

## 7. GENETYKA

MACIEJ GIERTYCH

### 7.1. PRACE SELEKCYJNE

Prace selekcyjno-genetyczne nad europejskimi gatunkami wiązów mają ścisły związek z ochroną zasobów tych gatunków w obliczu trwającej od lat 20. XX w. epidemii holenderskiej choroby wiązów wywoływanej przez grzyba *Ophiostoma ulmi*, a od 1960 r. jego bardziej wirulentną formę – *O. novo-ulmi* (patrz rozdz. 8). Wszystkie europejskie gatunki wiązów są podatne na tę chorobę, choć w zróżnicowanym stopniu (MITTEMPERGHER i SANTINI 2000). Początkowo próbowano opanować epidemię przez wycinanie chorych drzew (ZILLIG 1942). Obecnie jednak z jednej strony tworzy się rezerваты przyrody, gdzie drzewa tych gatunków jeszcze występują w większej liczbie, a z drugiej poszukuje się osobników wykazujących się odpornością na tę chorobę.

Selekcja drzew odznaczających się wysoką jakością pnia czy innymi walorami hodowlanymi praktycznie nie istnieje. Gdy mowa o drzewach doborowych czy drzewostanach nasiennych wiązów, to chodzi głównie o osobniki i populacje w miarę odporne na holenderską chorobę. Częściej niż o plantacjach nasiennych mówi się o plantacjach klonowych zakładanych w celu ochrony *ex situ* wybranych osobników (COLLIN i in. 2004; ERIKSSON 2001).

Rejestr drzew doborowych w Polsce zawiera 56 egzemplarzy *Ulmus laevis*, wszystkie z białostockiej Regionalnej Dyrekcji Lasów Państwowych oraz 65 egzemplarzy *U. glabra*, z czego 61 z białostockiej, a tylko po 2 z lubelskiej i krośnieńskiej RDLP. W rejestrze Lasów Państwowych nie ma żadnego drzewostanu nasiennego wiązów, żadnej plantacji nasiennej (klonowej) ani plantacyjnej uprawy nasiennej (rodowej) tych gatunków (niepublikowane dane J. MATRASA).

W Bułgarii wybrano 60 drzew doborowych wiązków i zabezpieczono 6 drzewostanów nasiennych. Ochronę *ex situ* rozpoczęto poprzez klonowanie (rozmnażanie wegetatywne) wybranych drzew (STOYANOV 2004).

Na Słowacji wybrano pewną liczbę drzew doborowych *U. glabra*, a z zebranych z nich nasion z wolnego zapylenia założono doświadczenie rodowe. W 2004 r. rody te miały już 18 lat (BIROŠČIKOVÁ i in. 2004). Istnieją też plantacje z potomstwami drzew doborowych wszystkich trzech gatunków, w tym najbardziej obiecujące z *U. laevis* ze względu na odporność nie tylko na *Ophiostoma ulmi*, ale również na zasolenie (GREGUSS 1996).

W Czechach rozważano możliwości genetycznej hodowli rodzimych gatunków wiązków odpornych na *Ophiostoma ulmi* (HYNEK i in. 1996).

W roku 2002 w Niemczech, w Nadrenii, istniały już klonowe plantacje nasienne *U. minor* i *U. glabra* w celu ochrony zasobów genowych tych gatunków, a szczepy do założenia takiej plantacji dla *U. laevis* znajdowały się w szkółce (MAURER i in. 2002). Podobne prace nad tymi samymi gatunkami prowadzone były w Westfalii (SCHMITT i SCHULZE 1994) i w Hesji (PIPER 1981).

W Austrii istnieje program ochrony zasobów genowych wiązków, szczególnie ginącego *U. minor*, poprzez wyszukiwanie pozostałych przy życiu drzew, tworzenie rezerwatów dla ich ochrony, zakładanie klonowych plantacji nasiennych i powierzchni z potomstwem wybranych drzew (MÜLLER 1996).

W Wielkiej Brytanii zaobserwowano, że stopień porażenia wiązków przez *O. ulmi* ma związek ze zmiennością morfologiczną. Populacja *U. procera*, gatunku wiązki spokrewnionego z *U. minor* (patrz rozdz. 2), jest bardzo mało zmienna w morfologii liści i przypuszczalnie pochodzi z wegetatywnego mnożenia jednego osobnika. Drzewa tego gatunku są silnie porażane i nie wykazują zmienności, pozwalającej na selekcję form odpornych. Natomiast w populacji uważanej ze względu na morfologię liści za mieszańcową między *U. minor* i *U. glabra* stopień porażenia jest zróżnicowany, stąd też istnieją możliwości selekcyjne (JEFFERS 1972).

W Hiszpanii założono plantację klonową 25 wybranych osobników *U. minor* (LOPEZ-ALMANSA i GIL 2003).

We Francji i we Włoszech (w ramach programu Unii Europejskiej) założono bank klonów w oparciu o dokonaną w tych krajach selekcję *U. glabra* i *U. minor* i porównuje się je z holenderskimi odmianami handlowymi 'Commelin' i 'Lobel' (SANTINI i in. 2002). We Florencji powstała kolekcja 8 populacji mieszańcowych o większym stopniu odporności na *O. ulmi* (MITTEMPERGER i in. 1998).

W USA testowano obce gatunki wiązków, w tym europejskie, które mogłyby ewentualnie zastąpić rodzimy *U. americana* dziesiątkowany przez *O. ulmi*.

Uznano, że z europejskich tylko *U. minor* może być przydatny, i to jedynie niektóre jego egzemplarze (LONG 1972).

W kilku krajach, po dobraniu w miarę odpornych klonów *U. minor* i *U. glabra*, podjęto już decyzje o zakładaniu na ich bazie plantacji nasiennych oraz o objęciu ochroną niektórych populacji *U. laevis*. Wybrane osobniki są identyfikowane molekularnie. 444 klony zostały objęte ochroną za pomocą krioprezerwacji polegającej na zamrażaniu śpiących pąków w ciekłym azocie. Jest to wspólny program 17 instytucji z 9 krajów zachodnioeuropejskich (COLLIN i in. 2004). Ochrona poprzez krioprezerwację brana jest pod uwagę ze względu na niebezpieczeństwo utraty wszystkich zasobów ginących gatunków, w tym *U. minor*, *U. glabra* i *U. laevis*. Po rozmnożeniu i położeniu na pożywkach *in vitro* pąki *U. minor* i *U. laevis* wracają do aktywności i tworzą roślinki nadające się do przeniesienia w grunt (patrz rozdz. 5), natomiast pąki *U. glabra* wymagają wpiętych mikroszczepienia na już aktywne podkładowki. Metoda ta jest tańsza niż ochrona za pomocą plantacji klonowych (HARVENGT i DUMAS 2003; HARVENGT i in. 2004).

W Holandii od wielu lat prowadzi się hodowlę form odpornych na *Ophiostoma ulmi* i co jakiś czas wprowadza się na rynek nowe klony różnego pochodzenia o zwiększonej odporności. Jeden z nich, *Ulmus* × *hollandica* 'Commelin', który jest mieszańcem wiązu HUNTINGDONA (*U. minor* × *U. glabra*) z *U. minor*, został udostępniony jedynie ze względu na formę pnia, nie różni się bowiem odpornością od wiązu pierwszego z rodziców (HEYBROEK 1961). Inny klon, *U. ×hollandica* 'Groeneveld', ma nie tylko wysoką odporność na *O. ulmi*, ale także prostą, zgrabną i gęstą koronę i wysoką odporność na przymrozki i wiatry (HEYBROEK 1963). W celu zwiększenia różnorodności udostępniono też szkółkarzom klony 'Lobel', 'Dodoens' i 'Plantyn' będące mieszańcami wiązów holenderskich z *U. wallichiana*, nie w pełni odporne na nowe szczepy *O. ulmi* (nie mniej niż 'Groeneveld'), ale mające dobrą formę pnia i korony, wysoką odporność na wiatr oraz duże przyrosty (HEYBROEK 1976b).

Na suchych stepach południowo-wschodniej Rosji (Wołgograd, Rostov, Astrachań, Kałmucka Autonomiczna Republika), na ginących starych pasach ochronnych wybierano zdrowe drzewa *U. minor*, *U. pumila* i ich mieszańce pod kątem ewentualnej przydatności do nasadzeń na pasach ochronnych w terenie stepowym i półpustynnym. Z 61 wybranych drzew aż 51 uznano za doborowe (MATTIS i MUKHAEV 1979). Podobnie na stepach Ałtaju na starych pasach ochronnych wybierano drzewa *U. laevis* odporne na suszę i wysokie zasolenie gleby (KOSNIKOVA 1980).

W Niemczech zauważono, że u *U. glabra*, po szczepieniu na styku zrazu i podkładki, utrzymuje się różnica w kolorze drewna, co świadczy, że cecha ta ma charakter genetyczny, a nie nabyty (CONRAD 1977).

W podsumowaniu stwierdzić wypada, że prace genetyczno-hodowlane nad wiązami dotyczą odporności na holenderską chorobę wiązów i tylko wyjątkowo innych cech.

## 7.2. KARIOTYP

Diploidalna liczba chromosomów wiązów to 28 (DARLINGTON i WYLIE 1955), chociaż u *Ulmus glabra* zdarzają się triploidy i tetraploidy, o liczbach chromosomów odpowiednio 42 i 56 (EHRENBERG 1948). Stała liczba 28 chromosomów dotyczy też naturalnych mieszańców między *U. pumila* a *U. minor* nad dolną Wołgą (CHERNYAVSKAYA 1979). Wśród trzygatunkowych mieszańców obejmujących *U. minor* zaobserwowano aneuploida z 39 chromosomami. Występowała tam mejoza, ale do normalnego kwitnienia nie dochodziło (SANTAMOUR 1989). Na haploidalny kariotyp *U. minor* składa się 11 chromosomów o jednakowych rozmiarach, jeden nieco dłuższy, jeden krótszy oraz jeden z satelitą (GRUDZINSKAJA i ZAHAR'EVA 1967). W okolicy Bańskiej Szczawnicy na Słowacji mejoza u omawianych trzech gatunków następuje na wiosnę zaraz po pojawieniu się temperatur powyżej 0°C, chociaż u jednego drzewa *U. minor* wystąpiła już jesienią (GREGUSS 1968).

