

De verspreiding van de agressieve stam van de iepenziekteschimmel in Nederland

The aggressive strain of *Ceratocystis ulmi* in the Netherlands

J. Gremmen, H. M. Heybroek en M. de Kam

Rijksinstituut voor Onderzoek in de Bos- en Landschapsbouw "De Dorschkamp"
Wageningen

1 Inleiding

Nadat de iepenziekte in de jaren 1930-1945 een grote ravage had aangericht waarin circa 60% van het iepenbestand in Nederland verloren ging (Went 1954) brak een periode aan waarin de ziekte van steeds minder belang werd. Deze teruggang is zowel voor Engeland als voor Nederland aangetoond (Peace 1960, Heybroek 1967).

Dit had tot gevolg dat na 1960 in toenemende mate weer iepen aangeplant werden, hetgeen gestimuleerd werd door de uitgifte van de klonen 'Commelin' en 'Groeneveld' in 1960/1961 resp. 1963/1964. Volgens de statistieken van de NAKB werden van 1960-1975 de volgende aantallen geplant:

'Commelin' 647.000 stuks
'Vegeta' 469.000 stuks
'Groeneveld' 178.000 stuks

Daarbij komen miljoenen veldlepen die na de oorlog vooral als struiken in de landschappelijke beplantingen gebruikt zijn. Het aantal van de 'Belgica' en 'Sarniensis' iepen die nog van voor de oorlog over zijn, kan in grove benadering geschat worden op 50 à 60.000. Het gaat hierbij om volwassen bomen, die een grote bijdrage leveren aan ons stede- en landschapsschoon. Het is voorts moeilijk te schatten hoeveel er nog over is van de "vooroorlogse" veldlepen, zowel bomen als hakhout; het gaat hierbij veelal om restanten van de oude inheemse veldiepenpopulatie, en reeds als zodanig is dit kostbaar materiaal dat bescherming verdient. Tenslotte zijn er in tuinen en parken nog vele sierlepen te vinden van velerlei klonen.

Al dit materiaal, misschien met uitzondering van de 'Groeneveld' iepen, wordt nu ernstig bedreigd door een nieuwe epidemie van de iepenziekte, veroorzaakt door de agressieve stam van de iepenziekteschimmel *Ceratocystis ulmi* (Buism.) Moreau. Daarbij staat het Engelse voorbeeld ons als een schrikbeeld voor ogen: in de periode 1967-1975 gingen daar reeds zes miljoen iepen verloren, een ontluiserd landschap achterlatend.

Om deze bedreiging naar ernst, omvang en verloop in kaart te brengen heeft de directeur van het Staatsbosbeheer in juni 1974 een contactgroep ingesteld,

Versijnt tevens als Mededeling 154 van „De Dorschkamp”.
Foto's "De Dorschkamp".

Summary

As a preparation for control, an inventory was made of the Dutch elm disease and especially of the aggressive strain of *Ceratocystis ulmi* in 1974 and 1975. For this purpose, a working party was formed in June 1974 in which field personnel, researchers and policy makers of the State Forest Service cooperate and in which the Plant Protection Service is represented.

The aggressive strain, first noticed in 1972, occurs mainly in the interior: in two coastal provinces it is absent, in two others it was found once. In the south-east of the country, a real epidemic prevails. The aggressive strain, was found more often in field elm (*U. carpinifolia*) than in 'Belgica', and more in younger than in older trees. The percentages at which the aggressive strain occurred in samples containing *C. ulmi* increased from 12.2% in 1974 to 22.4% in 1975, while it was as high as 56% in trees infected in the current year. *Verticillium* was found only in young seedlings of *U. carpinifolia* and in young grafts of *U. carpinifolia* 'Sarniensis'. Outbursts of the non-aggressive strain were identified too. In contrast to the aggressive isolates, most non-aggressive isolates produced a pale yellow pigment on oatmeal agar.

waarin voor elke provincie (en later ook voor de zuidelijke IJsselmeerpolders) een contactambtenaar is aangewezen. Deze groep wordt geleid door De Dorschkamp, terwijl ook de directie Staatsbosbeheer en de Plantenziektenkundige Dienst erin vertegenwoordigd zijn. Zodoende zijn beleid, praktijk en onderzoek samengebracht in een groep met het doel een inventarisatie te maken van de iepenziekte, met het oog op de bestrijding.

