0.1	0.05	0.025
Klonblandning	100 000	2	1	0,5	0,25
Klonblandning	1 000 000	20	10	5	2,5
Klonblandning	5 000 00	100	50	25	12,5
Fröplantage ¹⁾	10 000 000	12,5	25	50	100

¹⁾ I fallet med fröplantager används 20 kloner per plantage och det är planerat för det största behovet om 200 miljoner fröplanter per år.

²⁾ Brukstiden för de lägre behoven är hypotetiska.

En genomtänkt förvaltning av genetisk variation både på bestånds- och landskapsnivå kan bevara likheter mellan ett bestånd planterat med en klonblandning och ett planterat med fröplantor. Den observerbara (fenotypiska) och funktionella variationen blir likartad. Att använda kloner i skogsbruket innebär inte nödvändigtvis att intensivskogsbruk tillämpas. Användning av kloner kan kombineras med nuvarande eller nya skogsskötselmetoder med olika mål.

Ökad klimatanpassning och motståndskraft mot abiotisk och biotisk stress samt bättre vedkvalitet är viktiga förädlingsmål, men det är svårt att veta vilka mål som blir mest angelägna i framtiden. Hur som helst så har granskogar, oavsett ursprung, potential att bli mycket täta och likformiga med litet utrymme för flora och fauna och med låga rekreativvärden. Det kan förstärkas ytterligare genom att använda klonblandningar utvecklade för ökad tillväxt. Oavsett plantursprung kan skötselmetoder användas för att förbättra beståndets allmänna miljökvantiteter. Beroende på den framtida inriktningen för urvalet av egenskaper i klonblandningarna, kan dessa skötselåtgärder användas i större omfattning för att kompensera för eventuella negativa ekologiska effekter.

Då det gäller biodiversitet och ekologiska hot är det snarast ersättningen av seminaturliga skogar med planterade skogar oavsett genetiskt ursprung som är problemet. Den generella rekommendationen är att begränsa kloningstekniken till nuvarande intensivt brukad skogsmark eller nedlagd jordbruksmark för att bibehålla de ekologiska värden som finns i seminaturliga och naturliga skogsområden. Att ha denna strategi i åtanke på bestånds- och landskapsnivå är lika viktigt för konventionellt planterade skogar som för planterade klonblandningar.

Trots att vissa skillnader kan observeras mellan utvecklingen hos somatiska embryon och fröembryon i tidiga steg av odlingen i laboratoriet, förs dessa skillnader inte vidare till

plantorna i fält. Där uppvisar på det hela taget SE-plantorna och fröplantorna liknande fysiologiska egenskaper. Inga negativa effekter av själva SE-processen har observerats på äldre träd. Viktigast att notera är att inte alla frön genererar SE-kulturer och att inte alla somatiska embryon i en SE kultur utvecklas till plantor. Speciellt med tanke på tillämpning av SE för att klonföröka familjer är det viktigt att kunna öka avkastningen och minska variationen. Det krävs för att fånga tillräckligt många cellinjer och för att möta målen vad gäller genetisk variation.

Genom att använda klonreplikerade fälttester kan urvalet bli mycket säkert för en mängd egenskaper, inte minst stabilitet i uppträdande över miljögradienter i tid och rum. Nuvarande teststrategi som används i svensk skogsträdsförädling passar bättre för att välja föräldrar till familjeskogsbruk än för att identifiera högvärdiga enskilda kloner för klonskogsbruk. Programmet kan emellertid enkelt optimeras för att passa båda syftena. Ett förslag vid tillämpning av familjeskogsbruk är att utveckla ett system för att fälttesta de otestade SE-linjerna parallellt med deras praktiska användning. I det korta perspektivet kan resultaten vägleda utbytet av linjer i klonblandningen och på längre sikt att bidra till allmänt ökad kunskap.

Det finns en vida spridd betänksamhet hos allmänheten om att "manipulera med naturen" som också innefattar användning av kloner. Allmänhetens uppfattning har stort inflytande på lagstiftningen i många demokratiska länder, inklusive Sverige. Det är därför viktigt att skogsnäringen beaktar denna fråga. Allmänhetens uppfattning härrör från många källor men ligger alltid efter den senaste vetenskapliga kunskapen.

För att få stöd hos samhället och i politiken måste alla organisationer som är involverade i att tillämpa ny bioteknik samarbeta med skogsekologiska forskare och kommunicera fördelarna och hur riskerna hanteras med be-

slutsfattare och med allmänheten. Att använda kloner i skogsbruket måste bli accepterat som en del i hållbar utveckling och inte utgöra ett hot mot genetisk diversitet och långsiktig stabilitet hos skogsresursen. Investering i att restaurera skogsekosystem och mer fantasifull skötsel för att öka de biologiska värdena i planteringarna i samband med att produktionen intensifieras i klonplanteringarna kan vara ett sätt att uppnå bra relationer med allmänheten. Ett sätt för kommunikation kan vara att utveckla en "tillämpningskod" som innefatta antal kloner och antal rameter som används under en viss tid, samt den planerade totala planteringsarealen och metoderna för att övervaka verksamheten.