## 7.3. MIESZAŃCE SPOTYKANE W PRZYRODZIE

Naturalne mieszańce między *U. minor* i *U. pumila* obserwowano nad dolną Wołgą (CHERNYAVSKAYA 1979; MATTIS i MUKHAEV 1979; KNYAZEVA 1986). Po sprowadzeniu *U. pumila* do celów ogrodniczych na Półwysep Iberyjski powstały jego spontaniczne mieszańce z rodzimym *U. minor* (COGOLLUDO-AUGUSTIN 2000). Takie mieszańce występują też w środkowych i północnych Włoszech (PANCALDI i in. 1992; HEIMLER i in. 1993). Wykorzystywano je do badań nad mikropropagacją wiązów (DIEZ i GIL 2004) i nad odpornością po inokulacji grzybem *Ophiostoma novo-ulmi* (SANTINI i in. 2005).

Szerokie badania naturalnej zmienności u wiązów w Anglii, Francji, Hiszpanii i na Bałkanach wykazały, że naturalne mieszańce *U. glabra* i *U. minor* występują powszechnie i wykazują ogromną zmienność, co uniemożliwia wy-

znaczenie wyraźnej granicy między nimi a *U. minor* (RICHENS 1959, 1961a, b, 1967; JEFFERS i RICHENS 1970; JEFFERS 1972, 1999; RICHENS i JEFFERS 1975, 1978, 1985, PARCE i RICHENS 1977; BORLEA 2004). Naturalne mieszańce *U. glabra* i *U. minor* pojawiają się też i są uprawiane w północno-wschodnich Niemczech (ENDTMANN 1967).

Występujący w Holandii (KRITHE i WENT 1939; HEYBROEK 1966) i we Francji *U. ×hollandica* uważany jest za naturalnego mieszańca *U. minor* × *U. glabra*. Nie jest on bardziej heterozygotyczny niż populacje rodzicielskie, co wskazuje na częste krzyżowanie wsteczne (MACHON i in. 1997). *U. ×hollandica* opisano z jugosłowiańskiej Macedonii (POPOVSKI 1970); znany jest też w uprawach w Szwecji. W tym kraju jest w pełni płodny, podczas gdy lokalnie powstały naturalny mieszaniec *U. minor* × *U. glabra* jest sterylny (NILSSON 1980).

W Anglii występują naturalne mieszańce *U. minor* i *U. procera* (RICHENS 1961a, 1967), co nie budzi zdziwienia, bowiem *U. procera* bywa traktowany bądź to jako odrębny takson, bądź jako odmiana *U. minor* var. *vulgaris* (RICHENS i JEFFERS 1985). Ogólnie można stwierdzić, że *U. minor* i *U. glabra* często tworzą roje mieszańcowe, jeśli tylko występują razem.

Naturalne mieszańce *U. canescens* × *U. minor* rosną w okolicach Palermo na Sycylii (CRISTINA i in. 1999), co również nie budzi zdziwienia, bowiem *U. canescens* traktowany jest często jako podgatunek *U. minor* subsp. *canescens* (patrz rozdz. 2).

Ocenia się, że duża liczba naturalnych form *U. minor* w Europie jest konsekwencją sprowadzania obcych gatunków dla celów ogrodniczych oraz ich hybrydyzacji i introgresji z naturalnymi gatunkami wiązów (HEYBROEK 1976a).

## 7.4. HYBRYDYZACJA

Próby sztucznego krzyżowania gatunków wiązów zestawiono w tabeli 1.

*U. ×hollandica* to naturalny mieszaniec *U. minor* i *U. glabra*. Tak więc jego skuteczne zapylenie pyłkiem *U. minor* i *U. glabra* to w rzeczywistości krzyżówki wsteczne (BRITWUM 1961; HEYBROEK 1961; MITTEMPERGHER i PORTA 1991; JOUIRA i in. 1998). Podobnie trzeba zakwalifikować *U. glabra* × (*U. ×hollandica* × *U. minor*) (TOWNSEND 1975).

W swoim zestawieniu TOWNSEND (1975) wspomina jeszcze mieszańce *U. laevis* i *U. glabra* z *U. bergmaniana* oraz *U. minor* z *U. laciniifolia*, *U. wilsoniana* i *U. procera*. Nie podaje dla nich jednak kierunku krzyżowania (który gatunek jest dawcą, a który biorcą pyłku) ani odnośnika literaturowego,

Tabela 1

## Kontrolowane krzyżowanie wiązków

<i>U. laevis</i> jako matka	<i>U. laevis</i> jako ojciec	Literatura
<i>U. villosa</i> *	<i>U. ×hollandica</i>	BRITWUM 1961
	<i>U. parviflora</i> , <i>U. japonica</i> ,	MITTEMPERGHER i PORTA
	<i>U. glabra</i>	1991
	<i>U. minor</i>	KLOTSCH 1854
	<i>U. parviflora</i>	SANTAMOUR 1972
	<i>U. americana</i>	SAX 1933
<i>U. pumila</i> , <i>U. thomasi</i>		HANS 1981
<i>U. minor</i> jako matka	<i>U. minor</i> jako ojciec	
<i>U. glabra</i>	<i>U. pumila</i>	CHERNYAVSKAYA 1979, GOIDANICH i AZZAROLI 1939
	<i>U. pumila</i> , <i>U. parviflora</i> ,	MITTEMPERGHER i PORTA
	<i>U. japonica</i>	1991
	<i>U. pumila</i> , <i>U. glabra</i>	DIEZ i GIL 1998
	<i>U. pumila</i> , <i>U. parviflora</i> ,	<i>U. wallichiana</i> , <i>U. rubra</i> ,
	<i>U. rubra</i> , <i>U. minor</i> ;	<i>U. glabra</i> , <i>U. pumila</i> ,
	<i>U. glabra</i> ,	<i>U. parviflora</i>
	<i>U. pumila</i> , <i>U. glabra</i>	MARTIN-BENITO i in. 2005
	<i>U. parviflora</i>	SPONGBERG 1991, SANTAMOUR 1972, 1989; TOWNSEND 1991
	<i>U. pumila</i>	MARTIN i in. 2007
<i>U. japonica</i> , <i>U. wallichiana</i>	WENT 1946	
<i>U. laevis</i>	KLOTSCH 1854	
<i>U. glabra</i>	HANS 1981	
<i>U. glabra</i> jako matka	<i>U. glabra</i> jako ojciec	
<i>U. minor</i>	<i>U. pumila</i>	GOIDANICH i AZZAROLI 1939 BRITWUM 1961; HEYBROEK 1963
	<i>U. rubra</i> , <i>U. minor</i> ,	TOWNSEND 1975, 1979
<i>U. japonica</i> , <i>U. parviflora</i> ,	<i>U. pumila</i> , <i>U. parviflora</i>	
<i>U. rubra</i> , <i>U. minor</i> ;	<i>U. wallichiana</i> , <i>U. minor</i>	DIEZ i GIL 1998
<i>U. pumila</i> ,		MENSUALI-SODI i in. 1998; WENT 1955
<i>U. wallichiana</i>		
<i>U. parviflora</i> , <i>U. japonica</i> ,	<i>U. parviflora</i> , <i>U. japonica</i> ,	MITTEMPERGHER i PORTA
<i>U. wilsoniana</i> , <i>U. elliptica</i> ,	<i>U. wilsoniana</i> , <i>U. elliptica</i> ,	1991
<i>U. chenmoui</i> , <i>U. laevis</i> ,	<i>U. minor</i> , <i>U. pumila</i>	
<i>U. villosa</i>		

<i>U. rubra</i>	<i>U. rubra</i> , <i>U. procera</i> , <i>U. minor</i> <i>U. lacinata</i>	HANS 1981
<i>U. hollandica</i> jako matka	<i>U. hollandica</i> jako ojciec	
<i>U. americana</i> ** <i>, U. laevis</i> ** <i>, U. thomasi</i> ** <i>,</i>	<i>U. japonica</i>	BRITWUM 1961

\*Uzyskano siewki, ale w pierwszym roku obumarły, \*\* uzyskano nasiona, ale nie skielkowały.

powołując się jedynie na przeglądy odnotowane w dwóch niepublikowanych pracach doktorskich.

Istnieją też sztuczne mieszańce trzygatunkowe: *U. pumila* × *U. hollandica* (GIBBS i in. 1975), *U. pumila* × (*U. ×hollandica* × *U. minor*) (HALL 1986), *U. pumila* × (*U. wallichiana* × *U. minor*) (TOWNSEND 1975), *U. glabra* × (*U. wallichiana* × *U. minor*) (TOWNSEND 1975), (*U. wallichiana* × *U. minor*) × *U. glabra* (TOWNSEND 1975), (*U. glabra* × *U. wallichiana*) × *U. minor* (SANTINI i in. 2002), (*U. glabra* × *U. minor*) × *U. pumila* (BARTOLINI i in. 1997) oraz (*U. minor* × *U. glabra*) × (*U. wallichiana* × *U. glabra*) (DIEZ i GIL 1998) czy *U. wallichiana* × (*U. glabra* × *U. minor*) (HEYBROEK 1976b).

Uzyskano także czterogatunkowego mieszańca (*U. rubra* × *U. pumila*) × (*U. wallichiana* × *U. minor*) (TOWNSEND 1975).

Natomiast nie udało się zapłodnić tetraploidalnego *U. americana* pyłkiem *U. minor* i *U. laevis* z powodu inhibicji jego kiełkowania czy wzrostu łagiewki pyłkowej na znamieniu (AGER i GURIES 1982). Dotyczy to też prób z pyłkiem innych gatunków diploidalnych (HANS 1981). W ramach rozległych badań w Delaware, USA (TOWNSEND 1975), próbowano bez skutku zapylić *U. laevis* pyłkiem *U. rubra*, *U. glabra*, *U. japonica* i *U. parviflora* oraz odwrotnie *U. rubra*, *U. glabra* i *U. japonica* pyłkiem *U. laevis*. Podobne trudności odnotowano w pracach MITTEMPERGHIER i PORTA (1991). Bez skutku próbowano zapylić *U. laevis* pyłkiem *U. minor*, *U. japonica*, *U. wilsoniana*, *U. chenmoui*, *U. glabra*, *U. pumila*, *U. elliptica* i *U. parviflora*. Także bez skutku zapyłano pyłkiem *U. laevis* następujące wiązy: *U. minor*, *U. chenmoui*, *U. ×hollandica* i *U. pumila*. Również HANS (1981) nie uzyskał mieszańców po zapyleniu *U. laevis* pyłkiem *U. lacinata* i *U. rubra* ani po użyciu pyłku *U. laevis* na kwiatach *U. glabra*. Brak sukcesu przy krzyżowaniach z udziałem *U. minor* i *U. glabra* też się zdarzał, ale zdecydowanie rzadziej, co wskazuje na dość silną barierę genetyczną między *U. laevis* a innymi gatunkami tego rodzaju. Jak zgodnie podkreślają omawiani powyżej autorzy, zdolność do krzyżowania nie ma związku z podziałami systematycznymi na sekcje w ramach rodzaju *Ulmus* (porównaj rozdz. 2).

