

Skogsfakta

Biologi och skogsskötsel nr 74

1990

Hur tallens gener sprids vid naturlig förnygring under fröträd

REZA YAZDANI och DAG LINDGREN

- * Genernas spridning i naturliga förnygringar är ett resultat av hur trädens pollen och frön sprids.
- * Med hjälp av isozymmärkörer kan man få en uppfattning om hur träden sprider sina gener i omgivningen.
- * Alla fröträd bidrar inte lika mycket till förnygringen.
- * Många olika föräldrar bidrar i varje del av förnygringen. Naturligt förnygrade plantor som står nära varandra är vanligen inte nära släktingar.
- * Fröträd som står närmast en planta är i allmänhet inte föräldrar till denna.
- * En del av föräldrarna till de naturligt förnygrade plantorna under en fröträdsställning återfinns över huvud taget ej bland träden i fröträdsställningen. De kommer från avverkade träd eller omgivande bestånd.
- * Självbefruktning har vanligen begränsad betydelse för produktionen i en naturlig förnygring.



Naturlig förnygring under fröträd är en vanlig förnygringsmetod för tall. Men hur långt sprids trädens gener?

Tallens föryngring

Fröträdsställningar av tall utnyttjas i stor omfattning för naturlig föryngring. I regel väljs de bästa träden i ett bestånd till fröträd. Enligt föreskrifterna till skogsvårdslagen bör minst 75 fröträd per hektar användas vid tallföryngring i södra Sverige och 50 fröträd per hektar i övriga delar av Sverige. I praktiken varierar antalet fröträd per hektar mycket.

Tallens föryngringsdynamik varierar mellan olika platser och mellan olika år. Under gynnsamma klimatförhållanden brukar man räkna med en god fröproduktion vart 4:e år i norra Sverige och vartannat år i södra Sverige. I södra Sverige producerar en tall i genomsnitt 5 000 grobara frön per träd och år. För god frömognad fordras en varm sommar. Frökvalitén är vanligen mycket låg nära trädgränsen i norr. I norra Sverige och vid högre höjd över havet begränsas produktionen till några hundra grobara frön per träd och år.

Många frön hamnar nära trädet

I norra Sverige sprider sig tallfrö under april—juli med maximum mot slutet av maj. De faktorer som är viktiga för fröspridningen är vindstyrkan, luftturbulensen och den hastighet med vilken fröna faller. Tidigare resultat från studier av fröspridningen har visat att största delen av fröna sprids 10—15 meter från fröträden. När vindhastigheten är hög transporteras fröna 20—30 meter. Lättare frön sprids längre avstånd, men dessa frön har i regel dålig grobarhet. Eftersom frön inte sprids särskilt långt har man antagit att träd som står nära varandra ofta är släkt, exempelvis genom att de har en gemensam mor. Tidigare har det inte varit möjligt att direkt studera ursprunget till de plantor som faktiskt uppkommer under fröträdsställningar.

Beräkningar visar att mindre än två procent av de grobara fröna når plantstadiet i ett avverkat skogsbestånd. Därför krävs ofta många års fröfall innan en ny föryngring är etablerad. Plantorna under fröträden är påverkade av starka selektiva faktorer som bidrar till stor avgång. Största dödligheten inträffar i den tidiga plantutvecklingen. Det finns mycket som talar för att genetiska komponenter spelar en väsentlig roll för tidiga avgångar. Hos Douglas-gran behövs mer än 20 000 frön för att ge upphov till ett vuxet träd. Detta tyder på en kraftig selektion i naturliga skogar.

Pollen kan sväva långt bort

Hur generna sprids beror, förutom på hur frön sprids och gror, också på pollenspridningen. Pollen sprids över mycket långa sträckor. Det finns pollen ovanför hav och stora sjöar. Vitaliteten hos detta mycket avlägsna pollen vet vi inte något om. Tyska försök med märkning av pollen pekar på att ca hälften av pollenet har sitt ursprung inom ett bestånd. Från fröplantagestudier vet vi att ett enstaka nära granträd kan vara far till en tredjedel av fröna, men vi vet också att hälften av pollenet flugit hundratals meter, kanske mycket längre. Det finns tillräckligt mycket tallpollen i luften för att åstadkomma en god frösättning även på platser där det inte finns någon tall inom en kilometers avstånd.

Isozymerna är de biokemiska signaler som utgår från arvsanlagen. Isozymer betraktas som genmarkörer.