In dit artikel wordt een overzicht gegeven over de voorgeschiedenis van de agressieve stam, en vervolgens wordt verslag uitgebracht over de inventarisaties in 1974 en 1975. Op de bestrijding wordt in dit artikel niet ingegaan.

2 De agressieve stam

Sinds 1967 werd in Zuid-Engeland plaatselijk een bijzonder ernstige uitbarsting van de iepenziekte waarge-

nomen. De hevigheid van de aantasting, de snelheid in het verloop van de afsterving en de snelheid van verbreiding waren zeer opvallend. De epidemie was aanvankelijk beperkt tot een viertal duidelijk afgegrenste haardgebieden, maar breidde zich spoedig over grote delen van Engeland en Wales uit, en bereikte in 1975 Schotland. Pogingen om tot een landelijke bestrijding te komen moesten al spoedig opgegeven worden.

Gemeenschappelijk onderzoek in Engeland en Nederland, uitgevoerd in samenwerking met een Amerikaanse gast, toonde aan dat op de plaatsen waar de ziekte zo ongewoon heftig optrad een ongewoon type van de iepziekteschimmel voorkwam. Dit nieuwe type van de schimmel vertoonde in reincultuur een veel snellere groei, minder uitgesproken dag- en nachtringen, en een wat welliger, straalsgewijs geordend luchtmycellum. Tussenvormen tussen dit type en het, over geheel Engeland voorkomende, "klassieke" type ontbraken vrijwel. Het nieuwe type nu bleek in inoculatieproeven veel heviger ziektesymptomen te veroorzaken, en de oorzaak te zijn van het optreden van de nieuwe epidemie (Gibbs, Heybroek and Holmes 1972, Gibbs and Brasier 1973). Toen een reeks klonen met verschillende mate van resistentie tegen de "oude" iepziekte werd geïnoculeerd met het nieuwe type bleek, dat deze schimmel over de hele linie bij alle klonen heviger ziektesymptomen veroorzaakte, en wel met dien verstande, dat klonen met de hoogste resistentie tegen het oude type duidelijk ook de meeste resistentie hadden tegen het nieuwe type (Gibbs e.a. 1975). Het laatste vertoont een hogere "agressiviteit". Daar de twee typen morfologisch verschillen en op een toetsortiment iepen alleen graduele, geen specifieke verschillen vertonen, mogen we in het kader van de Nederlandse en internationale terminologie (Anon. 1968, Van der Plank 1968) niet spreken van "fysio's" van de iepziekteschimmel. Het nieuwe type wordt nu aangeduid als de "agressieve stam", het oude type als de "niet-agressieve stam". Met de tweede term sluiten we ons aan bij het internationale gebruik, al zijn we met deze naam eigenlijk niet onverdeeld gelukkig. Daar ook het oude type wel degelijk een zekere mate van pathogeniteit bezit, zou "minder-agressief" of "semi-agressief" misschien wel juist geweest zijn dan "niet-agressief".

Blijft de vraag waar de agressieve stam zo plotseling vandaan komt. In Engeland is aangetoond (Brasier and Gibbs 1973) dat hij daar waarschijnlijk herhaaldelijk geïmporteerd is op ladingen ongeschilde stammen van de Amerikaanse steeniep, *Ulmus thomasii*, uit Canada. In zekere zin is deze verklaring slechts een verplaatsing van het probleem, want Noord-Amerika heeft de schimmel omstreeks 1930 uit Europa gekregen. Men zou dus moeten veronderstellen dat de schimmel tussen 1930 en 1967 hetzij in Europa aan agressiviteit heeft ingeboet, hetzij in Amerika agres-

siever is geworden, hetzij zowel het een als het ander. Hierin ligt een bijzonder boeiend biologisch probleem, waarover het laatste woord nog lang niet gezegd is (Brasier and Gibbs 1975, en de Discussion daarbij).