## 7.5. SAMOZAPYLENIE

Wiązy są na ogół samosterylne (TOWNSEND 1975). BRITWUM (1961) nie uzyskał nasion przy samozapłodnieniu 9 drzew, w tym *U. ×hollandica* i *U. glabra*. Obserwowane liczne albinosy wśród siewek pod pojedynczym drzewem *U. glabra* (ewentualnie formą *U. ×hollandica*) rosnącym na terenie Uniwersytetu Harvarda, występujące w proporcji 1 albinos na 3 zielone, sugeruje, że siewki te powstały z samozapylenia oraz że drzewo to jest heterozygotyczne pod względem jednego allelu blokującego syntezę chlorofilu (CHASE 1968).

Częste występowanie pustych owoców u populacji *U. minor* w Hiszpanii, w sytuacji gdy na powierzchni sztucznej (banku klonów) pojawiają się dużo rzadziej, sugeruje, że ta partenokarpia pojawia się po samozapyleniu (LOPEZ-ALMANSA i GIL 2003). Częste mnożenie wegetatywne przez odrośla może powodować, że całe populacje *U. minor* to w rzeczywistości jeden osobnik i wzajemne zapylenia to efektywne samozapylenia dające puste nasiona (LOPEZ-ALMANSA i in. 2003).

TOWNSEND (1975) próbował samozapylenia u 10 gatunków. Tylko u *U. pumila* uzyskał nieco więcej siewek. U *U. glabra*, po zapłodnieniu prawie 2 tysięcy kwiatów, uzyskał tylko 10 siewek. U *U. laevis* i *U. minor* na odpowiednio 552 i 1260 samozapylnych kwiatów nie uzyskał siewek w ogóle. TUCOVIC i JOVANOVIC (1967) otrzymali trochę nasion i siewek po samozapyleniu *U. laevis*, ale nasiona te były kiepskiej jakości, a siewki o słabym wzroście. Natomiast HANS (1981) uzyskał nasiona po samozapyleniu u *U. minor*, *U. glabra* i *U. laevis*, i to w większych ilościach niż przy krzyżowym zapyleniu w ramach tego samego gatunku, co tłumaczy uszkodzeniami w trakcie usuwania pręcików w kwiatach (demaskulinizacji kwiatów). Uzyskał on również potomstwo po samozapyleniu znanych odmian ogrodniczych *U. minor* 'Pendula', *U. glabra* 'Nana', *U. ×hollandica* 'Belgica' i *U. ×hollandica* 'Major'. MITTEMPERGER i PORTA (1991) uzyskały potomstwo po samozapyleniu u *U. minor* i *U. glabra*, ale nie u *U. laevis*.

Zróżnicowanie zakresu samosterylności w dużym stopniu zależy od osobnika (MITTEMPERGER i PORTA 1991).

Wiązy są w zasadzie dwupłciowe, stąd samozapylenie jest możliwe. W pewnym drzewostanie *U. minor* koło Madrytu zaobserwowano jednak istnienie drzew efektywnie tylko męskich, i to liczniejszych niż normalne obupłciowe. Te ostatnie były bardziej zróżnicowane genetycznie (MARTIN i in. 2006).



## 7.6. ZMIENNOŚĆ PROWENIENCYJNA I RODOWA

Klasyczny i bardzo szczegółowy przegląd starych doświadczeń proveniencyjnych w Europie (KALELA 1937/38) nie wspomina ani jednej powierzchni testującej gatunki wiązów. Jak wynika z danych „Forestry Abstracts” (funkcjonujących od roku 1939), doświadczeń proveniencyjnych z omawianymi gatunkami wiązów nie zakładano nigdzie.

Doświadczeń rodowych obejmujących parę pochodzeń, a więc i zarazem proveniencyjnych jest kilka. Koło Uppsali (Szwecja) założono takie doświadczenie z *U. laevis* obejmujące pięć populacji, dwie z Niemiec (znad rzek Muldy i Łaby) i po jednej z Francji (Garrone), Szwecji (Öland) i Rosji (Moskwa), a w ramach każdej populacji jest pewna liczba (od 19 do 23) rodów z wolnego zapolenia. Obserwowano wzrost, grubość pnia oraz czas pędzenia wiosennego, zakładania pąków i gubienia liści. Populacje północne (z Rosji i Szwecji) wyraźnie różniły się od populacji południowych (z Niemiec i Francji) mniejszą liczbą uszkodzeń mrozowych, wcześniejszym opadaniem liści i wiązaniem pąków zimowych. Największą zmienność wewnątrzpopulacyjną obserwowano w populacjach niemieckich i szwedzkich, a najniższą we francuskiej.

Wzrost i odporność na uszkodzenia przymrozkowe były skorelowane z późnym terminem pędzenia wiosennego (WHITELEY i in. 2003). Jest to jedyne doświadczenie rodowe z europejskimi wiązami, na bazie którego otrzymano szacunek odziedziczalności niektórych cech. Przedstawiono je w tabeli 2.

Jak widać, najsilniej dziedziczona jest barwa kory i termin opadania liści. Wszystkie mierzone cechy przyrostowe na ogół mają podobną odziedziczalność. Populacje niemieckie dają dosyć zgodne wyniki, populacja rosyjska jest wyraźnie inna, podobnie jak francuska (najbardziej południowa). Nie zauważono także dużych różnic między latami, zarówno w cechach przyrostowych, jak i w sekwencji opadania liści.

Równolegle, na tym samym materiale, założono doświadczenie szklarniowe obejmujące potomstwo 8 drzew matecznych z 3 europejskich populacji *U. laevis* przez jeden sezon albo mocno podlewanych, albo trzymany w warunkach stresu wodnego (suszy). Mierzono wysokość siewek, czas zakładania pąków zimowych, końcową suchą masę siewek i morfologię liści. Wpływ warunków środowiska był niewielki i zmiany w uszeregowaniu rodów pod względem badanych cech minimalne, natomiast wysoce istotne były różnice między rodami i populacjami dla cech o znaczeniu adaptacyjnym oraz w niektórych cechach liści, i to zarówno dla całego doświadczenia, jak i osobno dla wa-

Tabela 2

Odziedziczalność ( $h^2$ ) niektórych cech siewek *Ulmus laevis* uzyskana z porównań rodowych w ramach pięciu populacji tego gatunku (WHITELEY i in. 2003)

Mierzone cechy	Populacja					
	Szwecja	Rosja	Niemcy	Niemcy	Francja	Średnia
Wys. 2 lata [cm]	0,26	0,06	0,20	0,33	0,25	0,22
Wys. 3 lata [cm]	0,65	0,03	0,22	0,25	0,00	0,23
Przyrost wys. [cm]	0,67	0,05	0,21	0,26	0,00	0,24
Grubość pnia [mm]	0,42	0,00	0,27	0,00	0,00	0,14
Liczba gałęzi	0,11	0,16	0,67	0,30	0,27	0,30
Cechy szacunkowe						
Pędzenie pąków	0,32	0,29	0,18	0,43	0,22	0,29
Wiązanie pąków	0,21	0,00	0,28	0,44	0,00	0,19
Opad liści 2 rok	0,40	0,48	0,26	0,65	0,34	0,43
Opad liści 3 rok	0,44	0,15	0,34	0,60	0,19	0,34
Szkody przymrozkowe	0,00	0,02	0,29	0,41	0,29	0,20
Barwa kory	0,57	0,69	0,70	0,58	0,49	0,61

riantów uwilgotnienia, co świadczy o istnieniu silnej addytywnej zmienności genetycznej (BLACK-SAMUELSSON i in. 2003).

Na Litwie założono doświadczenie rodowe dla wszystkich 3 gatunków (*U. laevis*, *U. glabra* i *U. minor*) obejmujące 82 rody z wolnego zapylenia z 8 pochodzeń (PETROKAS i PLIŪRA 2007). W wieku lat 6 oceniono potomstwo w doświadczeniu polowym pod względem następujących cech: wysokość do ostatniego rozwidlenia, grubość pnia, pędzenie wiosenne pąków, opadanie liści, zamieranie gałązek. Posiadano też dane o wysokości siewek w wieku 2 lat. Dla pędzenia wiosennego komponent wariacji rodowej wynosił 28,9%, a dla wysokości 2-letnich siewek – 16,6%. Dla pozostałych cech zmienność rodowa okazała się nieistotna. Populacje mocno różniły się zakresem zmienności rodowej. Trzy populacje *U. glabra* (Trakai, Telšiai i Kėdainiai) charakteryzują się nieco lepszym wzrostem i pędzeniem wiosennym. Za najkorzystniejsze uważa się rody wcześniej pędzące i późno gubiące liście.

W różnych miejscach zgromadzono zbiory klonów czy też populacji wiązków w poszukiwaniu form odpornych na holenderską chorobę. Niektóre informacje pochodzące z tych doświadczeń są podobne jak z doświadczeń proveniencyjnych, gdyż świadczą o geograficznym zróżnicowaniu gatunku.

Na 3 powierzchniach (2 we Francji, 1 we Włoszech), gdzie rosną w celu ochrony zasobów genowych klony *U. minor* pochodzące z całej Europy, ob-

serwowano przez 3 lata fenologię pędzenia wiosennego. Na wszystkich powierzchniach i we wszystkich latach pękanie pąków i suma ciepła do tego potrzebna były zależne od szerokości geograficznej i wysokości nad poziomem morza terenu pochodzenia danego klonu. Różnice te malały w latach dłuższego okresu zimna na wiosnę. Do ruszenia na wiosnę północne i wysokogórskie klony potrzebują dłuższego chłodzenia niż południowe i nizinne (GHELARDINI i in. 2006). W innym doświadczeniu francuskim, testującym 200 klonów *U. minor*, *U. glabra*, ich mieszańców i *U. laevis*, pochodzących z naturalnych stanowisk, po sztucznym zakażeniu nie zauważono jakiegokolwiek zależności odporności od pochodzenia geograficznego (PINON i in. 2005).