Elektrofores är en elektrisk separationsmetod för isozymer.

Gameter är könsceller med en enkel genuppsättning antingen från fadern eller modern.

Markörgener avslöjar genernas spridning

Genspridningen kan studeras med s.k. isozymer. Isozymer yttrar sig som band och kan framkallas kemiskt efter elektrofores. En skillnad i en enstaka bokstav i den genetiska koden kan ge upphov till en annan aminosyresammansättning, som i sin tur kan ge upphov till ett protein som vandrar genom det elektriska fältet med annan hastighet. Små genetiska skillnader framträder som skillnader i bandmönstret. Bandmönstret i extrakt från ett embryo är karaktäristiskt för embryots genotyp. Barrträden är just ur isozymsynpunkt ett lämpligare material för genetisk analys än andra arter, eftersom "frövitan" är en del av den maternella gameten. Banden i extrakt från frövitan av ett visst frö avslöjar exakt vilka gener i embryot som härrör från modern. Härigenom kan genotypen för den paternella gameten som givit upphov till embryot fastställas. Genom jämförelse med genotypen av alla träd i fröträdsställningen kan man sedan (i idealfallet) fastställa vilken av de möjliga fäderna som har stått för befruktningen. Markörgener kallas gener som är lätta att särskilja från andra med isozymanalys.

Det är svårare att göra föräldraskapsanalyser av plantor än av frön, eftersom det inte går att avgöra vilka gener som har kommit från fadern och vilka som kommit från modern. Man vet inte heller vilken som är moder från början, något som man vanligen vet med frö. Genom att undersöka isozymer i knoppar samlade på plantor i en naturlig föryngring kan man dock identifiera många särdrag hos varje individ. För att klarlägga föräldraskapsförhållandet görs en genetisk jämförelse mellan föräldrar och avkommor med hänsyn till många isozymegenskaper. Åtminstone när det rör sig om bärare av ovanliga gener kan man ofta med rimlig sannolikhet fastställa föräldra-avkomma-relationer.

Släktskapsförhållanden i självföryngringar

Undersökningarna omfattade tre fröträdsställningar med tall (Arvidsjaur, Stenträsk och Svartberget, se tabell 1). Alla fröträd inom ett område av några hektars storlek har genotypbestämts med isozymer. Några träd som bar sällsynta gener (markörträd) valdes ut. Omkring dessa träd lades cirkelytor ut med 15 meters radie och isozymmönstret studerades hos i genomsnitt 100 plantor per provyta. Plantor med markörgener kan kopplas till föräldrar med markörgener. Eftersom markörträden har två olika uppsättningar av sina gener, så nedärvs markörgenen till hälften av avkommorna. Markörgener finns även utanför de

Tabell 1. Tre undersökta fröträdsställningar.

Lokal	Läge			Fröträd per ha	Procent observerade markörplantor			Procent av generna — beräkningar enligt modell			Själv- polli- nering
	Lat.	Long.	Hö h, m		0—5	5—10	10—15 m	0—5	5—10	10—15 m	
Arvidsjaur-1	65°29'	19°17'	400	18	21	13	8	3	4	3	24
Arvidsjaur-2					0	2	1				
Stenträsk	64°26'	19°12'	200	37	4	5	1	1	4	1	6
Svartberget	64°14'	19°47'	200	121	4	3	2	4	8	11	12

Anm. För beståndet i Arvidsjaur har markörträden ordnats i två grupper, dels en grupp (1) med en relativt vanlig markörigen (förekom i fem fröträd), vilket medför hög osäkerhet på grund av hög bakgrund, dels en grupp (2) för vilken mycket få markörplantor hittats, vilket medför hög statistisk osäkerhet.

undersökta fröträden, fast i låg frekvens. Det är besvärligt att göra riktiga korrekationer för denna bakgrund. Ibland var det möjligt att utesluta markörträdet som förälder, eftersom genotypen i andra isozymegenskaper inte stämde.

Undersökningen från Stenträsk i Västerbotten beskrivs mer i detalj. Figur 1 visar en karta över den undersökta delen av fröträdsställningen. Fröträden friställdes 1967 och avverkades 1982. Frö samlades från samtliga fröträd och stubbarna markerades. Planttätheten i föryngringen under fröträden var i genomsnitt 9 800 plantor per hektar. Även om plantorna inte var jämnt fördelade över ytan, så är variationerna i planttäthet som beror på avstånd till närmaste fröträd

inte stora. Knoppar från 1 100 plantor i åldern 5—20 år undersöktes med isozymer. Dessa plantor valdes från cirkelytor runt elva fröträd med sällsynta isozymegenskaper (markörträd), som framgår av figur 1 och 2. Figur 2a, b och c visar fördelningen av plantor med markörgener, som kan förmodas vara avkomor till respektive markörträd.

