

CARACTERIZACIÓN MORFOLÓGICA DE *Ulmus minor*, *Ulmus pumila* Y SUS HÍBRIDOS

M.A. COGOLLUDO¹, R. LÓPEZ¹, M. BURÓN¹ y L. GIL¹.

¹ Ud. de Anatomía, Fisiología y Genética. ETSI de Montes. Ciudad Universitaria s/n. 28040 Madrid.

RESUMEN.

En la Península Ibérica se presentan naturalmente dos *taxa*. El olmo común -*Ulmus minor* Miller- y el olmo de montaña -*U. glabra* Hudson-. Una tercera especie de origen foráneo, el olmo siberiano -*U. pumila* L.-, fue introducida siglos atrás como árbol de jardinería y se ha asilvestrado a lo largo de todo el país. La hibridación natural entre *U. minor* y *U. pumila* ha originado en la Península olmedas en las que los caracteres morfológicos de ambas especies se observan mezclados, originando confusión a la hora de identificarlas. Tanto *U. pumila* como sus híbridos poseen alta resistencia a la grafiosis (DED), por esta razón son usados comúnmente en los programas de mejora genética. El presente trabajo trata de caracterizar las entidades taxonómicas *U. minor* y *U. pumila* a través de muestras recogidas tanto en olmos de parques como silvestres en un amplio rango de regiones españolas. Además, se analizan cinco poblaciones chinas de *U. pumila*, que fueron facilitadas por el DR. HEYBROEK en 1989 y plantadas en La Almoraima (Cádiz). Se han establecido los rangos de biometría foliar más probables en la población de muestreo, de *U. minor*, *U. pumila* y sus híbridos. Los análisis biométricos muestran diferencias significativas entre los tres *taxa*. Así, los rasgos más diferenciadores entre especies han resultado ser la asimetría basal, el ancho de la lámina, número de dientes, la rugosidad y la presencia de plegamientos.

P.C.: *Ulmus minor*, *Ulmus pumila*, hibridación, taxonomía, Península Ibérica.

SUMMARY.

Two elm *taxa* occur naturally in the Iberian Peninsula: the Field elm (*Ulmus minor*) and the Wych elm (*U. glabra*). In addition, a third *taxon*, the foreign Siberian elm (*U. pumila*), was probably introduced in the 16-th century as an ornamental tree and has spread spontaneously throughout the country. The natural hybridization between *U. minor* and *U. pumila* produced new individuals whose morphological traits appear to be mixed. *U. pumila* as well as its hybrids has a high resistance to the Dutch elm disease (DED). For that reason they are commonly used in breeding programs. Extensive hybridization and the high mortality produced by the last DED epidemic endanger the conservation of the native elm. In the present work, morphological traits of leaves are used to characterize the *taxa* *U. minor* and *U. pumila*. Siberian elms from Spain and China are compared with the native *U. minor*. Siberian elm has biometrics patterns that completely differentiate it from *U. minor*. The most important traits according to the difference between *taxa* are basal asymmetry, maximum width of the lamina, tooth number, rough lamina and twisted lamina.

K.W.: *Ulmus minor*, *Ulmus pumila*, hybridization, taxonomy, Iberian Peninsula.

INTRODUCCIÓN.

La taxonomía del género *Ulmus* ha dado lugar a gran cantidad de literatura y ha generado no pocas controversias. Dos características morfológicas de las hojas de los olmos distinguen al género. La primera es la asimetría bilateral, que puede ser muy pronunciada. La segunda es el margen doblemente dentado. Hay otras características importantes como el fruto en sámara alada que poseen muchas especies, en particular todos sus representantes europeos. Pero existen muy pocos caracteres florales útiles que diferencien entre *taxa* (RICHENS, 1983). Por lo tanto son los caracteres morfológicos de la hoja, la corteza y el árbol a pesar de su gran plasticidad, los más usados para diferenciar especies.