W Norwegii w doświadczeniu laboratoryjnym hodowano siewki wielu gatunków, w tym *U. glabra*, pochodzących z różnych szerokości geograficznych (56°N, 63°N i z północnej granicy zasięgu danego gatunku) i poddawano je różnym warunkom fotoperiodycznym. Wzrost siewek na wysokość był zależny od stosowanego fotoperiodu i w tym zakresie testowane populacje różniły się, świadcząc o istnieniu ekotypów fotoperiodycznych w ramach tego gatunku (HABJOERG 1978).

W kolekcjach zgromadzonych na wschodzie Stanów Zjednoczonych zaobserwowano wyraźne różnice międzygatunkowe, ale znikome zróżnicowanie wewnątrzgatunkowe (proweniencyjne) pod względem 75 analizowanych cech morfologicznych. Tylko wielkość liści u *U. minor* wykazywała pewien trend geograficzny (LONG 1972).

We Włoszech (koło Florencji) testowano różne klonu *U. minor* pod względem odporności na *Ophiostoma novo-ulmi*. Klonu pochodzące z południa kraju okazały się odporniejsze od pochodzących z północy (SANTINI i in. 2005).

Podobne doświadczenia w Rumunii, na siewkach różnych proveniencji *U. minor*, wykazały wielką podatność tego gatunku na infekcję, ale w każdej z badanych proveniencji było trochę osobników odpornych. Brak jednak wyraźnej przewagi którejś ze stosowanych proveniencji w tym względzie (BORLEA 2004).

W Bułgarii istnieje program ochrony zasobów genowych wiązków poprzez zakładanie kolekcji klonów, rodów i plantacji eksperymentalnych (STOYANOV 2004). Jak na razie nie ma danych o zróżnicowaniu rodowym czy populacyjnym na tych powierzchniach.

Na Słowacji prowadzone jest doświadczenie rodowe porównujące rody z wolnego zapylenia drzew doborowych *U. glabra*. Z 15-letniego potomstwa pobrano materiał do kultur tkankowych, gdzie testowano metody indukcji pędów na kalusie. Potomstwa dwóch 70-letnich drzew doborowych zachowywały

się odmiennie od reszty, reagując korzystnie na podawanie niektórych odczynników. Wyhodowane mikropotomstwo bez problemów przeniesiono do gruntu i założono powierzchnię, na której będzie testowana odporności na holenderską chorobę wiązów (BIROŠČÍKOVÁ i in. 2004).

Na stepach Altaju, na starych pasach ochronnych posadzonych w latach 1938–1940, wybrano 23 egzemplarze *U. laevis* i pobrano z nich potomstwo, testując odporność na suszę i zasolenie gleb. Za potencjalnie przydatne do zbioru nasion i mnożenia wegetatywnego uznano 11 z nich (KOSNIKOVA 1980).

## 7.7. HODOWLA ODPORNOŚCIOWA

### 7.7.1. PRZECIWKO SZKODLIWYM OWADOM

Na Sycylii pojawił się problem z żukiem *Pyrrhalta luteola* (Coleoptera) żerującym na liściach wiązów. Badania porównawcze wykazały, że populacja mieszańcowa *U. canescens* × *U. minor* jest silnie uszkodzona i już w lipcu drzewa są pozbawione liści, podczas gdy populacja *U. minor* miała tylko 35% powierzchni liści uszkodzonych i opad liści następował w normalnym terminie (CRISTINA i in. 1999). W USA w testach laboratoryjnych wykazano, że owad ten preferuje liście *U. pumila* i *U. pumila* × (*U. ×hollandica* × *U. minor*) w porównaniu do liści *U. wilsoniana* i *U. parviflora* (HALL 1986).

Wektorami grafiozy najczęściej są ogłódki – korniki wiązów (*Scolytus* spp.), stąd też w hodowli drzew odpornych na *Ophiostoma ulmi* nie bez znaczenia są preferencje żerowe tych owadów (patrz rozdz. 8). Tu odgrywają rolę inne czynniki niż przy odporności na grzyby. Istotne są substancje chemiczne działające na odległość jako atraktanty lub repelenty dla ogłódków oraz walory smakowe tkanek. Wielokrotnie zauważono, że ogłódki chętniej żerują na *U. minor* niż na *U. laevis* czy *U. glabra* (PAJARES 2004). Analizy chemiczne kory *U. pumila*, *U. minor*, *U. glabra* i *U. laevis* wykazały, że pewne trójterpeny i sterole były do wyizolowania tylko z tych dwóch ostatnich gatunków. Substancje te mogą chronić przed ogłódkami (MARTIN-BENITO i in. 2005). Stare drzewa *U. laevis*, rzadziej atakowane przez ogłódki, częściej unikają porażenia przez *Ophiostoma ulmi* (MITTEMPERGER i in. 1998). Ekstrakty z kory 1–4-letnich drzewek *U. minor*, *U. laevis*, *U. glabra*, *U. pumila* i holenderskich mieszańców euroazjatyckich podawano dojrzałym osobnikom *Scolytus scolytus* w poliuretanie po dwa krążki agarowe na płytce Petriego. Ekstrakty z drzew *U. laevis* powodowały istotne zmniejszenie spożycia krążka niż z drzew *U. pumila*, *U. minor* czy

z mieszańców holenderskich. Podobnie ekstrakty ze wszystkich drzew *U. glabra* redukowały spożycie w porównaniu z ekstraktami *U. minor*. Ogłodek ten natomiast nie wykazywał preferencji, gdy miał do wyboru ekstrakty z *U. pumila* i *U. minor* lub holenderskich mieszańców i *U. minor*. Różnice wewnątrzgatunkowe zaobserwowano tylko u *U. minor*. Ekstrakty jednego z klonów tego gatunku ograniczały spożycie w porównaniu z pozostałymi. Ekstrakty z zamierającego drzewka *U. minor* powodowały większe spożycie niż ekstrakty ze zdrowych osobników. Również ekstrakty ze starszych gałązek były preferowane przez kornika (PAJARES i in. 2004).

W Stanach Zjednoczonych wyselekcjonowano odmianę ‘Frontier’ (*U. minor* × *U. parviflora*) jako odporną na *Ophiostoma ulmi*. Okazała się ona także odporna na *Xanthogaleruca luteola* żerującego na liściach (TOWNSEND i in. 1991).

### 7.7.2. PRZECIWKO HOLENDERSKIEJ CHOROBY WIĄZÓW

Prace genetyczno-hodowlane nad wiązami dotyczą w głównej mierze poszukiwania form odpornych na *Ophiostoma ulmi* – grzyba odpowiedzialnego za grafiozę, zwaną holenderską chorobą wiązków (patrz rozdz. 8).

Ponieważ choroba ta po raz pierwszy pojawiła się (lub została opisana) w Holandii, kraj ten trafił do jej nazwy. W Holandii też podjęto najintensywniejsze poszukiwania odporności na grafiozę. Po sztucznym zakażeniu siewek różnych gatunków wiązków najbardziej odporne osobniki znajdowano wśród mieszańców *U. minor* z *U. glabra* (KRIJTHE i WENT 1939; WENT 1948), które określane są jako *U. ×hollandica*. Nie stwierdzono związku między zmiennością morfologiczną a odpornością na grafiozę. Odporne formy znajdowano szczególnie wśród potomstwa jednego osobnika *U. glabra* nr 49 (WENT 1948) i jednego osobnika *U. minor* nr 62 (WENT 1955). Wiele z nich uzyskuje nazwy jako odmiany hodowlane (cv.). HEYBROEK (1976b) opisał trzy klony udoścępnione na rynek szkółkarski w roku 1975 pod nazwami ‘Lobel’, ‘Dodoens’ i ‘Plantyn’. Są to wybrane osobniki z pokolenia F2 mieszańców *U. wallichiana* i różnych naturalnych mieszańców *U. glabra* i *U. minor* (*U. ×hollandica*), które wykazały się zwiększoną odpornością na grafiozę, nie mniejszą niż klonu ‘Groeneveld’ (HEYBROEK 1976b).

We Włoszech wprowadzono na rynek klony wielogatunkowych mieszańców: ‘San Zanobi’ [(*U. glabra* ‘Exoniensis’ × *U. wallichiana* p39) × (*U. minor* × *U. minor* 28)] × *U. pumila* S.15 oraz ‘Plinio’ [(*U. glabra* ‘Exoniensis’ × *U. wallichiana* p39) × (*U. minor* × *U. minor* 28)] × *U. pumila* S.2. Są one wybrane ze względu na odporność na *Ophiostoma novo-ulmi*, szybki wzrost i dużą zdolność adaptacyjną

do środowiska (SANTINI i in. 2002). Na uprawie klonowej koło Florencji sztucznie szczepiono różne formy wiązków grzybem *Ophiostoma novo-ulmi*. Naturalne mieszańce *U. minor* i *U. pumila* okazały się najodporniejsze, a *U. glabra* najpodatniejszy. Było też duże zróżnicowanie odporności wśród klonów *U. minor*, a jeden był tak odporny jak odmiana holenderska ‘Lobel’ (SANTINI i in. 2005).

W Hiszpanii poddano analizie klony *U. minor*, *U. glabra*, *U. laevis*, *U. pumila* oraz mieszańce *U. minor* × *U. glabra* i *U. minor* × *U. pumila* wyselekcjonowane w 8 krajach w ramach ogólnoeuropejskiego programu ochrony zasobów wiązków. Rozmnożki wegetatywne 324 klonów infekowano różnymi szczepami *Ophiostoma novo-ulmi*. Więdnięcie koron i zamieranie obserwowano w rok po infekowaniu. I choć wyniki nie były klarowne, ponieważ choroba występowała także w blokach kontrolnych, zauważono istotne różnice między testowanymi klonami. Znalaziono 19 klonów, zdolnych do opanowania choroby, co rokuje nadzieję na utrzymanie tego rodzaju w europejskiej florze (SOLLA i in. 2005a).

We Francji poddano sztucznej infekcji bardzo wirulentnym szczepem *Ophiostoma novo-ulmi* 200 klonów wiązków (*U. minor*, *U. glabra*, ich mieszańce i *U. laevis*) pobranych z naturalnych stanowisk. Klony *U. glabra* okazały się najbardziej podatne. Zróżnicowanie wewnątrzgatunkowe było bardzo duże, szczególnie u *U. minor*. Również wśród klonów *U. laevis* były klony o dużej śmiertelności i takie, które potrafiły chorobę opanować. Żaden klon z naturalnych stanowisk nie dorównywał jednak w odporności najlepszym formom hodowlanym (cv. ‘Sapporo Autumn Gold’ i ‘Lutece Nanguen’), ale uznano, że mogą one być przydatne w dalszej pracy hodowlanej i do nasadzeń śródpolnych (PINON i in. 2005).

