



En av våre nordligste askeskoger, Hindrum i Nord-Trøndelag. Foto: Arne Steffenrem, NIBIO

Genetisk variasjon i ask

De norske askeskogene er en nordlig utløper av større askeskoger i Europa som spredte seg nordover etter siste istid. Vi har undersøkt genetisk variasjon i ask (*Fraxinus excelsior*) og funnet at asken i Norge fulgte en østlig innvandringsvei fra overvintringsområder i Sørøst-Europa. Mens den genetiske variasjonen i stor grad ble opprettholdt gjennom Europa, gikk svært mye av den genetiske variasjonen tapt nordover langs kysten av Norge, hvor vi også finner de største genetiske forskjellene mellom askepopulasjonene. Kunnskap om askens genetiske variasjon er verdifull for forvaltningen med tanke på framtidig restaurering og bevaring av genetiske ressurser nå som asken er truet av askeskuddsjuke.

BAKGRUNN

Askeskogene i Norge er nordlige utløpere av større og mer sammenhengende askeskoger i Europa som spredte seg nordover etter siste istid. Basert på pollen- og DNA-analyser er det vist at ask hadde flere overvintringsområder i Sør-Europa under siste istid

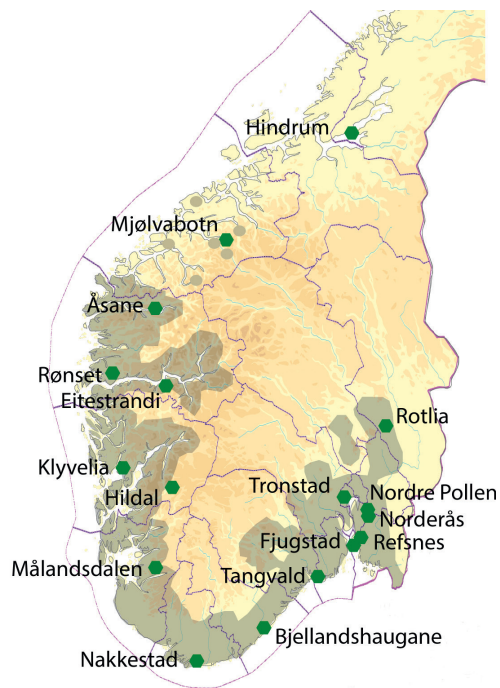
(Heuertz m.fl. 2004a, Brewer m.fl. 2016). Ved hjelp av genetiske markører har man sporet spredningen til ask gjennom Europa. Fra Den iberiske halvøy har det vært en vestlig spredningsrute til Storbritannia, fra Italia spredte asken seg nordover til Frankrike, fra østre delen av Alpene gikk spredningsveien gjennom

Tyskland og videre til Danmark, og fra overvintringsområdene i Sørøst-Europa som omfatter Balkan og Karpatene, spredte asken seg nordover til Polen, De baltiske landene, Finland og Sverige (Heuertz m.fl. 2004a). Vi har derimot hatt lite kunnskap om opprinnelsen til de norske askepopulasjonene. Har de kommet fra Danmark, Sverige, eller fra De britiske øyer?

Lenger sør i Europa veit vi at asken har høy genetisk variasjon, først og fremst på grunn av istidshistorien (Heuertz m.fl. 2004b). Høy genetisk variasjon blir ofte opprettholdt i områder der arter har en lang historie. Langs spredningsveier opprettholdes genetisk diversitet ved at mange individer sprer seg samtidig eller ved at spredningsfronten får tilført nye genetiske varianter med langdistansespredning. Når spredningsveier fra forskjellige overvintringsområder møtes, øker den genetiske diversiteten. Hos ask er det særlig pollenflyt over store områder som har bidratt til å opprettholde genetisk variasjon. Pollenspredningen har også bidratt til å genetisk homogenisere, særlig i Vest- og Mellom-Europa (Heuertz m.fl. 2004b).