3 De inventarisatie in 1974 en 1975

Het eerste exemplaar van de agressieve stam in Nederland werd gevonden in Sloten (Fr.) in 1972. In 1973 kwamen daarbij Havelte (Dr.) en het Belmonte arboretum in Wageningen. In 1974 werd ten behoeve van de inventarisatie de organisatie opgezet als genoemd in de Inleiding. In 1975 werd bovendien door middel van een rondschrijven aan de leden van de Nederlandse Vereniging van Hoofden van Gemeentelijke Bepantingen de hulp ingeroepen van de plantsoendiensten van de grotere gemeenten.

Door alle medewerkers werden twijgmonsters van zieke of verdachte iepen opgestuurd naar De Dorschkamp; verzocht was om monsters met duidelijke verkleuringen in het hout, maar met nog levende (groene) bast. Elk monster ging vergezeld van een formulier met opgaven over o.a. soort of kloon van de boom, zijn geschatte leeftijd, standplaats, eigenaar, en graad van aantasting. Bij aankomst op De Dorschkamp werden de twijgen in veel gevallen met een zeer scherp mes aangesneden, waarop genoteerd werd in welke jaarringen een al of niet typische verkleuring waarneembaar was.

Bij aankomst op het laboratorium van de afdeling Pathologie en Resistentieonderzoek werden stukjes hout uit de monsters aseptisch op een voedingsbodem gelegd, om er de schimmel uit te kweken. Als er geen schimmel uit wilde groeien terwijl het hout wel verkleuringen vertoonde, dan werd voor een tweede maal geïsoleerd. Isolaties van *C. ulmi* werden vooral op grond van hun groeiselnelheid getypeerd als agressief resp. niet-agressief.

Gedurende de jaren 1974/1975 werden totaal 851 monsters ontvangen. Hiervan bleken 76 monsters geen enkele verkleuring te bezitten. Deze waren vermoedelijk geknipt van iepen die er minder gezond uitzagen of die tengevolge van andere oorzaken kwijnden. Uit de overgebleven 775 monsters werd in 112 gevallen (14,5%) de agressieve vorm van *C. ulmi* gekweekt (zie voor verspreiding figuur 1) en in 421 gevallen (54,3%) de niet-agressieve vorm (zie voor verspreiding figuur 2). Uit 23 monsters (3%) werd de schimmel *Verticillium* verkregen. Deze schimmel, die in de bodem leeft, geeft niet alleen verwelkingsverschijnselen bij iepen, die in sterke mate op die van de iepziekte kunnen gelijken, maar ook bij andere loofhoutsoorten. Zonder het maken van isolaties uit takverkleuringen is het moeilijk om deze twee vaatziekten met zekerheid te onderscheiden. Van de 219 overgebleven monsters (28,2%) kon ondanks de aanwezigheid van een duidelijke verkleuring in de takken, geen enkel pathogeen



Fig. 1. Overzicht van de verspreiding van de agressieve stam.

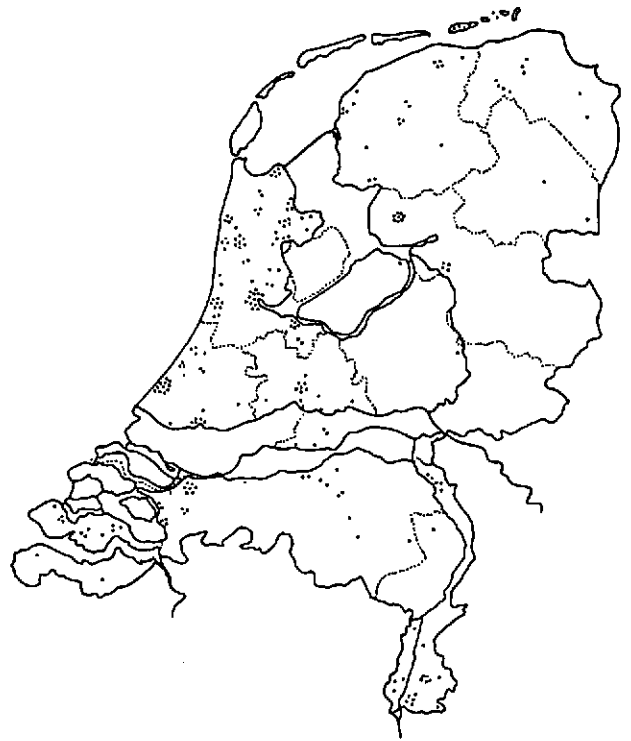


Fig. 2. Overzicht van de verspreiding van de semi-agressieve stam.