Na ogół stwierdza się, że na grafiozę odporne są *U. pumila* (GOIDANICH i AZZAROLI 1939; TOWNSEND 1971; HEIMLER i in. 1994) i *U. parviflora* (TOWNSEND 1971; GREGUSS 1976; HEIMLER i in. 1994). Tę odporność próbuje się przenieść poprzez hybrydyzację na wrażliwe gatunki, takie jak *U. minor* czy *U. glabra*. Takim odpornym mieszańcem jest cv. ‘Frontier’ (*U. minor* × *U. parviflora*) wyhodowany w USA (TOWNSEND 1991). Także w ramach *U. laevis* można znaleźć bardzo odporne osobniki (TOWNSEND 1971; MITTEMPERGHER i SANTINI 2000).

Zakres przenoszenia odporności na potomstwo bywa zróżnicowany i zależy od partnera płciowego (TOWNSEND 1979). Odporny osobnik *U. minor* nr 61, użyty jako ojciec, przekazywał więcej odporności potomstwu z matką *U. glabra* nr 19 niż odporny osobnik *U. glabra* nr 72 z tą samą matką. Gdy jednak matką był *U. pumila* nr 8, ci sami ojcowie z odwrotnym skutkiem przekazywali swoją odporność. Gdy *U. pumila* nr 8 służył jako matka, a *U. glabra* nr 72 jako ojciec, ten pierwszy przekazał o wiele więcej odporności potomstwu niż

w krzyżówce odwrotnej. *U. pumila* i *U. parviflora* w roli męskiej przekazują swoją odporność różnym klonom w podobnym zakresie, co w roli matecznej.

Osobniki odporne znajdowane w przyrodzie często otrzymują takie nazwy jak odmiany hodowlane przeznaczone do rozmnażania wegetatywnego. Do tych pierwszych należy egzemplarz *U. minor* 'Villagrappa 3' (GOIDANICH i AZZAROLI 1939). Autorzy ostrzegają jednak, by przy szczepieniu zapewnić odporną podkładkę, *U. pumila* lub *U. ×hollandica*. Inny przykład to *U. minor* 'Sarniensis', który jest ciekawy z tego tytułu, że choć ulega porażeniu, to jednak łatwo zdrowieje (GREGUSS 1976).

Po infekcji wiązków *U. minor*, *U. pumila* i *U. parviflora* grzybem *Ophiostoma ulmi* liście reagują z różną szybkością, po 1 do 8 dni. Na ogół zawartość flawonoidów w nich wzrasta, a kwasów fenolowych maleje w gatunkach odpornych (HEIMLER i in. 1994).

W Stanach Zjednoczonych hodowcy wiązków wyróżniają formy „lokalizujące” (utrzymujące porażenie *Ophiostoma ulmi* jedynie w pobliżu infekcji) i „nielokalizujące”, oczywiście preferując te pierwsze. Porównując rozmnożki wegetatywne *U. americana* i *U. laevis* form „lokalizujących” z „nielokalizującymi” po sztucznej infekcji szczepem T1037 *Ophiostoma ulmi*, uzyskano u obu gatunków duże różnice na korzyść tych pierwszych pod względem szybkości i zakresu rozchodzenia się choroby. Takich różnic nie zaobserwowano u rozmnożek jedno- i dwuletnich tych samych klonów, czyli zdolność „lokalizowania” choroby wzrasta z wiekiem (SINCLAIR i LARSEN 1980).

Odwrotny wynik otrzymano w Hiszpanii, poddając infekcji równocześnie 2-, 3-, 4-, 5-, 6- i 7-letnie klony *U. minor* i *U. minor* × *U. pumila*. Im starsze były klony, tym bardziej były porażone (SOLLA i in. 2005b).

W innej amerykańskiej hodowli (w Maryland) porównywano dwa wyselekcjonowane na odporność klony europejskie *U. minor* 'Gleditsch 51' i mieszańca *U. glabra* × (*U. wallichiana* × *U. minor*) z wyselekcjonowanymi klonami *U. americana*. Po sztucznym zakażeniu *Ophiostoma ulmi* i *O. novo-ulmi* europejskie klony wykazały odporność zbliżoną do najbardziej odpornych amerykańskich (TOWNSEND i in. 2005). W innym teście podobnie odporny był europejski mieszańiec 'Frontier' (*U. minor* × *U. parvifolia*) (TOWNSEND i DOUGLASS 2001).

Wyciek elektrolitu ze świeżych krążków liści wiązu odpornego (*U. parviflora*), pośredniego (*U. wilsoniana*) i podatnego (*U. minor*) na *Ophiostoma ulmi* po zastąpieniu wody filtratem z kultury tego grzyba był tym większy, im podatniejszy był wiąz. Metoda ta mogłaby służyć do testowania odporności, ale nie nadaje się do tego po zamrażaniu pobranych krążków (MEZZETTI i in. 1988).



Napromieniowanie nasion wiązków *U. minor* i *U. minor* × *U. pumila* ograniczyło kiełkowanie, ale nie miało wpływu na stopień porażenia siewek przez *Ophiostoma ulmi* (PANCALDI i in. 1992).

### 7.7.3. PRZECIWKO INNYM CHOROBYM

W Holandii zauważono, że formy *U. ×hollandica* wyselekcjonowane jako odporne na *Ophiostoma ulmi* są też odporniejsze po sztucznej infekcji grzybem *Nectria cinnabarina* (WENT 1948).

Pewien klon *U. laevis* wyselekcjonowany jako bardziej odporny na *Ophiostoma ulmi* (lokalizujący tę chorobę) okazał się także bardziej odporny na nekrozę miazgi powodowaną przez mikoplazmę (SINCLAIR i LARSEN 1980). Na klonach różnych odmian wiązków *U. glabra* × *minor* ‘Pioneer’, *U. minor* × *parvifolia* ‘Frontier’, *U. parvifolia* ‘Pathfinder’, *U. wilsoniana* ‘Prospector’, wielogatunkowe mieszańce ‘Homestead’ i ‘Patriot’ przyszczepiano pod korę kawałki kory *U. rubra* porażonej mikoplazmą. Tylko cv. ‘Homestead’ wykazywał odporność. U niego nekrozy powstałe w okolicy przyszczepu były wyraźnie ograniczone (SINCLAIR i in. 2000).

### 7.7.4. ZMIENNOŚĆ GENETYCZNA PATOGENÓW

Szczepy *Ophiostoma ulmi* miewają różną wirulencję. Od lat 20. XX w. wiadomo o związku tego grzyba z holenderską chorobą wiązków. W latach 60. pojawiła się nowa epidemia tej choroby wywołana odmianą *Ophiostoma novo-ulmi*, o większej wirulencji (MITTEMPERGER i SANTINI 2000). W obecnych pracach hodowlanych zwykle ją właśnie wykorzystuje się do testowania odporności. Stale odnotowuje się występowanie coraz bardziej wirulentnych odmian tego grzyba (MITTEMPERGER i in. 1996).

W Wielkiej Brytanii zaobserwowano dwa szczepy *O. novo-ulmi*, łagodny A i wirulentny B, które różnią się wzrostem i wyglądem na agarze oraz patogennością w testach na 5-letnich *U. procera* i 3-letnich *U. laevis*. W warunkach naturalnych te szczepy są izolowane i nie krzyżują się. Ich laboratoryjne krzyżówki były bardzo zróżnicowane morfologicznie, ale patogenność nie korelowała ze wzrostem. W ogóle była dużo poniżej średniej dla szczepów A i B. Na *U. laevis* szczepy o bardziej pierzastym wyglądzie były bardziej wirulentne (BRASIER i GIBBS 1976). Po pobraniu 278 prób tego grzyba z porażonych drzew *U. glabra* z terenu kaspijskiego Iranu z łatwością odróżniano dwa szczepy wirulentny od łagodniejszego. Ten pierwszy rósł szybciej w kulturach



agarowych i potwierdzono jego wirulentność po zakażeniu siewek *U. procera*. Pochodził z regionu Astasy aż po Chachkam, podczas gdy łagodniejszy – z Golestanu, prowincji położonej dalej na wschodzie Iranu. Autorzy sugerują, że szczep wirulentny dotarł z północy i że epidemia tej zarazy w Iranie ma związek z analogiczną w ZSRR (BRASIER i AFSHARPOUR 1979).

Filtraty z kultur dwóch różniących się patogenicznością szczepów *Ophiostoma ulmi* i *O. novo-ulmi* podawane do kultur tkankowych 4 genotypów wiązów (*U. minor*, *U. minor* × *U. pumila*, [*U. minor* × *U. glabra*] × [*U. wallichiana* × *U. glabra*], *Ulmus pumila*) ograniczały ich wzrost, ale korelacja między patogenicznością *in vivo* i *in vitro* była słaba, dyskwalifikując tę metodę jako test na odporność czy patogeniczność (DIEZ i GIL 1998). Podobnie maczanie pędów wiązów pochodzących z mikrorozmnażania w filtratach o różnym stopniu rozcieńczenia pozwoliło jedynie na wskazanie najbardziej wrażliwego genotypu ('Comelin') spośród 4 testowanych (*U. hollandica* 'Comelin', *U. americana*, *U. pumila* × *japonica* 'Sapporo gold 2', *U. minor*). Natomiast wskaźnik więdnięcia pędów korelował z wirulencją 6 testowanych szczepów patogena, z ich produkcją toksyny (ceratoulminy) i ze stężeniem filtratu. Najbardziej wirulentny okazał się najpóźniej izolowany (DORION i in. 1994).

Skrzyżowanie szczepów *Ophiostoma ulmi* typu A i B wyizolowanych z *U. americana* (Bedford. Mass. USA) i *U. minor* (Rotterdam, Holandia) dało populację mocno zróżnicowaną morfologicznie i w wirulencji przy testowaniu na drzewkach *U. ×hollandica* 'Belgica' (podatnej) i *U. minor* 'Christine Buisman' (odpornej) w szklarni. Natomiast krzyżówka szczepów A i B, gdy oba pochodziły z Holandii, była morfologicznie jednolita i nie różniła się w wirulencji przy testowaniu w szkółce na drzewkach *U. ×hollandica* 'Commelin' (względnie odporna), 'Belgica' i siewkach *U. americana* (podatne) (HOLMES 1965, 1967).