Además, este problema se ve agravado por otras causas como son la hibridación y el manejo por el hombre. En general, excepto para las especies de la sección *Blepharocarpus* (como *U. laevis* Pall.), no existen barreras para el cruzamiento o estas son muy débiles (MITTEMPERGER & LA PORTA,

1991). El porcentaje de éxito varía entre las diferentes especies y combinaciones de híbridos y está relacionado con la separación taxonómica entre los parentales.

Algunos olmos, especialmente *U. minor* Mill. *sensu* Richens e híbridos como *U. x hollandica* Mill. *sensu lato*, han sido profusamente propagados por el hombre desde tiempos prehistóricos (GIL, 1990). Algunas veces eran transportados por largas distancias hasta configurar un intrincado patrón geográfico e histórico de interconexiones (RICHENS & JEFFERS, 1975). Finalmente diversos autores destacan el papel que han jugado las Reglas Internacionales para la Nomenclatura de las Plantas y la complejidad de aplicarlas a un material recalcitrante como los olmos (RICHENS, 1983; WIEGREFE *et al.*, 1994; MACHON *et al.*, 1995).

El estudio de la variación y la taxonomía de los olmos europeos se puede realizar según seis niveles de tratamientos taxonómicos (ARMSTRONG & SELL, 1996). Desde un tratamiento monoespecífico, dado por LINNAEUS en 1753, que incluye todas las especies europeas de la sección *Ulmus* (a excepción de *U. elliptica* Koch) en una sola especie *U. campestris* L. Hasta un tratamiento de múltiples especies e híbridos (MELVILLE, 1978), que tan solo en Inglaterra reconoce hasta 6 especies y 11 híbridos interespecíficos. Finalmente RICHENS en 1983 propone un tratamiento biespecífico que se aplica a los olmos europeos de la sección *Ulmus* y los separa en *U. glabra* Hudson y en *U. minor* Miller *sensu lato*.

Esta división de la sección *Ulmus* es la más aceptada actualmente y la que utilizaremos en el presente trabajo. Ambas especies se presentan naturalmente en la Península, *U. minor* ocupa la práctica totalidad del territorio aunque escasea en Galicia, Levante y Huelva. El olmo de montaña –*U. glabra*– se ubica principalmente en los sistemas montañosos septentrionales. Una tercera especie, de origen foráneo es el olmo siberiano, *U. pumila* L. Introducida siglos atrás como árbol de jardinería, se ha adaptado y asilvestrado a lo largo de todo el país. Principalmente su frugalidad y adicionalmente su resistencia a la grafiosis han hecho de *U. pumila* un árbol habitual en parques, jardines y calles. La hibridación natural entre *U. minor* y *U. pumila* ha producido nuevos individuos cuyos caracteres naturales se encuentran mezclados. El *estatus* taxonómico de estos individuos depende de la pureza de la línea genética de sus progenitores.

Se han realizado numerosos estudios con relación a la taxonomía de los olmos. Los más recientes utilizan técnicas moleculares y entre ellos destacan los realizados por FERET & STAIRS (1971) y FERET (1972) en *U. pumila*. En olmos europeos los primeros trabajos son los de PEARCE & RICHENS (1977) y RICHENS & PEARCE (1984) más tarde Machon *et al.*, (1995, 1997) caracterizan *U. minor*, *U. glabra* con sus híbridos y *U. laevis* y COGOLLUDO *et al.*, (2000) caracterizan *U. minor* y *U. pumila* con sus híbridos.

En este último, se apunta como conclusión que ambas especies producen isoenzimas que las diferencian por completo entre ellas. Si bien, los híbridos entre ambas especies son en algunos casos producto de retrocruzamiento, que solo se ha detectado con *U. pumila*. En los casos en que se produce tal retrocruzamiento pueden no existir diferencias isoenzimáticas entre dichos híbridos y *U. pumila*. Cabe por lo tanto preguntarse si existen diferencias morfológicas claras entre ellos y *U. pumila*.