Det er når spredningsfronten inneholder få individer at genetisk variasjon går tapt. Hvis populasjonen er liten, vil også tilfeldige hendelser i stor grad påvirke den genetiske sammensetningen. I små isolerte populasjoner kan også innavl være et problem. Siden asken i Norge er begrenset til en relativ smal stripe langs kysten der den vokser i små og delvis fragmenterte populasjoner, er det rimelig å forvente at man finner mindre genetisk variasjon i disse populasjonene sammenlignet med populasjonene lenger sør i Europa.

Ask er hardt rammet av askeskuddsjuken, en sykdom som er forårsaket av et introdusert patogen, askeskuddbeger (*Hymenoscyphus fraxineus*). På rødlista vurderes ask som *nær truet*. Sjukdommen fører til høy dødelighet, og det er sannsynlig at asken vil gå



Figur 1. Oversikt over naturreservater med ask som det inngår materialer fra i studien (grønne punkter). Grå skravering illustrerer askens utbredelse. De grå punktene illustrerer spredte forekomster av ask i Møre og Romsdal. Norderås i Akershus er ikke naturreservat.

gjennom en genetisk flaskehals. Hvis man en gang i framtida ønsker å restaurere skogene er det viktig at vi veit noe om den genetiske sammensetningen til askepopulasjonene som en gang var der. For å utforme en bevaringsstrategi må vi også ha kunnskap om hvordan den genetiske variasjonen hos ask er fordelt i landskapet.

I studien vår (Tollefsrud m.fl. 2016) har vi derfor undersøkt 1) innvandringshistorien til ask, 2) hvordan den genetiske variasjonen er fordelt geografisk, og om den avtar nordover.

Ask er et varmekjært treslag med en vid europeisk utbredelse. Utbredelsen strekker seg fra Middelhavet og Det kaspiske hav i sør til Midt-Norge i nord, og fra Atlanterhavskysten i vest til det kontinentale Russland i øst. I Norge er ask knyttet til edellauvskog og sumpskog. På Østlandet går den opp til Ringsaker og Elverum, og er ellers vanlig i de sørlige delene av Østlandet og langs kysten opp til Nordmøre. En av de nordligste forekomstene av ask i Norge med naturlig opprinnelse er Hindrum i Leksvik i Nord-Trøndelag. Den finnes i tillegg spredt langs Trondheimsfjorden med en nordlig utpost i Nærøy i Nord-Trøndelag. Ask har blitt plantet mange steder videre nordover helt opp til Nord-Troms og finnes naturalisert opp til Steigen i Nordland (Lid og Lid, 2005).



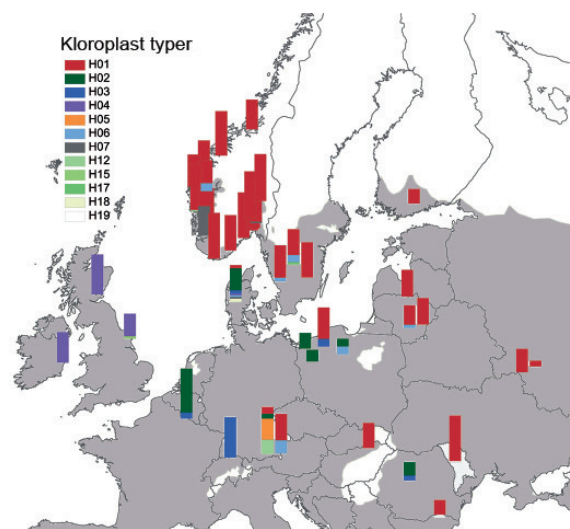
Askeskuddsjuken er forårsaket av en sopp introdusert fra Asia. I løpet av et par tiår har sjukdommen spredt seg over store deler av askens europeiske utbredelse. Bildet illustrerer typiske symptomer på askeskuddsjuken. Man regner med at soppsporene infiserer blad og bladstilker, når soppsporene vokser forbi bladfeste før bladfall om høsten vokser den videre inn i skudd og greiner. Vanntransporten stanses og vi får de typiske symptomene med skudd- og greinavdøing. Store trær kan holde seg i live i mange år, men gjentatte infeksjoner fører til stadig større greinavdøing. Foto: Volkmar Timmermann, NIBIO.