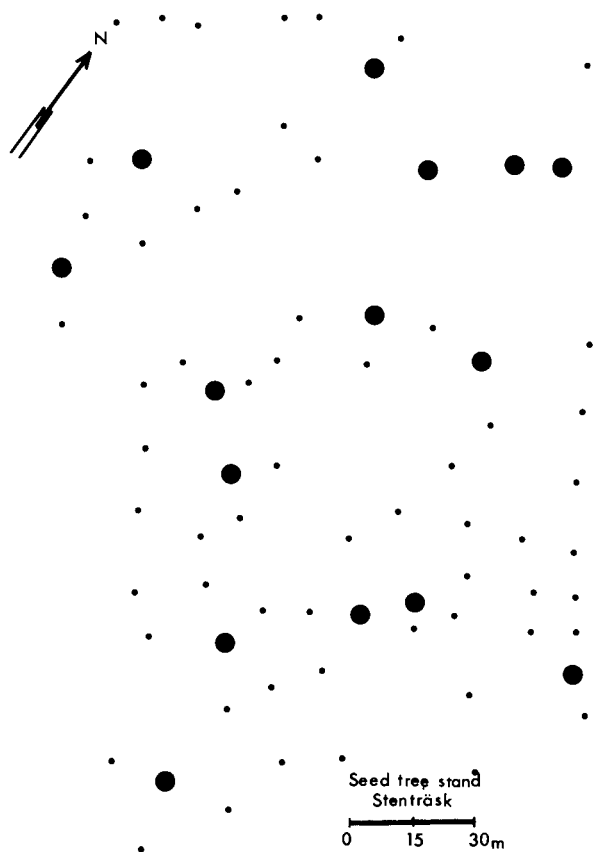
Grupper av markörplantor nära olika markörträd är till största delen halv- eller helsyskon, som har markörträden antingen som moder eller fader. Antalet markörplantor omkring de olika markörträden varierar avsevärt. För några träd (22 och 73) återfanns inte markörigen i någon planta i närheten. För andra träd (2, 3, 10 och 44) finns ganska stora avkommegrupper nära fröträden. Uppenbarligen finns det betydande variationer mellan fröträd i förmåga att sprida gener till sin närmaste omgivning. I genomsnitt var det endast 4% av de plantor som stod inom fem meter från ett markörträd som var bärare av markörigen. Eftersom ett heterozygot markörträd överför markörigen till hälften av sina avkomor, så är det således ungefär 8% av plantorna nära ett fröträd som har detta som förälder. Frekvensen av avkomor till fröträden nära fröträden var alltså förvånansvärt låg. Chansen för att ett visst fröträd är förälder avtar snabbt med avståndet. Visserligen bildar avkommorna markerade grupper, men de dominerar inte grupperna. Den högsta frekvensen markörplantor inom någon cirkel med fem meters radie var 15 av 88 plantor (omkring träd 2). Övriga grupper var mindre. Således blir syskonen aldrig en majoritet i naturliga föryngringar.

Liknande resultat erhöles från de andra fröträdsställningarna.