Existen, desde hace años, ejemplos del uso de la taxonomía numérica en el campo forestal y concretamente en olmos (MELVILLE, 1939). Estudios en base a la variación foliar de los olmos han sido realizados en Inglaterra (JEFFERS & RICHENS, 1970), norte de Francia (RICHENS & JEFFERS, 1975) y norte de España (RICHENS & JEFFERS, 1986). La metodología de RICHENS ha sido aplicada a los olmos ibéricos por IPINZA (1989 y 1990) que propone un modelo de continuidad taxonómica.

En vista de la dificultad que supone la enorme variación de los olmos en España y de la confusión que esto causa en cualquier intento de describir *taxa*, se hace necesario un trabajo de descripción en el que se opondan los *taxa* más controvertidos. Los objetivos de este trabajo serán por lo tanto no solo caracterizar morfológicamente *U. minor*, *U. pumila* y sus híbridos, sino cuantificar sus diferencias y apoyándose en trabajos anteriores (COGOLLUDO *et al.*, 2000) comprobar si hay

diferencias entre híbridos con diferentes patrones isoenzimáticos.

MATERIAL Y MÉTODOS.

El material vegetal utilizado puede verse en la Tabla 1. Los árboles incluidos del Banco Clonal proceden de las siguientes provincias: Alicante, Almería, Burgos, Cáceres, Cádiz, Castellón, Ciudad Real, Córdoba, Cuenca, Granada, León, Lugo, Madrid, Málaga, Palencia, Sevilla, Toledo, Valencia, Valladolid, Zamora y Zaragoza. Los híbridos están divididos en dos grupos según un análisis isoenzimático (COGOLLUDO *et al.*, 2000), los genéticamente más próximos a *U. pumila* (18), y los híbridos genéticamente intermedios (65).

Tabla 1. Material vegetal. En la tabla se indica el número de muestras.

Especie	N.	País	Población
<i>Ulmus minor</i> Mill.	47	España	Banco Clonal del CMGF, Madrid.
	39	España	Casa de Campo, Madrid.
	61	España	Madridejos, Toledo.
	32	España	Alicante, Comunidad Valenciana
<i>Ulmus pumila</i> L.	70	España	Áreas urbanas, Madrid.
	46	China	Henan, Anhui y Beijing.
Híbridos	62	España	Áreas urbanas, Madrid.
	21	España	Áreas urbanas, Valladolid.
TOTAL	378		

N. Tamaño muestral, número de individuos.

Los individuos seleccionados son árboles maduros, sin síntomas de grafiosis y con más de 5 cm de diámetro. Se extraen entre 3 y 8 brotes cortos, de acuerdo a la metodología propuesta por RICHENS (1955) y RICHENS & JEFFERS (1975 y 1986), y se selecciona como muestra la hoja subdistal. El material seleccionado queda coleccionado en un herbario. En cada muestra se miden los caracteres que se señalan en la Tabla 2. Un detallado esquema de la forma de medición de estos rasgos se indica en la Fig. 1. Las ocho primeras variables de medición directa corresponden a las propuestas por RICHENS en su metodología, a ellas se han añadido en este trabajo 14 variables cualitativas por ser de uso común en las caracterizaciones elaboradas para los árboles del Banco Clonal del C.M.G.F. Puerta de Hierro.

Tabla 2. Caracteres morfológicos de medición directa.

	Variables	Clave	
1	Longitud del peciolo	<i>pl</i>	
2	Asimetría basal	<i>ba</i>	
3	Longitud máx. de la lámina	Variables cuantitativas de RICHENS	<i>l</i>
4	Ancho máx. de la lámina		<i>mw</i>
5	Ancho del diente primario		<i>tb</i>
6	Profundidad del diente primario		<i>td</i>
7	Longitud del diente primario		<i>tl</i>
8	Número total de dientes (primarios + secundarios)		<i>tn</i>
9	Margen aserrado		<i>m1</i>
10	Margen aserrado doble		<i>m2</i>
11	Margen aserrado triple	<i>m3</i>	
12	Forma alargada	Variables cualitativas utilizadas en el CMGF Puerta de Hierro.	<i>f1</i>
13	Forma lanceolada		<i>f2</i>
14	Forma aovada		<i>f3</i>
15	Forma trasovada		<i>f4</i>
16	Forma orbicular		<i>f5</i>
17	Aspereza en el haz		<i>ah</i>
18	Aspereza en el envés		<i>ae</i>
19	Ápice acuminado		<i>a1</i>
20	Ápice apuntado		<i>a2</i>
21	Ápice apiculado		<i>a3</i>
22	Lámina plegada		<i>lp</i>