Trots att många fördelar och risker med att använda kloner i skogsbruket är kända och hanterbara går det inte att förutse alla konsekvenser av ökad användning. Det måste finnas ett system för uppföljning och kunskapsuppbbyggnad, och en beredskap för det oförutsedda.

Det finns olika sätt att successivt öka kunskapen där den saknas, såväl genom konventionell vetenskaplig forskning som genom att samla information från den praktiska verksamheten. Adaptiv skötsel är en strukturerad metod för att i en återkommande cykel definiera osäkerheter, sköta skogen, mäta effekterna, utvärdera och därefter anpassa skötseln. Tillämpad på plantering av vegetativt förökade träd är den största utmaningen, efter att ha definierat de viktigaste osäkerheterna, att hitta samarbetsformer för markägare, utveckla rutiner för uppföljning av träd och bestånd och att sammanställa informationen för utvärdering, beslutsfattande och kunskapsöverföring.

Prioritering av forskning

Det behövs fältförsök för att förstå de genetiska och ekologiska konsekvenserna av olika genetisk variation hos skogsbestånd. Nya försök behöver anläggas, för att komplettera de få existerande, med bestånd som har olika genetisk konstitution, alltifrån enklonplanteringar

och klonblandningar med olika antal kloner till fröplantsbestånd. För att förbättra framtida forskningsmöjligheter är det önskvärt med en plan för att fylla några utvalda "experimentlandskap" med klonbestånd. Vi föreslår också att Skogsforsks operativa klonreplikerade fältförsök sköts så att de möjliggör en mängd studier utöver ordinarie förädling. Vi föreslår att en databas sammanställs över alla experiment med stora parceller och att deras kondition för forskningsändamål inventeras.

För att få full förståelse för hur användning av klonmaterial påverkar strukturen hos den genetiska diversiteten i Sveriges skogar är det viktigt att etablera en "standardnivå" för genetisk variation. Det görs genom att uppskatta hur genetisk variation är strukturerad i äldre skog från tiden före användningen av skogsodlingsmaterial från förädlingsprogrammet. Idealiskt vore om sådana studier kunde mäta och dokumentera ett stort antal populationer i många förädlingszoner, såväl som i bestånd planterade med förädlad material.

För att verifiera de genetiska framstegen med klonskogsbruk i jämförelse med familjeskogsbruk med vanlig gran rekommenderar vi att additiv och icke-additiv genetisk varians uppskattas i existerande stora familje- och klontester. För att uppskatta den ekonomiska nyttan behövs underlag för nuvärdesberäkningar i form av de relativa kostnaderna för olika planttyper (fröplantor, rotade sticklingar, SE-plantor), plantetablering, skötsel etc. för en hel omloppstid.

För storskalig tillämpning av SE i plantproduktionen är det önskvärt att vidga den fundamentala förståelsen av SE-processen och växtmaterialens behov under utvecklingen från embryoodling till färdig planta. Målet är att regenerera fler embryon och öka plantavkastningen. För att möta framtida skogsbruksbehov behövs fortlöpande forskning om SE-trädens funktion så att värdefulla verktyg för optimalt utnyttjande av SE i skogsbruket kan tillhandahållas.

Operativa riktlinjer - grund för tillämpningskod

Den här utredningen har funnit tillräckligt med kunskap och erfarenhet för att ge rekommendationer i form av ett antal robusta praktiska riktlinjer för användning av kloner i skogsbruket. Men förutsättningarna varierar så vi föreslår att varje företag som använder kloner skall utarbeta en tillämpningskod för deras egna speciella program.

Genetisk diversitet på beståndsnivå

Vi föreslår att klonbestånd skall anläggas med en nivå på gendiversiteten som är ca 90% av den i naturliga granpopulationer.

Genotypisk diversitet på beståndsnivå

Vid plantering av testade kloner föreslår vi att använda en klonblandning med minst 6 och helst 15–20 kloner. Vid tillämpning av familjeskogsbruk med vegetativ multiplicering föreslår vi att använda 25 kloner för att uppnå ett stabilt och förutsägbart beteende hos klonblandningen.

Genetisk diversitet på landskapsnivå

Bevarande av artens totala genpool uppnås i Sverige genom att sköta det långsiktiga förädlingsprogrammet, från vilket nya välanpassade klonblandningar kontinuerligt uppdateras. Dessutom bevaras den naturliga genetiska variationen i de vidsträckta områden med gran som föryngras på naturlig väg.