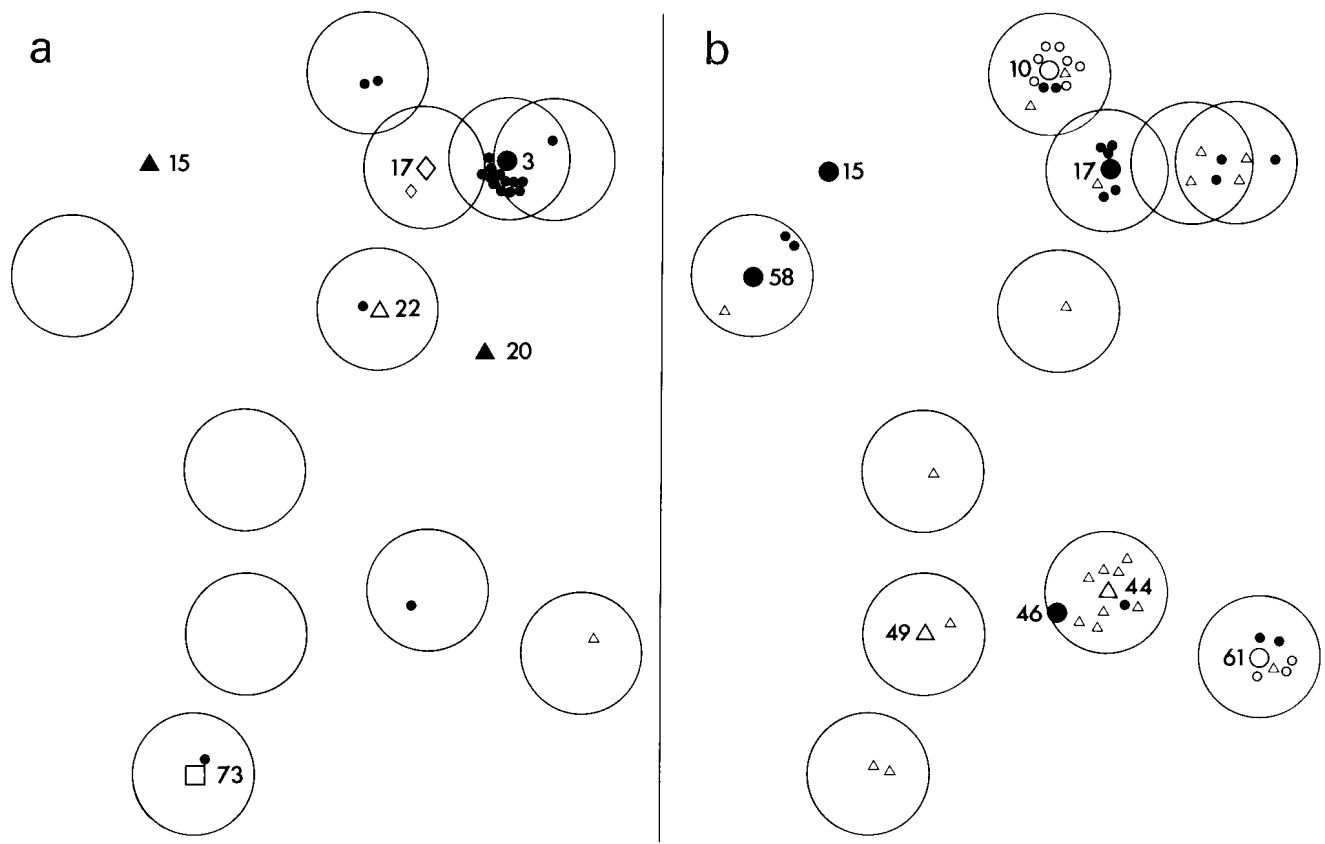
Självbefruktning ger dålig avkomma

Självbefruktning leder till inavlade plantor med dålig växt och är därför negativt för skogsproduktionen. Det är lätt att mäta självbefruktningens frekvens med isozymer. Resultat för de tre fröträdsställningarna redovisas i tabell 1. Självbefruktningens frekvens varierar mycket mellan träd och bestånd.

Frö från fröträden på Svartberget föreföll vara mer påverkat av inavel än plantor uppdragna från samma frö i plantskolan. Naturligt föryngrade plantor i åldern 10—20 år var i det närmaste opåverkade av inavel och minst var påverkan i det mogna beståndet. Detta beror sannolikt på att hög grad av självbefruktning leder till lägre grobarhet, högre plantavgångar och plantor som konkurreras ut ur beståndet på olika stadier. Endast