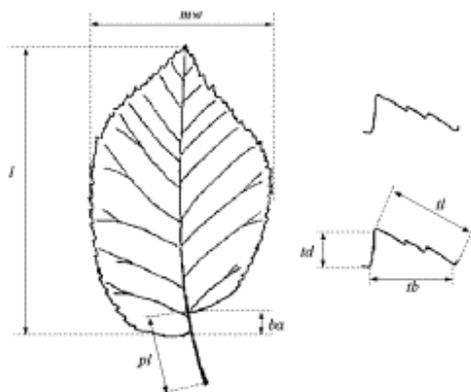


Figura 1. Esquema de medición de los caracteres foliares.

El análisis de datos se ha realizado en dos fases. La primera fase es descriptiva, a través de estadígrafos tales como la media con su intervalo de confianza al 95% y la desviación estándar trata de obtener una caracterización cuantitativa de los *taxa* a través de los datos. Durante esta fase se utilizarán los valores medios de cada árbol tipo sin transformar. Esto se realiza de acuerdo con los trabajos existentes en la bibliografía (RICHENS, 1955; JEFFERS & RICHENS, 1970; IPINZA, 1989).

En la segunda fase se analiza la varianza de cada variable morfológica atendiendo a la especie (factor fijo), el lugar de recogida o población (factor aleatorio) y las diferentes hojas medidas dentro de la copa (factor aleatorio). Adicionalmente se ha comprobado, entre otras, la hipótesis de que los híbridos genéticamente próximos a *U. pumila* y los híbridos intermedios tengan iguales caracteres morfológicos mediante las estimas correspondientes. El análisis de la varianza se ha realizado con el programa SAS (SAS, 1982) usando el procedimiento MIXED.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN.

Para cada variable se han obtenido los estadísticos descriptivos generales media, desviación estándar, mínimo valor alcanzado, máximo valor alcanzado y el coeficiente de variación. Además se han calculado los extremos del intervalo de confianza al 95%, todos estos datos figuran en la Tabla 3.

Tabla 3. Estadísticos descriptivos para *U. minor* (UM), *U. pumila* (UP) e híbridos (HY).

		N.	Media	Desv. Est.	Mínimo	Máximo	Límite		C.V.
							inferior	superior	
<i>pl</i>	UM	135	5.27	1.71	1.83	11.50	4.98	5.56	32.47
	HY	81	6.91	2.22	2.60	14.50	6.42	7.40	32.17
	UP	116	6.02	2.09	2.50	11.25	5.64	6.41	34.72
<i>ba</i>	UM	135	3.22	1.20	0.69	6.10	3.01	3.42	37.20
	HY	81	1.54	0.81	0.22	4.86	1.36	1.72	52.53
	UP	116	0.82	0.59	0.08	3.75	0.72	0.93	71.77
<i>l</i>	UM	135	48.60	6.41	34.17	68.75	47.51	49.69	13.19
	HY	81	52.84	10.14	32.0	84.00	50.60	55.08	19.19
	UP	116	46.08	9.54	27.43	72.00	44.33	47.83	20.71
<i>mw</i>	UM	135	32.53	4.54	22.60	42.67	31.76	33.31	13.95
	HY	81	29.71	6.13	16.0	55.00	28.35	31.06	20.64
	UP	116	24.25	4.10	16.50	35.00	23.50	25.00	16.89
<i>tb</i>	UM	135	3.68	0.71	2.00	5.42	3.56	3.81	19.16
	HY	81	3.92	0.72	2.9	7.54	3.76	4.08	18.46
	UP	116	3.55	0.56	2.45	5.10	3.45	3.66	15.72
<i>td</i>	UM	135	1.83	0.36	1.08	2.74	1.77	1.89	19.70
	HY	81	1.57	0.38	0.7	3.12	1.48	1.65	24.09
	UP	116	1.28	0.29	0.71	2.78	1.23	1.33	22.28
	UM	135	3.49	0.66	1.80	5.41	3.38	3.60	18.83