Klonskogsbrukets omfattning

Det föreslagna antalet kloner per bestånd och nivån på genetisk diversitet är tillämpligt oavsett hur stor areal i landskapet som planteras med kloner. Ju större areal, desto fler klonblandningar kommer att sättas samman och användas. En övre gräns för antalet rämter per klon skulle kunna användas som ett enkelt verktyg att hantera nivån på genotypisk diversitet.

Marginal vid förökning av cellinjer

För att på ett enkelt sätt försäkra sig om tillräcklig gendiversitet i plantmaterialet, föreslår vi att en större gendiversitet mellan de utvalda cellinjerna används vid förökningen. Det medger för variation i resultatet av SE-förökningen.

Ekologiska värden

För alla typer av planterade granbestånd kan vanliga skötselmetoder användas för att förbättra egenskaperna i beståndets habitat- och rekreativvärde. Vår rekommendation är att begränsa planterad skog oavsett om det är med fröplantor eller klonblandningar till nuvarande intensivt brukad skogsmark eller nedlagd jordbruksmark för att bevara ekologiska värden som hänger ihop med semi-naturliga och naturliga skogsområden.

Adaptiv skötsel

Adaptiv skötsel föreslås för att involvera markägare i samarbete för uppföljning av klonplanteringarna, utvärdering, beslutsfattande om eventuellt ändrad (anpassad) skötsel samt kunskapsöverföring. För att få mer erfarenhet rekommenderas att anlägga en serie storskaliga experimentplanteringar med reducerad genetisk variation, tex. enklonbestånd i jämförelse med klonblandningar och fröplantor.

Stödjande forskning

Det är ett kontinuerligt behov av grundläggande och tillämpad forskning för ett ansvarsfullt utnyttjande av kloner i skogsbruket. Vi föreslår att markägare skall upprätthålla samverkan med forskare och ta del i plantering och mätning av experimentplanteringar. Vi föreslår att Skogforsks klonreplikerade fälttester underhålls för att stödja forskningen och att egenskaperna hos nya kloner som marknadsförs beskrivs med hjälp av tester. En databas över alla existerande försök bör sammanställas.

Referenser

- Bradshaw, R. H. W. , Ingvarsson, P. K. & Rosvall, O. 2019. The ecological consequences of using clones in forestry. *Scandinavian Journal of Forest Research* 34:5, 380-389. DOI: 10.1080/02827581.2018.1557246
- Egertsdotter, U. 2019. Plant physiological and genetic aspects of the somatic embryogenesis process in conifers. *Scandinavian Journal of Forest Research* 34:5, 360-369. DOI: 10.1080/02827581.2018.1441433
- Ingvarsson, P. K. & Dahlberg, H. 2019. The effects of clonal forestry on genetic diversity in wild and domesticated stands of forest trees. *Scandinavian Journal of Forest Research* 34:5, 370-379. DOI: 10.1080/02827581.2018.1469665
- Rosvall, O. 2019a. Using Norway spruce clones in Swedish forestry: general overview and concepts. *Scandinavian Journal of Forest Research* 34:5, 336-341. DOI: 10.1080/02827581.2019.1614659
- Rosvall, O. 2019b. Using Norway spruce clones in Swedish forestry: Swedish forest conditions, tree breeding program and experiences with clones in field trials. *Scandinavian Journal of Forest Research* 34:5, 342-351. DOI: 10.1080/02827581.2018.1562566
- Wu, H. W. 2019. Benefits and risks of using clones in forestry – a review. *Scandinavian Journal of Forest Research* 34:5, 352-359. DOI: 10.1080/02827581.2018.1487579
- Rosvall, O., Bradshaw, R. H. W., Egertsdotter, U., Ingvarsson, P. K. & Wu, H. 2019. Using Norway spruce clones in Swedish forestry: introduction. *Scandinavian Journal of Forest Research* 34:5, 333-335. DOI: 10.1080/02827581.2018.1562565
- Rosvall, O., Bradshaw, R. H. W., Egertsdotter, U., Ingvarsson, P. K., Mullin, T. J. & Wu, H. W. 2019. Using Norway spruce clones in Swedish forestry: implications of clones for management. *Scandinavian Journal of Forest Research* 34:5, 390-404. DOI: 10.1080/02827581.2019.1590631



Future Forests

En tvärvetenskaplig kompetensplattform för
analys av komplexa forskningsfrågor om skogen

Future Forests är ett Mistra-program. Sveriges lantbruksuniversitet (SLU) är programvärd. Programmet är en gemensam satsning av SLU, Umeå universitet och Skogforsk.

Forskningsprogrammet pågick mellan 2009 och 2016. Finansieringen kom från Mistra, SLU, Umeå universitet, Skogforsk och svenskt skogsbruk.

www.futureforests.se