organisme worden gekweekt. In vele gevallen zal het hier ook om aantasting door lepeziekte hebben gehandeld waarbij de schimmel in het monster reeds was afgestorven, of het betrof een "verkleuring op afstand" als reactie op het toxine dat de schimmel in een ander deel van de boom geproduceerd had.

Bij isolatie werd gewoonlijk óf de ene óf de andere stam verkregen. In één geval echter, afkomstig van een 11- à 20-jarige veldiep van het Roggebotzand, werden beide stammen verkregen, namelijk de niet-agressieve vorm uit de jaarring van 1971 en de agressieve vorm uit die van 1975 (fig. 3-6). Ofschoon het tot nu toe slechts om één duidelijk geval gaat, wijst dit erop dat de infectie van de agressieve stam van recenter datum is.

Dit grote aantal inzendingen met een vrij goede verspreiding over het land, laat een nadere analyse van de resultaten toe, naar provincie, naar soort of kloon lep, naar leeftijd en naar verkleuringstype.

a Naar provincie

In aanvulling op de kaartjes van fig. 1 en 2 is in tabel 1 een overzicht gegeven van de inzendingen per provincie. Opvallend is dat de agressieve stam vooralsnog geconcentreerd is in het binnenland. In Noord-Holland en Zeeland is de stam ondanks intensieve bemesting nog niet aangetroffen, in Groningen en Zuid-

Holland nog slechts één keer (de ene vondst bij Rotterdam in Zuid-Holland liep via de Plantenziektenkundige Dienst en ontbreekt daarom in tabel 1). In Zuid-Limburg kan daarentegen al van een epidemie gesproken worden, die door het sterk versneden terrein, het versnipperd bezit en de lange landsgrenzen moeilijk te bestrijden zal zijn. Een tweede concentratiegebied ligt in de vierhoek Zwolle-Meppel-Emmeloord-Lelystad. In Oostelijk Flevoland, waar zeer veel veldiep is geplant, overweegt de agressieve stam sterk over de niet-agressieve.

b Naar soort of kloon

lepen zijn niet makkelijk op naam te brengen, en op veel formulieren was dan ook in de rubriek "soort" het hokje "twijfel of anders" aangestreept. Ondanks mogelijke resterende vergissingen in determinatie levert tabel 2 een markant beeld. Opvallend is bij veldiep het hoge percentage van *C. ulmi* bevattende monsters dat de agressieve stam oplevert, en het lage percentage bij de 'Belgica'. Dit is een verrassend verschil, dat niet makkelijk te verklaren is. In elk geval komt het niet doordat de 'Belgica' alleen in de weinig aangetaste kustprovincies voor zouden komen: ook uit de zeven sterker aangetaste provincies komen nog 73 monsters 'Belgica' met *C. ulmi*, waarvan 8% de agressieve stam leverde (veldiep: 106 monsters, 59% agressief); voor

Tabel 1. Aantal ingezonden monsters, aantal monsters waaruit *C. ulmi* werd geïsoleerd en het % daarvan met agressieve stam, per provincie, voor 1974 en 1975.

herkomst	1974			1975		
	monsters totaal	met <i>C. ulmi</i> totaal	agressief %	monsters totaal	met <i>C. ulmi</i> totaal	agressief %
Groningen	11	8	12	17	7	0
Friesland	6	6	17	47	30	10
Drente	4	4	25	9	6	83
Overijssel	12	10	20	52	33	61
Gelderland	13	7	0	24	11	73
Utrecht	1	1	0	35	27	7
N. Holland	35	10	0	238	145	0
Z. Holland	26	16	0	89	64	0
Zeeland	8	5	0	20	10	0
N. Brabant	28	12	17	68	39	41
Limburg	13	11	36	67	55	58
Flevoland	0	0	0	12	11	100
Buitenland	0	0	0	13	13	23
Totaal	157	90	12.2	691	441	22.4
<i>origin</i>	<i>all</i>	<i>samples</i>	<i>%</i>	<i>all</i>	<i>samples</i>	<i>%</i>
	<i>samples</i>	<i>with</i>	<i>aggressive</i>	<i>samples</i>	<i>with</i>	<i>aggressive</i>
		<i>C. ulmi</i>	<i>strain</i>		<i>C. ulmi</i>	<i>strain</i>
	1974			1975		