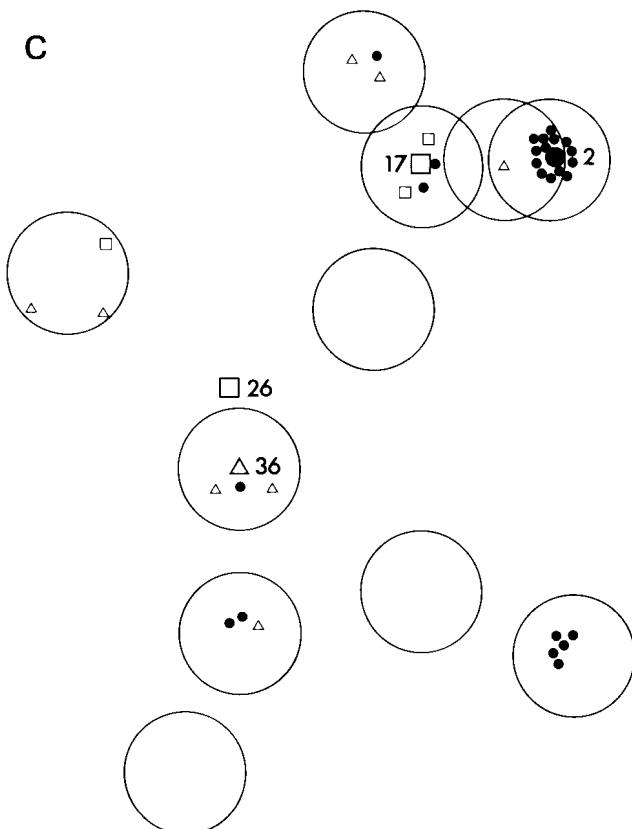


Figur 1. En fröträdsställning i Stenträsk. Läget av varje fröträd är utmärkt. Kring vissa fröträd med karakteristiska markörgener har föryngringen studerats med isozymer. Dessa fröträd har markerats med stora symboler.



Figur 2a, b, c. Mindre symboler visar förekomst av plantor som har samma isozymlinor som fröträden med den stora symbolen och förmodligen är avkomma till respektive fröträd. I vissa fall finns samma markörger i flera fröträd. Cirklarna indikerar inom vilka områden plantor har undersökts beträffande närvaro av markörger. Hundra plantor har undersökts i varje cirkel.

i den glesa fröträdsställningen i Arvidsjaur är självbefruktningsfrekvensen så hög att den kan betraktas som ett problem. Ett skäl att inte ställa fröträd så gles som 18 träd per hektar är alltså att reducera problemen med självbefruktning. Självbefruktning leder också till reducerad frösättning, och en självbefruktningsgrad på 20% antyder att reduktionen i frösättning inte är försumbart liten.



En modell för att beräkna hur långt gener sprids

Det visade sig i praktiken mycket besvärligt att beräkna hur långt generna egentligen sprids. Skälen till detta är följande:

- Generna flyttas längre sträckor än vad vi från början trodde. Frekvensen av avkomma till ett fröträd i dess omgivning är ganska låg. På större avstånd måste därför mycket stora plantantal analyseras.
- De sällsynta markörgerernas frekvens i bakgrunden, i förhållande till spridningen från fröträden, blir avsevärd när man kommer en bit från markörträden.
- Observationer av plantornas genfrekvenser som funktion av avstånd till föräldraträd måste omvandlas till sträckor som gener flyttar sig.

Egentligen skulle man vilja återfinna alla avkomor till ett markörträd för att kunna studera hur långt generna flyttat sig. Denna ansats är emellertid icke möjlig, eftersom en betydande men okänd del av generna hamnar långt från markörträden. Detta innebär dels att orimligt stora plantantal måste analyseras, dels att bakgrundsbruset blir för stort för att markören skall kunna urskiljas.

Ett grundläggande antagande för modellen var att föryngringen genetiskt härrörde från en (hypotetisk) oändlig, homogen fröträdsställning med en homogen föryngring under. Förutsättningen om homogen föryngring, dvs. att föryngringstätheten ej beror på avståndet till fröträden, visade sig approximativt uppfyllt i Stenträsk. Av modellförutsättningarna följer att avstånden till föräldrarna för plantorna på en given yta fördelar sig på samma sätt som avstånden från en given förälder till dess avkomma. Genom denna reciprocitet frigör man sig från behovet att återfinna alla avkommor till ett markörträd för att göra skattningar. Andelen av alla gener som ett träd sprider och som hamnar inom ett visst avståndsintervall från föräldraträdet, blir den observerade frekvensen inom samma avståndsintervall multiplicerat med det förväntade antalet fröträd inom detta avståndsintervall.

Eftersom en del av plantorna med markörgener inte fått sina markörgener från det närmaste fröträdet med markörgen, måste justeringar för bakgrunden göras. Dessa justeringar blir komplicerade, bl.a. blir de olika för olika markörgener. Det finns olika metoder att skatta bakgrunden. Konsekvenserna av olika antaganden om bakgrundens betydelse har systematiskt analyserats. Analysen leder till att antaganden som ligger utanför ett rimligt intervall kan förkastas, eftersom de ger konsekvenser som inte är i överensstämmelse med gjorda observationer.