GENETISK KARTLEGGING

Vi har undersøkt genetisk variasjon i 42 populasjoner av ask (1099 individer). Figur 1 viser hvilke norske askepopulasjoner fra naturreservater som inngår i studien. For å kartlegge genetisk variasjon har vi brukt to forskjellige typer genetiske markører: mikrosatellitt-markører fra kloroplast DNA, som er nedarvet fra mor og spredt med frø, og mikrosatellitt-markører fra nukleært DNA, som er nedarvet både fra mor og far og som spres med både frø og pollen. Mikrosatellitt-markører har høy variasjon, noe som er nødvendig for å kartlegge genetisk variasjon innen og mellom populasjoner.

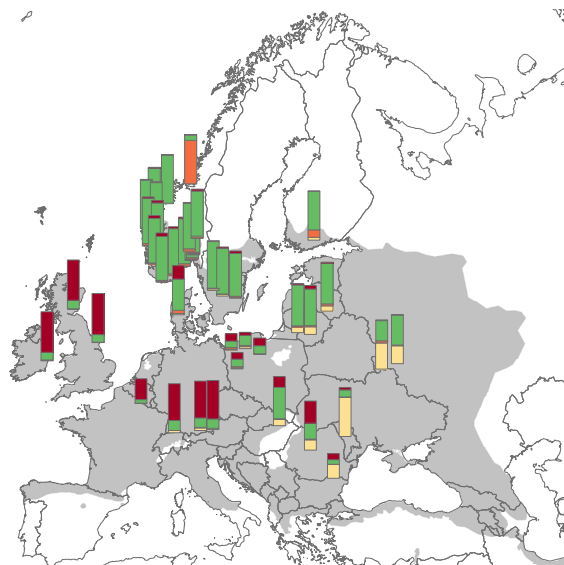
ASKENS INNVANDRINGSHISTORIE

Vi finner at de norske askepopulasjonene har samme kloroplast-type som populasjonene i Sverige, Finland, De baltiske landene, Polen, Russland, Slovakia, Romania og Moldova, type H01 (rød; Figur 2). Basert på fordelingen av kloroplast-typene og resultater fra tidligere studier (Heuertz m.fl. 2004a), er det sann-



Figur 2. Fordeling av kloroplasttyper i askepopulasjoner vi har undersøkt. Grå skravering illustrerer askens utbredelse. Størrelsen på søylene gjenspeiler antall individer vi har analysert per populasjon.

synlig at det har vært en østlig spredningsvei fra overvintringsområder i Sørøst-Europa og nordover. Alle populasjonene av ask vi har undersøkt fra Norge har kloroplast-typen H01. I tillegg finner vi i Målandsdalen i Rogaland høg frekvens av kloroplast-type H07, og i Eitestrand i Sogn og Fjordane finner vi H06 (lyseblå). Hvorvidt disse typene kan representere langdistansespredning eller om folk kan ha tatt med seg frø veit vi ikke. Det virker ikke urimelig at askeplanter har vært flyttet på siden askevirke har utmerkete tekniske egenskaper og tidligere ble brukt til en rekke formål – for eksempel redskaper, ski, hjul og spanter i trebåter. I Målandsdalen er det gammel styvet ask som vitner om tidligere høsting av lauv til dyrefor. Både H07 og H06 er sjeldne typer ellers i datasettet. Det er interessant å merke seg at asken i Danmark og Storbritannia stort sett har andre kloroplast-typer. Det er derfor lite trolig at asken har kolonisert Norge fra Danmark eller Storbritannia.

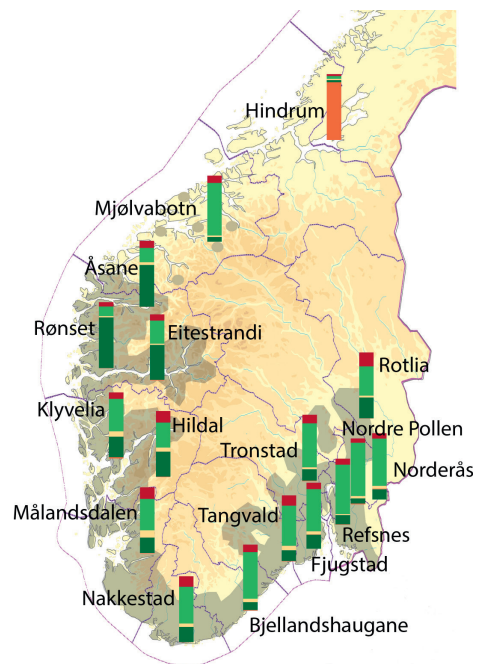


Figur 3. Genetisk sammensetning av nukleært DNA i askepopulasjonene vi har analysert. Fargene på søylene illustrerer genetisk tilhørighet til individene i fire genetiske grupper. Resultatene er basert på den Bayesianske clustering-analysen TESS.