Table 1. Number of twig samples received, number of samples from which *C. ulmi* was isolated and occurrence of the aggressive strain as a percentage of the latter; arranged per province of origin, for 1974 and 1975.

Limburg alleen zijn de cijfers: voor 'Belgica' 9 monsters met 22% agressieve stam, voor veldiep: 39 monsters met 67% agressieve stam.

Het lage percentage voor Sarniensis is wel goed te verklaren door het feit dat bijna alle monsters die *C. ulmi* opleverden uit Noord- en Zuid-Holland afkomstig waren.

Niet in de tabel vermeld is dat van tien exemplaren van de zwarte iep of pluimiep, *U. glabra* 'Exoniensis', ziek materiaal werd ingezonden. Uit één vrijwel dode

Tabel 2. Isolaties in 1974 en 1975 per soort of kloon iep.

"soort"	<i>C. ulmi</i> totaal	agressief %	Verti- cillium	niets
veldiep	129	49	16	53
'Commelin'	20	30	0	39
'Vegeta'	51	22	0	33
'Belgica'	169	4	0	82
'Sarniensis'	35	3	3	26
anders	118	20	0	64
<i>species</i> <i>or</i> <i>clone</i>	<i>samples</i> <i>with</i> <i>C. ulmi</i>	<i>%</i> <i>aggressive</i> <i>strain</i>	<i>Verti-</i> <i>cillium</i>	<i>sterile</i> <i>samples</i>

Table 2. Isolations in 1974 and 1975 per species or clone of elm.

boom werd de agressieve stam geïsoleerd. Men neemt wel eens aan dat 'Exoniensis' in het veld resistent zou zijn; kennelijk is dit niet waar.

Opmerkelijk is dat *Verticillium* vooral in veldiep en in geringere mate in 'Sarniensis' (die ook tot *U. carpini-folia* gerekend wordt) is gevonden.

c Naar leeftijdsklasse

Een verdeling van de isolaties over de leeftijds-klassen is gegeven in tabel 3. Opmerkelijk is dat oudere bomen met *C. ulmi* slechts een heel laag percentage agressieve stam opleveren, terwijl dit percentage in de jongste groep het hoogst ligt. Bij nadere analyse blijkt dit leeftijdseffect zowel binnen de groep veldiep als binnen de 'Belgica' voor te komen.

Verticillium kwam alleen in jonge planten voor.

d Naar de verkleuring in de jaarringen

Van een groot aantal monsters is bij binnenkomst de aard van het verkleuringspatroon beschreven. Vooral werd genoteerd in welke jaarringen verkleuringen voorkwamen. Deze gegevens zijn samengevat in tabel 4. De agressieve stam is nooit geïsoleerd uit twijgen waarin de meest recente verkleuring meer dan twee jaarringen terug lag. Het hoogste percentage agressieve stammen werd gevonden in gevallen waarbij