Testowanie odporności *U. minor* i *U. pumila* na szczep *Ophiostoma ulmi* i dwa szczepy *O. novo-ulmi* (amerykański i euroazjatycki) wykazało, że *U. pumila* był odporny na wszystkie szczepy, a *U. minor* tylko na szczep *O. ulmi*. Grzybnia szczepów przyrastała wewnątrz komórek i powodowała ich plazmolizę i nekrozę u obu gatunków wiązów, ale komórki *U. minor* miały większe uszkodzenia (SCALA i in. 1996).

## 7.8. GENETYKA MOLEKULARNA

Wielkość genomu mierzona zawartością DNA w jądrze u *U. minor* i *U. glabra* wykazała niewielkie zróżnicowanie wewnątrzgatunkowe. Odpowiednio dla tych

dwóch gatunków uzyskano wartości  $4,25 \pm 0,158$  i  $4,37 \pm 0,103$  pg/2C. W tym samym studium dla innego przedstawiciela rodziny *Ulmaceae*, *Celtis australis*, uzyskano wartość o wiele mniejszą –  $2,46 \pm 0,061$  pg/2C (LOUREIRO 2007).

Badania DNA wykazały dużą zmienność między- i wewnątrzpopulacyjną u *U. laevis* (BLACK-SAMUELSSON i WHITELEY 2006). Zaobserwowano sześć polimorficznych markerów mikrosatelitarnych u tego gatunku. Markery te były też stwierdzone u *U. americana*, *U. glabra*, *U. minor* i *U. pumila*. Występował jeszcze jeden niezbyt wyraźny marker u *U. laevis*, choć bardzo wyraźny u pozostałych badanych gatunków. Liczba alleli na lokus wahała się u *U. laevis* od 2 do 9 (WHITELEY i in. 2003).

W Norwegii uważa się, na podstawie klinalnego charakteru zmienności morfologicznych cech liści, że obecny zasięg *U. glabra* pochodzi z dwóch osobnych refugium okresu lodowcowego. Analiza chloroplastowego DNA (cpDNA), czyli dziedziczony tylko od matek, wykazała istnienie dwóch haplotypów cp DNA, ale bez geografizmu rozmieszczenia. Różnice między zmiennością genetyczną i fenotypową autorzy tłumaczą innym charakterem dziedziczenia (MYKING i YAKOVLEV 2006).

cpDNA badano na egzemplarzach *U. glabra* i *U. minor* z Hiszpanii, Francji, Grecji, Anglii i Włoch. Wykazano istnienie czterech głównych linii pochodzenia (matecznego) populacji wiązków w Europie. Linia A występuje w Grecji, linia B w północnych Włoszech, linia C we Włoszech, na Półwyspie Iberyjskim i w Anglii, ale nie we Francji, natomiast linia D w całej Hiszpanii, północnych Włoszech, Francji i Anglii. Haplotypy linii D stwierdzono zarówno u *U. minor*, jak i u *U. glabra*. Haplotypy linii C odnotowano tylko u *U. minor* w Hiszpanii i Anglii, ale u obu gatunków we Włoszech. Analiza genotypowa 18 wiązków o tym samym haplocyfie linii C z Hiszpanii, Anglii i Włoch, w tym 5 z haplocyfami linii D z Hiszpanii i Anglii, wykazała istnienie szeroko rozpowszechnionego klonu linii C. Miał on niewielkie różnice na poziomie profili AFLP, które można przypisać somatycznym mutacjom. Klon ten był najbliższy populacji z Lacium (Włochy), co sugeruje jego introdukcję w okresie rzymskim (GIL i in. 2004).

Ochrona wiązków *ex-situ* nie jest w stanie objąć całej zmienności tych gatunków. By rozpoznać jej zakres, podjęto badania 535 próbek z całej Europy na poziomie DNA. Uzyskane zróżnicowanie uzupełnia wiedzę opartą na zmienności morfologicznej konieczną przy decyzji, co chronić na powierzchniach *ex-situ*. Pozwala też na wskazanie błędnie zaklasyfikowanych form (GOODALL-COPESTAKE i in. 2005).

Analiza izoenzymowa w Czechach wykazała, że na tej podstawie można odróżnić gatunki *U. minor*, *U. glabra* i *U. laevis*. W kulturach tkankowych osobniki zachowują swoją tożsamość izoenzymową (IVANEK i in. 2005).

W Hiszpanii badano pod względem zmienności izoenzymowej populacje naturalne *U. minor*, *U. glabra*, introdukowanego *U. pumila* i mieszańce między nimi. Stwierdzono w trzech loci (6Pgd2, Mdhl i Prx2) zupełnie inne allele u *U. pumila* niż u rodzimych gatunków i na tej podstawie można zidentyfikować formy mieszańcowe (COGOLLUDO-AUGUSTIN i in. 2000).

Wśród 30 drzew *U. minor* z 6 hiszpańskich populacji wykazano istnienie 5 mikrosatelitów za pomocą protokołu AFLP. Trzy z tych mikrosatelitów udało się przenieść (inżynieria genetyczna) do *U. laevis* i *U. glabra* (COLLADA i in. 2004).

Analiza porównująca mnożące się populacje *U. glabra* i mnożące się odrósłowo populacje *U. minor*, często oznaczane jako odrębne taksony (np. *U. procera* albo *U. plotii*) metodą RAPD, wykazała pełną zgodność molekularną form o identycznej morfologii, a różnice molekularne dla form różniących się morfologicznie (COLEMAN i in. 2000).

W ramach ogólnoeuropejskiego programu ochrony zasobów genowych wiązków opisano już około 2000 klonów, z czego przeszło 500 również pod względem RAPD, chloroplastowego DNA oraz markerów molekularnych PCR-RFLP (COLLIN i in. 2004).

Podjęto też próby produkowania wiązków genetycznie modyfikowanych w nadziei otrzymania form odpornych na *Ophiostoma novo-ulmi*. Na razie dotyczy to tylko *U. procera*, ale geny odporności próbowano pobrać od kilku gatunków, w tym od *U. glabra* (GARTLAND i in. 2005).

## 7.9. MUTAGENEZA

Dawka 100 Gy promieniowania gamma na nasionach jednego drzewa *U. minor* okazała się w 100% letalna, ale u dwóch naturalnych mieszańców *U. minor* × *pumilla* ograniczyła kiełkowanie tylko o 28 i 64%. Otrzymano trochę form mutagenicznych (PANCALDI i in. 1992).

Instytut Dendrologii PAN  
ul. Parkowa 5  
62-035 Kórnik

## LITERATURA

- AGER A.A., GURIES R.P. 1982. Barriers to interspecific hybridization in *Ulmus americana*. *Euphytica* 31(3): 909–920.
- BARTOLINI G., FAGNANI A., MITTEMPERGER L., PANICUCCI M. 1997. Propagazione dell'olmo (*Ulmus* spp.) per talea legnosa. *Monti e Boschi* 48(4): 48–51.
- BIROŠČIKOVÁ M., SPIŠÁKOVÁ K., LIPTÁK Š., PICHLER V., ĐURKOVIC J. 2004. Micropropagation of mature wych elm (*Ulmus glabra* HUDS.). *Plant Cell Reports* 22(9): 640–644.
- BLACK-SAMUELSSON S., WHITELEY R.E., JUNZHAN G. 2003. Growth and leaf morphology response to drought stress in the riparian broadleaved tree, *Ulmus laevis* (PALL.). *Silvae Genet.* 52(5/6): 292–299.
- BLACK-SAMUELSSON S., WHITELEY R.E. 2006. Värna våra vackra vresalmar! Genetik som ett redskap i bevarandebiologin. *Svensk Botanisk Tidskrift* 100(6): 418–423.
- BORLEA G.F. 2004. Ecology of elms in Romania. *Investigación Agraria, Sistemas y Recursos Forestales* 13(1): 29–36.
- BRASIER C.M., AFSHARPOUR F. 1979. The aggressive and non-aggressive strains of *Ceratocystis ulmi* in Iran. *European J. For. Pathol.* 9(2): 113–122.
- BRASIER C.M., GIBBS J.N. 1976. Inheritance of pathogenicity and cultural characters in *Ceratocystis ulmi*: hybridization of aggressive and non-aggressive strains. *Ann. Appl. Biol.* 83(1): 31–37.
- BRITWUM S.P.K. 1961. Artificial hybridization in the genus *Ulmus*. *Proceedings 8<sup>th</sup> Nth-east. For. Tree Impr. Conf., New Haven, Conn. 1960*, s. 43–47.
- CHASE S.S. 1968. A case of albinism and of presumptive self-compatibility in *Ulmus L.* *Rhodora* 70(782): 294–296.
- CHERNYAVSKAYA T.A. 1979. O mikrosporogeneze u raznykh form vyaza prizemistogo (*Ulmus pumila* L.). *Biologicheskie Nauki* 5: 77.
- COGOLLUDO-AGUSTÍN M.A., AGÚNDEZ D., GIL L. 2000. Identification of native and hybrid elms in Spain using isozyme gene markers. *Heredity* 85(2): 157–166.
- COLEMAN M., HOLLINGSWORTH M.L., HOLLINGSWORTH P.M. 2000. Application of RAPDs to the critical taxonomy of the English endemic elm *Ulmus plotii* DRUCE. *Bot. J. Linnean Soc.* 133(3): 241–262.
- COLLADA C., FUENTES-UTRILLA P., GIL L., CERVERA M.T. 2004. Characterization of microsatellite loci in *Ulmus minor* MILLER and cross-amplification in *U. glabra* HUDSON and *U. laevis* PALL. *Mol. Eco. Not* 4(4): 731–732.
- COLLIN E., RUSANEN M., ACKZELL L., BOHNENS J., AGUIAR A. DE, DIAMANDIS S., FRANKE A., GIL L., HARVENGT L., HOLLINGSWORTH P., JENKINS G., MEIER-DINKEL A., MITTEMPERGER L., MUSCH B., NAGY L., PAQUES M., PINON J., PIOUS D., ROTACH P., SANTINI A., BROECK A. VAN DEN, WOLF H. 2004. Methods and progress in the conservation of elm genetic resources in Europe. *Investigación Agraria, Sistemas y Recursos Forestales* 13(1): 261–272.
- CONRAD J. 1977. Ein Indiz für die Vererbbarkeit gewisser Holzstrukturen. *Forst- u. Holzwirt.* 32(12): 217–218.