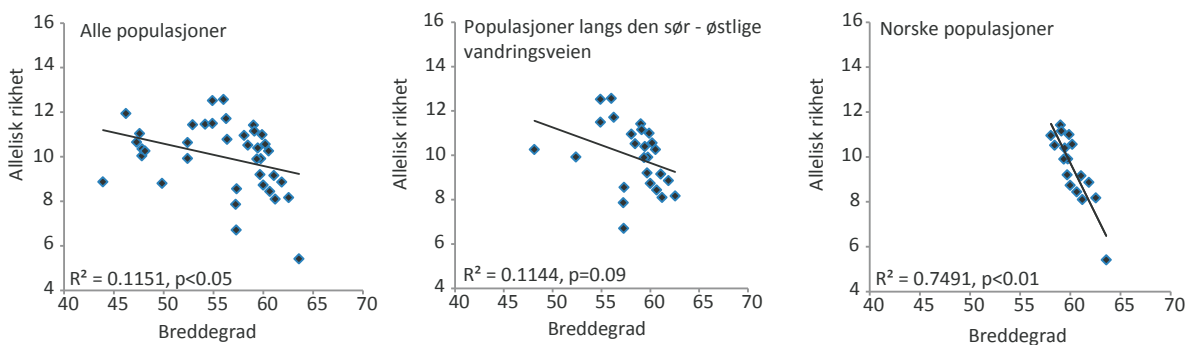
GENETISKE FORSKJELLER I NORGE

Resultatene basert på den genetiske variasjonen vi finner i nukleært DNA støtter opp om en innvandring fra sør-øst. For å identifisere hvilke individer/populasjoner som er mest lik hverandre i genetisk sammensetning, har vi brukt to forskjellige Bayesianske clustering-analysen. Begge analysene viser at asken i Norge er mest lik asken fra Sverige og fra De baltiske landene. Figur 3 illustrerer resultatene fra den ene clustering-analysen, TESS. Fargen på søylene illustrerer forskjellige genetiske grupper. Individene i en populasjon kan tilhøre forskjellige genetiske grupper. I Norge er det Hindrum som skiller seg ut.

Figur 4 illustrerer de forskjellige genetiske gruppene av ask i Norge identifisert i den andre clustering-



Figur 4. Genetisk sammensetning av nukleært DNA i askepopulasjonene fra Norge, fargene på søylene illustrerer genetisk tilhørighet til individene i genetiske grupper. Resultatene er basert på den Bayesianske clustering-analysen STRUCTURE.



Figur 5. Lineær regresjon mellom allelisk rikhet, og breddegrad. Allelisk rikhet som er et mål på antall alleler per populasjon.



Frisk askeforyngelse. Foto: Mari Mette Tollefsrud, NIBIO

analysen, STRUCTURE. Populasjonene på Østlandet og Sørlandet er svært like hverandre. Forskjellene mellom populasjonene øker nordover langs vestlandskysten. Dette stemmer godt overens når vi undersøker parvise forskjeller mellom populasjonene. På Vestlandet er det Mjølvaotn, Åsane og Rønset som skiller seg mest ut. Mest genetisk egenartet er Hindrum i Nord-Trøndelag.

Hos skogtrær som produserer mye frø og pollen, er det meste av den genetiske variasjonen til stede innad i populasjonene. Slik er det også hos ask. Sett under ett forklares 5 % av variasjonen i datasettet (på europeisk skala) ut fra forskjeller mellom populasjonene.