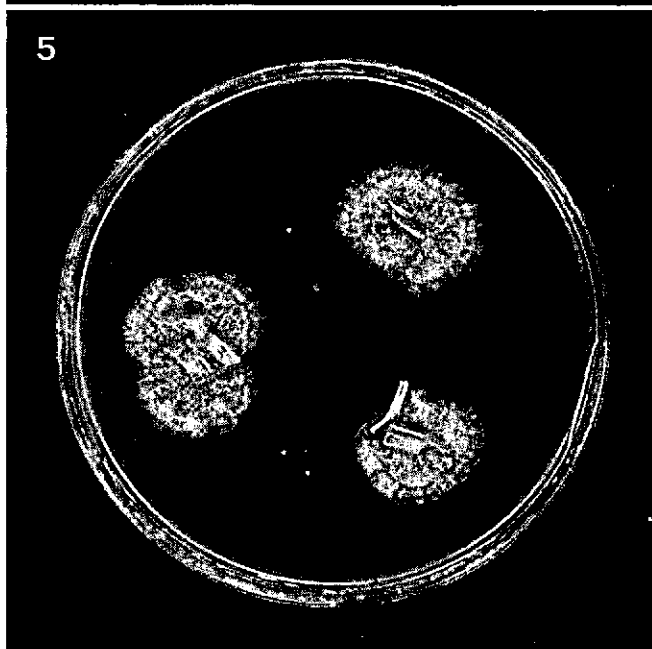
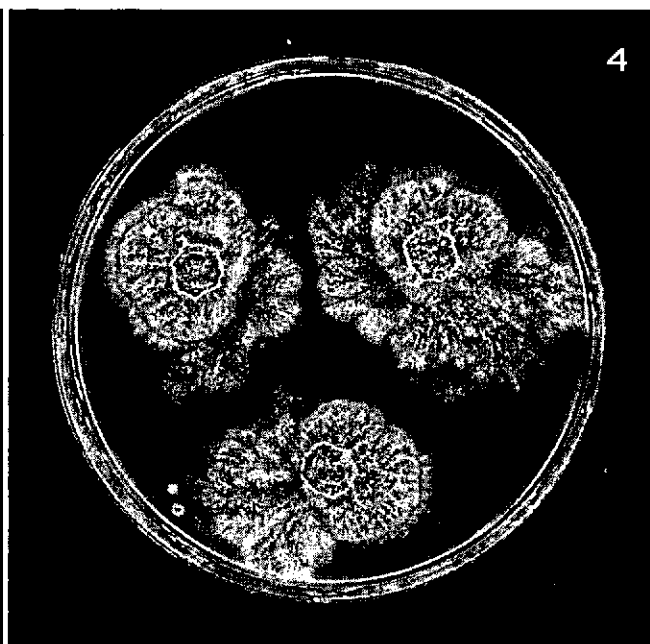
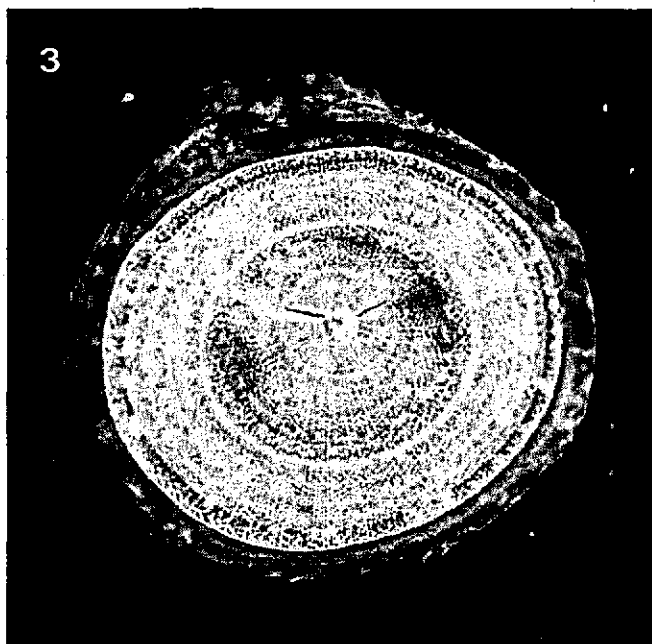


Fig. 3. Verkleuringen in de vaten van jaarringen 1971 en 1975 in een 11 à 20-jarige veldiep van het Roggebotzand (vergroet).
/ Discolourations in the annual rings of 1971 and 1975 in a sample of a young field elm (enlarged).

Fig. 4. Beeld na het uitleggen op agar van drie schijfjes van het monster uit fig. 3: er groeit een mengsel uit van de agressieve en de niet-agressieve stam. / Upon isolation from a disc of the twig of fig. 3, a mixed culture grows.

Fig. 5. Beeld na het uitleggen op agar van drie splinters van de jaarring 1971: deze ring bevat alleen de niet-agressieve stam, kenbaar aan de langzame groei en de concentrische dag-en-nachtringen / Upon isolation from a piece of wood from the annual ring of 1971, only the non-aggressive strain appears.