Det går att applicera en motsvarande modell för att beskriva pollenspridning utgående från det pollen som befruktat frön som plockats från fröträd. Denna beskrivning blir enklare och pålitligare än föräldraskapsbestämning hos plantor.

Varifrån kommer generna i självföryngringar?

Den förmodade frekvensen av gener som hamnar på olika avstånd från föräldraträden framgår av tabell 1.

Frekvenserna av föräldraträdens gener som återfinns inom 15 meter är häpnadsväckande låga och stämmer inte alls med vad som förväntades när undersökningen initierades. Det verkar inte som om närvaron av fröträd har särskilt stor betydelse för föryngringen i trädens närhet, åtminstone inte som föräldrar.

På Svartberget återfinns mer av generna inom 15 meter från fröträden än på de andra ytorna. Detta kan ha att göra med att vindhastigheterna varit lägre, eftersom fröträden stod mycket tätare och eftersom det rörde sig om en liten yta (2 ha) omgiven av mogen skog.

Modellen säger att huvuddelen (79–94%) av fröträdens gener sprids mer än 15 meter från källan. En tolkning av resultaten är att gener sprids längre med frö och pollen än vad man trott. Detta skulle leda till att frökällor utanför en fröträdsställning sannolikt spelar en stor roll. Luckor i en fröträdsställning verkar ha liten betydelse ur genetisk synpunkt.

Pollenspridningen mellan fröträd studerades i Stenträsk. Följande fördelning erhöles:

Distans som befruktade pollen tillryggalagt (m)	Frekvens av alla pollinerings (%)
<15	9
15–50	45

Det verkar inte som om pollenet sprids längre distanser än generna totalt. Att pollen flyger mycket längre än frö ter sig därför icke som en sannolik förklaring till bristen på plantor från närbelägna fröträd.

De långa spridningsavstånden mellan gener i plantor och deras föräldrar stämmer dåligt med annan kunskap om hur pollen och framförallt frö sprids. Man kan därför ifrågasätta om plantuppslaget under en fröträdsställning överhuvudtaget härrör från fröträden. Kanske en stor andel av plantorna kommer från fällda och bortförda träd. Även de gener som kommer från fröträden kan ha hamnat på marken innan fröträden friställdes. Den fröträdsställning där fröträden verkar ha störst inflytande på avkomman är den med flest fröträd. Kanske förklaringen är att en begränsad andel av träden avlägsnades när fröträden friställdes, så föräldrarna fortfarande finns kvar.

Resultaten från denna undersökning visar att föryngring under fröträd i de tre studerade bestånden inte fungerar som man tidigare trott. Detta bör få väsentliga konsekvenser för skogsskötseln.

Litteratur

- Yazdani, R., Muona, O., Rudin, D. & Szmidt, A.E. 1985. Genetic structure of a *Pinus sylvestris* L. seed tree stand and naturally regenerated understory. — *Forest Science* Vol. 31, No. 2: 430–436.
- Muona, O., Yazdani, R. & Rudin, D. 1987. Genetic change between life stages in *Pinus sylvestris*: Allozyme variation in seeds and plant seedlings. — *Silvae Genetica* 36, 1: 39–42.
- Yazdani, R., Lindgren, D. & Rudin, D. 1985. Gene dispersion and selfing frequency in a seed tree stand of *Pinus sylvestris* (L.). — *Lecture notes in Biomathematics* 60 (Editor: Gregorius H.R.) *Population Genetics in Forestry, Proceedings, Göttingen 1984*, 138–154. Springer Verlag.
- Yazdani, R. and Lindgren, D. 1990. Gene dispersion after natural regeneration under a widely spaced seed tree stand in *Pinus sylvestris*. — (Accepterad för publicering i *Silvae Genetica*.)
- Yazdani, R., Lindgren, D. and Stewart, S. 1990. Gene dispersion within a population of *Pinus sylvestris*. — *Scand. J. For. Res.* 4: 295–306.

Ämnesord: genspridning, naturlig föryngring, isozymer.

Reza Yazdani, FD, docent
Sveriges lantbruksuniversitet
Institutionen för skogsgenetik
Box 7027
750 07 Uppsala



Dag Lindgren, FD, professor
Sveriges lantbruksuniversitet
Institutionen för skoglig genetik
och växtfysiologi
901 83 Umeå