GENETISK VARIASJON I ASK AVTAR NORDOVER

Undersøker vi sammenhengen mellom genetisk variasjon målt som allelisk rikhet og breddegrad (Figur 5), ser vi at den genetiske variasjonen stort sett blir opprettholdt gjennom Europa, mens den faller bratt nordover i Norge. Jo lengre nord vi kommer, jo mindre variasjon har askepopulasjonene.

HVORDAN KAN VI FORKLARE DISSE GENETISKE MØNSTRENE?

Asken i Norge har trolig sin opprinnelse i istidsrefugier i Sørøst-Europa. Fra Sørøst-Europa fulgte asken trolig en østlig spredningsvei nordover til Sverige og videre til Norge. Mens den genetiske variasjonen ble opp-

rettholdt langs spredningsveiene gjennom Europa, gikk mye av askens genetiske variasjon tapt på veien nordover langs vestlandskysten. Askens utbredelse langs kysten er relativt smal og oppdelt av fjorder og fjell. Spredningsfronten har trolig bestått av få trær som etablerte seg i fragmenterte populasjoner langs kysten. Når populasjonene er små får tilfeldige hendelser også en mye større påvirkning enn når populasjonene er større, eller bundet sammen av genflyt. Dette reflekteres i større genetiske forskjeller lengst nord sammenlignet med Østlandet og Sørlandet. Selv om variasjonen stupte bratt nordover, kunne vi ikke påvise noe innavl i populasjonene.

Populasjonen i Hindrum i Nord-Trøndelag er en egen genetisk gruppe, samtidig har den minst genetisk variasjon. Sannsynligvis har denne populasjonen blitt etablert på bakgrunn av en eller få langdistansespredninger. Et annet alternativ er at den kan være en rest etter en tidlig lauvskog i området. Pollenfossiler viser at det i de sentrale delene av Den skandinaviske fjellkjeden har vokst hassel, alm og svartor der, like etter at isen trakk seg tilbake (Giesecke 2005). Det er også funnet 7500-6000 år gamle pollenfossiler av ask ikke så langt fra Nord-Trøndelag (Brewer m.fl. 2016). Hvorvidt denne tidlige skogen har kommet sørfra, eller f.eks. østfra, veit vi ikke. Vi kan ikke utelukke at asken i Hindrum kan ha blitt brakt dit med mennesker, men dette er lite trolig siden det i området er spor etter ask i de tidlige pollenfossilene.

HVA BETYR DISSE RESULTATENE, OG HVORFOR ER DE NYTTIGE FOR FORVALTNINGEN?

I Europa har vi tydelige genetiske grupper av ask. Askeskuddsjuken rammer hardt over hele Europa, og det er ingenting som tyder på at noen av gruppene er mindre hardt rammet. Sjukdommen vil fortsatt føre til omfattende askedød, og forvaltningen må ta utgangspunkt i det genetiske materialet som finnes i dagens askepopulasjoner. I motsetning til Danmark, Sverige og Litauen, har vi ingen program for foredling av frisk ask i Norge. Hvis man ønsker å bevare den genetiske sammensetningen som er naturlig til stede i ask, er det naturlig å vurdere svensk materiale som er mest likt det norske. Vekstrytmen kan derimot være varierende og bør testes før man eventuelt bruker plantene.

Andre steder i Europa har så mye som 80-85 % av trærne dødd, noen steder har hele askeskoger blitt utradert. Samtidig veit vi fra studier i Danmark at motstandsdyktigheten mot sjukdommen er arvelig (McKinney m.fl. 2014). Det er derfor svært viktig å bevare friske trær og avkommet fra friske trær. Den

lave genetiske variasjonen i nord kan bety at de også har mindre variasjon i gener knyttet til resistens. Om dette kan medføre større dødelighet nordover veit vi ikke. Trolig spiller miljøforholdene og sjukdomstrykket også en viktig rolle.