Fig. 6. Beeld na het uitleggen van drie splinters van de jaarring 1975: deze bevat alleen de agressieve stam, kenbaar aan snelle groei en straalsgewijs geordend luchtmycelium. — De cultures van fig. 4, 5 en 6 zijn even oud. / The aggressive strain, growing from pieces of wood of the annual ring of 1975. — The cultures of fig. 4, 5 and 6 are of the same age.

Tabel 3. Isolaties in 1974 en 1975 per leeftijdsklasse.

leeftijd	C. ulmi totaal	agressief %	Verti- cillium	niets
0-10	79	45	18	82
11-20	121	28	1	43
21-30	76	25	0	28
31-40	48	23	0	18
41-	164	4	0	83
onbekend/ no data	50	17	0	31

age	samples with C. ulmi	% aggressive strain	Verti- cillium	sterile samples

Table 3. Isolations made in 1974 and 1975 per age class.

Tabel 4. Isolaties in 1974 en 1975 per verkleuringsklasse.

verkleuringen in jaarringen	C. ulmi totaal	agres- sief %	Verti- cillium	niets	
geen verkleuring	0	0	0	52	<i>no discoloration</i>
atypisch voor C. ulmi	3	0	7	46	<i>atypical for C. ulmi</i>
niet in laatste 2 ringen	30	0	0	25	<i>not in the most recent 2 rings</i>
niet in de laatste ring	72	21	1	14	<i>not in the most recent ring</i>
in laatste en div. vorige ringen	109	7	1	21	<i>in the most recent and several earlier rings</i>
alleen in laatste + voorlaatste ring	52	25	2	5	<i>in the 2 most recent rings only</i>
alleen in laatste ring	78	56	4	13	<i>in the most recent ring only</i>
geen gegevens opgenomen	187	17	4	109	<i>no data</i>
no data	<i>samples with C. ulmi</i>	<i>% aggressive strain</i>	<i>Verti- cillium</i>	<i>sterile samples</i>	<i>discolouration in annual rings</i>

Table 4. Isolations made in 1974 and 1975, arranged according to the annual rings in which discoloration occurred.

alleen de laatste ring verkleurd was, dus bij infecties van het lopende jaar. De verkleuring veroorzaakt door Verticillium is soms duidelijk te onderscheiden van die veroorzaakt door C. ulmi.

4 Discussie

In 1974 werd de agressieve stam geïsoleerd uit 7.0% van alle ingezonden monsters, dat is uit 12.2% van de monsters die C. ulmi bevatten. In 1975 waren deze percentages verdubbeld tot 15.2% resp. 22.1% (tabel 1). Deze toename suggereert een uitbreiding van de agressieve stam. Ook het gegeven dat van de nieuwe infecties, voor zover bemonsterd, niet minder dan 56% de agressieve stam oplevert (tabel 4) duidt op toename. Deze indruk wordt bevestigd door waarnemingen in het veld.

Op grond van de verzamelde monsters lijkt het dat de agressieve stam veel meer in veldiep dan in Hol-

landse iep is opgetreden, en meer in jonge dan in oude bomen. Dit is een wat onverwacht effect, dat reëel lijkt te zijn en niet eenvoudig te verklaren is uit een eenzijdige monsternamen. Het zal interessant zijn om te volgen of dit beeld ook in de komende jaren zo zal blijven.

Over de herkomst van de agressieve stam valt weinig te concluderen. Het kaartbeeld (fig. 1) suggereert een verbreiding vanuit het zuidoosten. In dit verband dient vermeld te worden dat de agressieve stam reeds sinds 1970 uit Zuid-Duitsland bekend is (Maschnig, 1974). Het kaartbeeld pleit tegen een rechtstreekse infectie vanuit Engeland: in dat geval zou men haardgebieden immers juist in het westen verwachten, rond havens en luchthavens. — Dit zijn echter slechts aanduidingen zonder kracht van bewijs.