- CRISTINA D. DI, SPATAFORA F., LIOTTA G. 1999. Osservazioni bio-etologiche su *Pyrrhalta luteola* in Sicilia. *Informatore Fitopatologico* 49(10): 42–48.
- DARLINGTON C.D.I., WYLIE A.P. 1955. *Chromosome Atlas of Flowering Plants*. Allen & Unwin, London.
- DIEZ J., GIL L. 1998. Effects of *Ophiostoma ulmi* and *Ophiostoma novo-ulmi* culture filtrates on elm cultures from genotypes with different susceptibility to Dutch elm disease. *Eur. J. For. Pathol.* 28(6): 399–407.
- DIEZ J., GIL L. 2004. Micropropagation of *Ulmus minor* and *U. minor* × *U. pumila* from 4-year-old ramets. *Investigacion Agraria, Sistemas y Recursos Forestales* 13(1): 249–254.
- DORION N., BIGOT C., NEUMANN P. 1994. Evaluation of Dutch elm disease susceptibility and pathogenicity of *Ophiostoma ulmi* using micropropagated elm shoots. *Eur. J. For. Pathol.* 24(2): 112–122.
- EHRENBERG C.E. 1948. Studies on asynapsis in the Elm, *Ulmus glabra* HUDS. *Hereditas* 35(1): 1–26.
- ENDTMANN J. 1967. Taxonomy of central European species-groups of *Ulmus*. *Arch. Forstw.* 16(6/9): 667–672.
- ERIKSSON G. 2001. Conservation of noble hardwoods in Europe. *Can. J. For. Res.* 31(4): 577–587.
- GARTLAND K.M.A., MCHUGH A.T., CROW R.M., AMIT GARG, GARTLAND J.S. 2005. 2004 SIVB Congress Symposium Proceeding: biotechnological progress in dealing with Dutch elm disease. *In Vitro Cellular & Developmental Biology – Plant* 41(4): 364–367.
- GHELARDINI L., FALUSI M., SANTINI A. 2006. Variation in timing of bud-burst of *Ulmus minor* clones from different geographical origins. *Can. J. For. Res.* 36(8): 1982–1991.
- GIBBS J.N., BRASIER C.M., McNABB H.S. JR., HEYBROEK H.M. 1975. Further studies on pathogenicity in *Ceratocystis ulmi*. *Eur. J. For. Pathol.* 5(3): 161–174.
- GIL L., FUENTES-UTRILLA P., SOTO Á., CERVERA M.T., COLLADA C. 2004. English elm is a 2,000-year-old Roman clone. *Nature (London)* 431(7012): 1053.
- GOIDANICH G., AZZAROLI F. 1939. Relazione sulle esperienze di selezione di Olmi resistenti alla grafiosi e di inoculazioni artificiali di ‘*Graphium ulmi*’ eseguite nel 1938. *Boll. Staz. Pat. Veg.* 19: 222–240.
- GOODALL-COPESTAKE W.P., HOLLINGSWORTH M.L., HOLLINGSWORTH P.M., JENKINS G.I., COLLIN E. 2005. Molecular markers and *ex situ* conservation of the European elms (*Ulmus* spp.). *Biol. Conserv.* 122(4): 537–546.
- GRUGUSS L. 1996. Hodnotenie odolných brestov. *Lesnícky Časopis* 42(4): 259–268.
- GRUDZINSKAYA I.A. ZAHAR'eva O.I. 1967. O diagnosticheskom znachenii citologicheskikh priznakov v taksononii nektorykh drevesnykh (na primere roda *Ulmus*). *Bot. Zh.* 52: 641–150.
- HABJOERG A. 1978. Photoperiodic ecotypes in Scandinavian trees and shrubs. *Meldinger fra Norges Landbrukskole* 57(33): 1–20.

- HALL R.W. 1986. Preference and suitability of elms for adult elm leaf beetle (*Xanthogaleuca luteola*) (Coleoptera: Chrysomelidae). Environ. Entomol. 15(1): 143–146.
- HANS A.S. 1981. Compatibility and crossability studies in *Ulmus*. Silvae Genet. 30(4/5): 149–152.
- HARVENGT L., DUMAS E. 2003. La cryoconservation des ligneux, une technique au service de la gestion des ressources génétiques sauvages et domestiquées. Informations – Forêt, Afocel 664: 6.
- HARVENGT L., MEIER-DINKEL A., DUMAS E., COLLIN E. 2004. Establishment of a cryopreserved gene bank of European elms. Can. J. For. Res. 34(1): 43–55.
- HEIMLER D., PIERONI A., MITTEMPERGHER L. 1994. Plant phenolics in elms (*Ulmus* spp.) infected by Dutch elm disease fungus (*Ophiostoma ulmi*). Acta Horticult. 381(2): 638–641.
- HEIMLER D., PIERONI A., MITTEMPERGHER L., BUZZINI P. 1993. The use of flavonoid glycosides for the identification of elm hybrids. Can. J. For. Res. 23(4): 611–616.
- HEYBROEK H.M. 1961. De iep ‘Commelin’. Nederlandsch Boschbouwtijdschrift 33(11): 325–328.
- HEYBROEK H.M. 1963. The ‘Groeneveld’ Elm. Nederlandsch Boschbouwtijdschrift 35(9): 370–374.
- HEYBROEK H.M. 1966. The recognition of Elm seedlings. Nederlandsch Boschbouwtijdschrift 38(12): 448–453.
- HEYBROEK H.M. 1976a. Systematiek en nomenclatuur van het geslacht *Ulmus*. Groen 32(8): 237–240.
- HEYBROEK H.M. 1976b. Three new *Ulmus* clones. Nederlands Bosbouw Tijdschrift 48(5): 117–123.
- HOLMES F.W. 1965. Virulence in *Ceratocystis ulmi*. Netherlands J. Plant Pathol. 71(4): 97–112.
- HOLMES F.W. 1967. Resistance of certain Elm clones to *Ceratocystis ulmi* and *Verticillium albo-atrum*. Phytopathol. 57(11): 1247–1249.
- HYNEK V., MALÁ J., BURIÁNEK V. 1996. Možnosti šlechtění rodu *Ulmus* v České Republice. Lesnická Práce 75(4): 119–121.
- IVANEK O., MALÁ J., CIKÁNKOVÁ J. 2005. Study of genetic variability of elms using isoenzyme analysis. Communicat. Instit. For. Bohem. 21: 75–82.
- JEFFERS J.N.R. 1972. Dutch Elm disease and botanical variation in English Elm. Nature (London) 236(5347): 407–408.
- JEFFERS J.N.R. 1999. Leaf variation in the genus *Ulmus*. Forestry 72(3): 183–190.
- JEFFERS J.N.R., RICHENS R.H. 1970. Multivariate analysis of the English Elm population. Silvae Genet. 19(1): 31–38.
- JOUIRA H.B., HASSAIRI A., BIGOT C., DORION N. 1998. Adventitious shoot production from strips of stem in the Dutch elm hybrid ‘Comelin’; plantlet regeneration and neomycin sensitivity. Plant Cell, Tissue and Organ Culture 53(2): 153–160.
- KALELA A. 1937/38. Zur Synthese der experimentellen Untersuchungen über Klimarasen der Holzarten. Communicat. Instit. For. Fenniae 26: 1–445.

- KLOTSCH 1854. Über die Nutzenanwendung der Pflanzen-Bastarde und Mischlinge. Ber. Verhandl. K. Preuss. Akad. Sci., Berlin, s. 535–562.
- KNYAZEVA L.A. 1986. Morphological analysis of the leaves of Siberian elm and field elm. W: L.A. KNYAZEVA (red.), Biogeotsenoticheskie issledovaniya iskusstvennykh nasazhdeniĭ v zasushlivoĭ stepi Zapadnogo Kazakhstana, s. 22–70.
- KOSNIKOVA R.P. 1980. Seed production of *Ulmus laevis* in the Kulunda steppe. Les. Khoz. 4: 67–68.
- KRIJTHE N., WENT J.C. 1939. Inoculaties van iepenbastaarden verricht in 1938. Tijdschrift over Plantenziekten 45: 71–74.
- LONG G.G. 1972. Variation between and within nine Eurasian species of *Ulmus*. Dissertation Abstracts International B 32(9): 4968–4969.
- LÓPEZ-ALMANSÁ J.C., GIL L. 2003. Empty samara and parthenocarpy in *Ulmus minor* s.l. in Spain. Silvae Genet. 52(5/6): 241–243.
- LÓPEZ-ALMANSÁ J.C., PANNELL J.R., GIL L. 2003. Female sterility in *Ulmus minor* (*Ulmaceae*): a hypothesis invoking the cost of sex in a clonal plant. Amer. J. Bot. 90(4): 603–609.
- LOUREIRO J., RODRIGUEZ E., GOMES Â., SANTOS C. 2007. Genome size estimations on *Ulmus minor* MILL., *Ulmus glabra* HUDS., and *Celtis australis* L. using flow cytometry. Plant Biol. 9(4): 541–544.
- MACHON N., LEFRANC M., BILGER I., MAZER S.J., SARR A. 1997. Allozyme variation in *Ulmus* species from France: analysis of differentiation. Heredity 78(1): 12–20.
- MARTÍN J.A., SOLLA A., BURÓN M., LÓPEZ-ALMANSÁ J.C., GIL L. 2006. Caracterización histórica, ecológica, taxonómica y fitosanitaria de una olmeda relicta en Rivas-Vaciamadrid (Madrid.) Investigación Agraria, Sistemas y Recursos Forestales 15(2): 208–217.
- MARTIN J.A., SOLLA A., WOODWARD S., GIL L. 2007. Detection of differential changes in lignin composition of elm xylem tissues inoculated with *Ophiostoma novo-ulmi* using Fourier transform-infrared spectroscopy. For. Pathol. 37(3): 187–191.
- MARTÍN-BENITO D., GARCÍA-VALLEJO M.C., PAJARES J.A., LÓPEZ D. 2005. Triterpenes in elms in Spain. Can. J. For. Res. 35(1): 199–205.
- MATTIS G.Y.A., MUKHAEV B.A. 1979. Povyshenie ustoichivosti zashchitnykh nasazhdeniĭ iz vyaza v Nizhnem Povol'zhe. Les. Khoz. 8: 28–31.
- MAURER W.D., LAARZ A., TABEL U. 2002. Morphologische Untersuchungen an den heimischen Ulmenarten im Rahmen der Etablierung von Generhaltungsklonsamenplantagen. Mitteil. Forschungsanstalt Waldökolog. Forstwirtschaft. Rheinland-Pfalz 49(02): 7–19.
- MENSUALI-SODI A., LUCCHESINI M., MITTEMPERGHER L. 1998. Elm tissue culture: micropropagation of clones resistant to Dutch elm disease. Proceedings of the symposium on plant biotechnology as a tool for the exploitation of mountain lands, Turin, Italy 25–27.05.1997. Acta Horticult. 457: 235–241.
- MEZZETTI B., MITTEMPERGHER L., ROSATI P. 1988. *Ophiostoma ulmi* metabolites and elm cell membrane permeability. Possible use in early tests of resistance. Europ. J. For. Pathol. 18(2): 77–84.