<i>tl</i>	HY	81	3.70	0.77	2.47	6.98	3.53	3.87	20.82
	UP	116	3.28	0.54	2.16	5.04	3.18	3.38	16.35
<i>tn</i>	UM	135	65.28	11.28	36	100	63.36	67.20	17.28
	HY	81	59.97	12.13	30	91	57.28	62.65	20.23
	UP	116	53.45	10.55	27	75	51.51	55.39	19.74

Se puede comprobar cómo la mayoría de las variables presentan coeficientes de variación muy similares en una y otra especie. Las variables que presentan coeficientes de variación con mayor diferencia en ambas especies son longitud del limbo (*l*) y asimetría basal (*ba*). Algunas variables, como la asimetría basal (*ba*), ancho máximo de la lámina (*mw*), longitud, profundidad y número de dientes primarios (*tl*, *td* y *tn*) presentan intervalos de confianza disjuntos en *U. minor* y *U. pumila*. Los valores que se han determinado en este estudio para las variables de RICHENS son muy cercanos y con menores coeficientes de variación que los ofrecidos por IPINZA (1989) para *U. minor* con 340 muestras.

Dentro de las variables categóricas, la aspereza se confirma como un carácter propio de *U. minor* tanto en el haz (*ah*, 45.19% frente a 0%) como en el envés (*ae*, 53.33% frente a 1.72%). El 64.44% de los *U. minor* presentan el ápice apuntado (*a2*), frente al 30.17% de los *U. pumila* y el 42.24% de los *U. pumila* lo presenta acuminado (*a1*), frente al 22.96% en *U. minor*. Por último cabe resaltar la gran diferencia en el carácter de lámina plegada (*lp*) que se presenta en el 73.33% de los *U. minor* y solo en el 9.48% de los *U. pumila*. Entre las características cualitativas, también son disjuntos los intervalos de confianza de la aspereza, tanto en haz como en envés (*ah* y *ae*), forma del ápice (*a1*, *a2* y *a3*) y lámina plegada (*lp*).

Como complemento a la caracterización realizada con los datos morfológicos, se presentan los ideogramas de la hoja más probable en cada una de las especies y los híbridos, realizados a partir de hojas reales y los intervalos de confianza al 95% (Fig. 2).

En el modelo de efectos fijos y efectos aleatorios resulta no significativo al 95% de probabilidad el factor repetición, que supone medir diferentes hojas dentro de la copa del árbol y valida así los estadígrafos descriptivos obtenidos en la primera fase (Tabla 4). También resulta no significativo el factor del lugar de recogida de las muestras. Este es un requisito importante para el modelo pues la influencia de ambientes diferentes durante el desarrollo foliar podría condicionar la validez estadística del muestreo.



Figura 2. Ideogramas de la hoja de *U. minor*, *U. pumila* e híbrido respectivamente, con los intervalos de confianza al 95%. Las unidades, si proceden, son en milímetros. Los porcentajes indican proporción de individuos que presentan esa determinada característica.

Para cuantificar las diferencias entre los *taxa* se han utilizado las estimas de las diferencias según el mismo modelo (Tabla 5). Esto es necesario porque las diferencias estadísticamente no siempre son significativas desde el punto de vista práctico. Así, por ejemplo es significativa la diferencia de 0.27 mm entre *U. minor* y *U. pumila* en la longitud del diente primario (*td*) pero quizá no sea muy relevante en la práctica. Lo mismo ocurre con la longitud del peciolo (*pl*) que siempre se ha destacado como un rasgo típico de *U. pumila* pero que en este estudio se encuentran

diferencias de 0.7 mm. Esta variable tiene más diferencia entre *U. minor* y los híbridos (1.33 mm). La diferencia en el número de dientes (*tn*) puede llegar a ser de 12 en el caso de comparar *U. minor* con *U. pumila*, siendo en cualquier caso perfectamente apreciables. Lo mismo ocurre con el ancho de la lámina (*mw*), que muestra diferencias de hasta 8.26 mm. La asimetría basal (*ba*) es otro carácter muy llamativo en la práctica que también lo es por la magnitud de sus diferencias que pueden ser de hasta 2.38 mm.