Mye av den genetiske variasjonen finnes innen askepopulasjonene, og selv i små askepopulasjoner vil det være betydelig genetisk variasjon. Som et ledd i genressursbevaring og identifisering av motstandsdyktig materiale har vi samlet inn frø fra til sammen 41 friske trær fra åtte forskjellige lokaliteter. Vi har valgt å spre innsamlingen over flere populasjoner og regioner for å dekke genetiske forskjeller og klimavariasjon: Norderås og Nordre Pollen i Akershus, Fjugstad og Fevang i Vestfold, Urfjell i Aust-Agder, Baustad i Rogaland, Askvik i Hordaland og Hindrum i Nord-Trøndelag, seks av disse lokalitetene er fra overvåkingsflatene beskrevet i NIBIO POP «Resultater fra overvåking av askeskuddsjuke – de unge faller fra, de gamle takler det bedre». Frøene skal dyrkes opp og vekstrytmen registreres. Om noen år når det har blitt enda tydeligere hvilke trær som har holdt seg friske over lang tid, er det ønskelig å supplere innsamlingen med frø fra flere trær per populasjon og fra flere områder.

Langtidstilpasning til kort vekstsesong og lave vintertemperaturer gjør at den genetiske sammensetningen hos ask i Norge trolig er ganske unik og veltilpasset norsk klima. Det er derfor svært viktig å bevare norske askepopulasjoner og fortsette tiltakene med å identifisere friske trær som kan inngå i arbeidet med å identifisere motstandsdyktige materialer.

REFERANSER

Brewer, S., Giesecke, T., Davis, B.A.S., Finsinger, W., Wolters, S., Binney, H., de Beaulieu, J-L., Fyfe, R., Gil-Romera, G., Kühl, N., Kuneš, P., Leydet, M., Bradshaw, R.H. 2016. Late-glacial and Holocene European pollen data. *Journal of Maps*: 1-8.

Giesecke, T. 2005. Holocene forest development in the central Scandes Mountains, Sweden. *Vegetation History and Archaeobotany*, 14: 133-147.

Heuertz, M., Fineschi, S., Anzidei, M., Pastorelli, R., Salvini, D., Paule, L., Frascaria-Lacoste, N., Hardy, O.J., Vekemans, X., Vendramin, G.G. 2004a. Chloroplast DNA variation and postglacial recolonization of common ash (*Fraxinus excelsior* L.) in Europe. *Molecular Ecology*, 13: 3437-3452.

Heuertz, M., Hausman, J.F., Hardy, O.J., Vendramin, G.G., Frascaria-Lacoste, N., Vekemans, X. 2004b. Nuclear microsatellites reveal contrasting patterns of genetic structure between western and southeastern European populations of the common ash (*Fraxinus excelsior* L.). *Evolution*, 58: 976-988.

Lid J. Lid D.T. 2005. *Norsk Flora. 7 utg redigert av Reidar Elven*. Oslo: Det Norske Samlaget.

McKinney, L.V., Nielsen, L.R., Collinge, D.B., Thomsen, I.M., Hansen, J.K., Kjaer, E.D. 2014. The ash dieback crisis: genetic variation in resistance can prove a long-term solution. *Plant Pathology*, 63: 485-499.

Tollefsrud, M.M., Myking, T., Sønstebo, J.H., Lygis, V., Hietala, A.M., Heuertz, M. 2016. Genetic structure in the northern range margins of common ash, *Fraxinus excelsior* L. *PLOS ONE*, 11: e0167104.

Denne NIBIO POP er ett av seks faktaark om ask og askeskuddsjuke i prosjektet «Faktaark om bevaring og forvaltning av ask i Norge i lys av trusselen fra askeskuddsjuke» finansiert av Norsk genressurscenter og Landbruksdirektoratet. Kunnskapen er blant annet ervervet gjennom prosjektene «Registrering av askeskuddsjuke på ask (*Fraxinus excelsior*) i Norge» finansiert av Norsk genressurscenter og «Ash dieback in Norway – causes, impact and control» finansiert av Norges forskningsråd og «Skogskadeovervåkingen i Norge» finansiert av Landbruks- og matdepartementet, og deltagelse i COST-aksjonen «FP1103 - FRAXBACK».



NIBIO
NORSK INSTITUTT FOR
BIOØKONOMI

NORSK
GENRESSURSSENTER
genressurset.no



FORFATTERE:

Mari Mette Tollefsrud (mari.mette.tollefsrud@nibio.no) og Tor Myking (tor.myking@nibio.no).
Avdeling Skoggenetikk og biomangfold.