- MITTEMPERGHER L., FAGNANI A., FERRINI F. 1996. Il punto sulla grafiosi dell'olmo. *Sherwood – Foreste ed Alberi Oggi* 2(4): 15–20.
- MITTEMPERGHER L., FAGNANI A., FERRINI F. 1998. Gli olmi e la grafiosi in città oggi. *Informatore Fitopatol.* 48(6): 34–39.
- MITTEMPERGHER L., PORTA N. 1991. Hybridization studies in the Eurasian species of elm (*Ulmus* spp.). *Silvae Genet.* 40(5/6): 237–243.
- MITTEMPERGHER L., SANTINI A. 2000. La grafiosi dell'olmo. *Sherwood – Foreste ed Alberi Oggi* 6(4): 25–26.
- MÜLLER F. 1996. Erhaltung von Restvorkommen gefährdeter Ulmenarten. *Österreichische Forstzeitung* 107(10): 1–26.
- MYKING T., YAKOVLEV I. 2006. Variation in leaf morphology and chloroplast DNA in *Ulmus glabra* in the northern suture zone: effects of distinct glacial refugia. *Scand. J. For. Res.* 21(2): 99–107.
- NILSSON A. 1980. Om hybrider mellan skogsalm och lundalm i nature och kultur. *Svensk Botanisk Tidskrift* 74(4): 311–325.
- PAJARES J.A. 2004. Elm breeding for resistance against bark beetles. *Investigación Agraria, Sistemas y Recursos Forestales* 13(1): 207–215.
- PAJARES J.A., GARCÍA S., DíEZ J.J., MARTÍN D., GARCÍA-VALLEJO M.C. 2004. Feeding responses by *Scolytus scolytus* to twig bark extracts from elms. *Investigación Agraria, Sistemas y Recursos Forestales* 13(1): 217–225.
- PANCALDI M., MEZZETTI B., MITTEMPERGHER L., ROSATI P. 1992. Mutagenesi e selezione per la resistenza alla grafiosi in olmo 'campestre'. *Monti e Boschi* 43(3): 57–61.
- PEARCE N.J., RICHENS R.H. 1977. Peroxidase isozymes in some elms (*Ulmus* L.) of eastern England. *Watsonia* 11(4): 382–383.
- PETROKAS R., PLIŪRA A. 2007. *Ulmus* L. palikuonių požymių genetinis kintamumas ir adaptacija bandomuosiuose želdiniuose. *Miškininkystė* 1(61): 58–68.
- PINON J., HUSSON C., COLLIN E. 2005. Susceptibility of native French elm clones to *Ophiostoma novo-ulmi*. *Ann. For. Sci.* 62(7): 689–696.
- PIPER H. 1981. Plusbaumauswahl – Erhalt und Mehrung eines forstlichen Guthabens. Dargestellt am Beispiel der Aufnahmen in den Edellaubholzbeständen der Rhon. *Allgem. Forstzeitschr.* 48: 1275–1276.
- POPOVSKI P. 1970. Morfoložiškite odlitki na nizinskite bretovi vo Srednoto Povardarje i Ovče Pole. Godišen. Zborn. Zemjod.-Šumarsk. Fak. Univ. Skopje, Šumarstvo 23: 87–116.
- RICHENS R.H. 1959. Studies on *Ulmus*. III. The village Elms of Hertfordshire. *Forestry* 32: 138–154.
- RICHENS R.H. 1961a. Studies on *Ulmus*. IV. The village Elms of Huntingdonshire and a new method for exploring taxonomic discontinuity. *Forestry* 34(1): 47–64.
- RICHENS R.H. 1961b. Studies on *Ulmus*. V. The village Elms of Bedfordshire. *Forestry* 34(2): 181–200.
- RICHENS R.H. 1967. Studies on *Ulmus*. VII. Essex Elms. *Forestry* 40(2): 185–206.



- RICHENS R.H. 1976. Variation, cytogenetics and breeding of the European field elm (*Ulmus minor* MILLER *sensu lato* = *U. carpiniifolia* SUCKOW). *Analiza Sumarstvo* 7(4): 107–145.
- RICHENS R.H., JEFFERS J.N.R. 1978. Multivariate analysis of the elms of northern France. II. Pooled analysis of the elm populations of northern France and England. *Silvae Genet.* 27(3/4): 85–95.
- RICHENS R.H., JEFFERS J.N.R. 1985. The elms of Wales. *Forestry* 58(1): 8–25.
- SANTAMOUR F.S. Jr. 1972. Interspecific hybridization with fall- and spring flowering elms. *For. Sci.* 18: 283–289.
- SANTAMOUR F.S. Jr. 1989. Flowering and fertility of hybrids between spring- and fall-flowering elms. *HortSci.* 24(1): 139–140.
- SANTINI A., FAGNANI A., FERRINI F., GHELARDINI L., MITTEMPERGHER L. 2005. Variation among Italian and French elm clones in their response to *Ophiostoma novo-ulmi* inoculation. *For. Pathol.* 35(3): 183–193.
- SANTINI A., FAGNANI A., FERRINI F., MITTEMPERGHER L. 2002. ‘San Zanobi’ and ‘Plinio’ elm trees. *HortSci.* 37(7): 1139–1141.
- SAX K. 1933. Chromosome numbers in *Ulmus* and related genera. *J. Arnold Arboretum* 15: 82–84.
- SCALA A., COMPARINI C., TEGLI S., RAGAZZI A., DELLAVALLE I., MITTEMPERGHER L., LAGAZIO C. 1996. *In vitro* analysis of the interaction between elm and *Ophiostoma ulmi* or *O. novo-ulmi*. *Petria* 6(2): 91–103.
- SCHMITT H.P., SCHULZE L. 1994. Die Erhaltung der Ulme in Nordrhein-Westfalen. *AFZ, Allgemeine Forst Zeitschrift* 49(5): 230–233.
- SINCLAIR W.A., LARSEN A.O. 1980. Localization of Dutch elm disease in 10-yr-old white elm clones from resistant parents. *Plant Disease* 64(2): 203–205.
- SINCLAIR W.A., TOWNSEND A.M., GRIFFITHS H.M., WHITLOW T.H. 2000. Responses of six Eurasian *Ulmus* cultivars to a North American elm yellows phytoplasma. *Plant Disease* 84(12): 1266–1270.
- SOLLA A., BOHNENS J., COLLIN E., DIAMANDIS S., FRANKE A., GIL L., BURÓN M., SANTINI A., MITTEMPERGHER L., PINON J., BROECK A. van den 2005a. Screening European elms for resistance to *Ophiostoma novo-ulmi*. *For. Sci.* 51(2): 134–141.
- SOLLA A., MARTÍN J.A., OUELLETTE G.B., GIL L. 2005b. Influence of plant age on symptom development in *Ulmus minor* following inoculation by *Ophiostoma novo-ulmi*. *Plant Disease* 89(10): 1035–1040.
- SPONGBERG S.A. 1991. Cultivar registration at the Arnold Arboretum 1990. *HortSci.* 26(5): 476.
- STOYANOV N. 2004. Elm forests in North Bulgaria and conservation strategies. *Investigación Agraria, Sistemas y Recursos Forestales* 13(1): 255–259.
- TOWNSEND A.M. 1971. Relative resistance of diploid *Ulmus* species to *Ceratocystis ulmi*. *Plant Disease Reporter* 55(11): 980–982.
- TOWNSEND A.M. 1975. Crossability patterns and morphological variation among elm species and hybrids. *Silvae Genet.* 24(1): 18–23.

- TOWNSEND A.M. 1979. Influence of specific combining ability and sex of gametes on transmission of *Ceratocystis ulmi* resistance in *Ulmus*. *Phytopathol.* 69(6): 643–645.
- TOWNSEND A.M., BENTZ S.E., DOUGLASS L.W. 2005. Evaluation of 19 American elm clones for tolerance to Dutch elm disease. *J. Environ. Horticult.* 23(1): 21–24.
- TOWNSEND A.M., DOUGLASS L.W. 2001. Variation among American elm clones in long-term dieback, growth, and survival following *Ophiostoma* inoculation. *J. Environ. Horticult.* 19(2): 100–103.
- TOWNSEND A.M., SCHREIBER L.R., MASTERS W.O., BENTZ S.E. 1991. 'Frontier' elm. *HortSci.* 26(1): 80–81.
- TUCOVIC A., JOVANOVIC M. 1967. The influence of self-pollination on fruiting and fruit quality and on the vitality of one-year plants of Elm. *Sumarstvo* 20(11/12): 21–25.
- WENT J.C. 1946. Inoculatie van de enten en zaailingen der minst gevoelige iepennummers en bastarden met *Ceratostomella ulmi*. Verslag. Inst. Toegepast Biol. Onderzoek Natuur. 5: 19–30.
- WENT J.C. 1948. Verslag van de onderzoekingen over de iepenziekte en andere boomziekten, uitgevoerd op het phytopathologisch laboratorium 'Willie Commelin Scholten' te Baarn, gedurende 1947. Mededelingen van het Instituut voor Toegepast Biol. Onderzoek in de Natuur. 6: 18–32.
- WENT J.C. 1955. Verslag van de onderzoekingen over de iepenziekte en andere boomziekten, uitgevoerd op het phytopathologisch laboratorium 'Willie Commelin Scholten' te Baarn gedurende 1952 en 1953. Mededelingen van het Comité ter bestudeering en bestrijding van Ziekten in Iepen en andere Boomsoorten 48: 12.
- WHITELEY R.E., BLACK-SAMUELSSON S., CLAPHAM D. 2003. Development of microsatellite markers for the European white elm (*Ulmus laevis* PALL.) and cross-species amplification within the genus *Ulmus*. *Mol. Ecol. Not.* 3: 598–600.
- WHITELEY R.E., BLACK-SAMUELSSON S., JANSSON G. 2003. Within and between population variation in adaptive traits in *Ulmus laevis*, the European white elm. *For. Genet.* 10(4): 309–319.
- ZILLIG H. 1942. Beiträge zur Adventivflora des Moselgebietes. *Angewandte Bot.* 24: 352–393.