Opmerkelijk is dat ook enkele lokale uitbarstingen van de niet-agressieve stam zijn gesignaleerd. In en rond Haarlem, Amsterdam en Naarden werd in 1974

een plotselinge uitbarsting van de lepeziekte geconstateerd, waarvan echter alleen de niet-agressieve stam geïsoleerd kon worden. In Nieuwegein heerste in 1975 een kleine epidemie, waarbij blijkbaar zowel door de agressieve als door de niet-agressieve stam bomen gedood werden.

Daar wij tijdens dit onderzoek de beschikking kregen over grote aantallen isolaten van *C. ulmi* werd de gelegenheid aangegrepen om de groeiverschillen in cultuur nog eens in detail te onderzoeken. De meest constante kenmerken zijn het al- of niet voorkomen van de genoemde groeiringen en luchtmycelium en de verschillen in groeisnelheid. Deze verschillen hebben een doorslaggevende rol gespeeld bij de definitieve beslissing of een bepaalde isolaat van *C. ulmi* bij de ene dan wel bij de andere categorie werd ingedeeld.

Daarnaast werd door ons ook nagegaan of het wellicht mogelijk is om andere morfologische verschillen tussen de beide vormen vast te stellen en dit dan voor snellere identificatie te gebruiken. Hiervoor werden 4 niet-agressieve en 3 agressieve isolaten op verschillende voedingsbodems en bij gevarieerde temperatuur gekweekt. Uit dit onderzoek bleek dat er geen betrouwbare mogelijkheid is om deze twee vormen op grond van andere morfologische kenmerken te onderscheiden. Wel bleek dat de overgrote meerderheid van de niet-agressieve isolaten op havermoutagar een bleekgeel pigment kan vormen. Omdat de agressieve isolaten dit pigment slechts bij hoge uitzondering vormen, kan dit kenmerk als extra hulpmiddel dienen om in twijfelgevallen vast te stellen of het betreffende isolaat bij de agressieve dan wel bij de niet-agressieve categorie dient te worden ondergebracht.

Voor de medewerking bij laatstgenoemd onderzoek danken de schrijvers dr. S. de Hoog, medewerker van het Centraal bureau voor Schimmelcultures te Baarn.

Literatuur

- Anonymus. 1968. Commissie Terminologie Ned. Plantenziektenkundige termen. *Neth. J. Plant Path.* 74 (3) 65-84.
- Brasier, C. M. and J. N. Gibbs. 1973. Origin of the Dutch elm disease epidemic in Britain. *Nature* 242, April 27 1973, 607-609.
- Gibbs, J. N., H. M. Heybroek and F. W. Holmes. 1972. Aggressive strain of *Ceratocystis ulmi* in Britain. *Nature* 236, 121-122.
- Gibbs, J. N. and C. M. Brasier. 1973. Correlation between cultural characters and pathogenicity in *Ceratocystis ulmi* from Britain, Europe and America. *Nature* 241, 381-383.
- Gibbs, J. N. and C. M. Brasier. 1975. Variation in *Ceratocystis ulmi*. In: Dutch Elm Disease. Proceedings of IUFRO conference, Minneapolis-St. Paul, USA, September 1973, 53-75.
- Gibbs, J. N., C. M. Brasier, H. S. Mc Nabb Jr. and H. M. Heybroek. 1975. Further studies on pathogenicity in *Ceratocystis ulmi*. *Eur. J. For. Path.* 5 (3) 161-174. Ook: *Meded.* 138 "De Dorschkamp".
- Heybroek, H. M. 1976. The Dutch elm disease in the Old World. In: *Referate*, 16. IUFRO Kongress, München 1967, Bd V, 447-454.
- Maschnig, E. 1974. Das Ulmensterben, neue Gefahren durch eine alte Krankheit. *Allg. Forstzeits.* 29 (15) 306-308.
- Peace, T. R. 1960. The status and development of Dutch elm disease in Britain. *For. Comm. Bull.* 33, London 44 p.
- Plank, J. E. van der. 1968. Disease resistance in plants. Academic Press, New York and London 206 p.
- Went, J. C. 1954. The Dutch elm disease. Summary of fifteen years hybridization and selection work, 1937-1952. *Tijds. Plantenz.* 60, 109-127.