Tabla 4. Covarianza estimada según el modelo de efectos fijos (*taxon*) y aleatorios (población y brote medido) para cada variable. El modelo resultó significativo al 95% de probabilidad en todos los casos.

Variable	Factor	Cov.	Desv. Est.	P	Variable	Factor	Cov.	Desv. Est.	P
<i>pl</i>	Población	0.02	0.02		<i>tb</i>	Población	0.00	0.00	
	Repetición	0.71	0.54			Repetición	0.05	0.07	
	Residuos	4.39	0.16	***		Residuos	0.64	0.02	***
<i>ba</i>	Población	0.01	0.01		<i>td</i>	Población	0.00	0.00	
	Repetición	0.02	0.02			Repetición	0.01	0.01	
	Residuos	1.54	0.06	***		Residuos	0.17	0.01	***
<i>l</i>	Población	0.21	0.44		<i>tl</i>	Población	-0.00	0.00	
	Repetición	19.98	16.55			Repetición	0.03	0.04	
	Residuos	116.15	4.24	***		Residuos	0.65	0.02	***
<i>mw</i>	Población	0.00	0.00		<i>tn</i>	Población	0.39	0.71	
	Repetición	6.62	8.94			Repetición	36.89	37.99	
	Residuos	34.16	1.25	***		Residuos	170.71	6.24	***

*** indica efecto significativo al 95% de probabilidad.

Puede apreciarse también cómo el grupo de híbridos es homogéneo ya que tan solo una variable (asimetría basal, *ba*) ha resultado significativamente diferente entre los dos grupos contrastados. Esto sugiere que es posible encontrar híbridos producto de retrocruzamiento con *U. pumila* que mantengan una afinidad genética casi total con estos, como es el grupo de híbridos próximos a *U. pumila* de este estudio y que morfológicamente no se diferencien de los híbridos de primera generación. Este aspecto es importante en los ciclos de mejora genética del olmo frente a la grafiosis donde se buscan individuos con estas características (SOLLA, 2000).

Tabla 5. Valor y desviación estándar (entre paréntesis) de las diferencias entre los grupos que se indican para cada variable.

	<i>pl</i>	<i>ba</i>	<i>l</i>	<i>mw</i>	<i>tb</i>	<i>td</i>	<i>tl</i>	<i>tn</i>
<i>UM</i> vs RESTO	-1.18 (0.13)	1.95 (0.07)	-	4.71 (0.34)	-	0.39 (0.02)	-	8.08 (0.78)
<i>UM</i> vs HY	-1.33 (0.18)	1.43 (0.10)	-2.45 (0.92)	2.25 (0.49)	-0.16 (0.07)	0.31 (0.04)	-	7.24 (1.10)
HY vs HYP	-	0.61 (0.15)	-	-	-	-	-	-
<i>UM</i> vs <i>UP</i>	-0.72 (0.13)	2.38 (0.07)	3.34 (0.65)	8.26 (0.34)	0.19 (0.05)	0.58 (0.02)	0.27 (0.05)	12.03 (0.78)

Los valores omitidos indican diferencias no significativas al 95% de probabilidad. *UM*: *U. minor*. *UP*: *U. pumila*. HY: Híbridos genéticamente intermedios. HYP: Híbridos genéticamente próximos a *U. pumila*.

CONCLUSIONES.

Se han establecido los rangos de biometría foliar más probables en la población de muestreo de *U. minor*, *U. pumila* y sus híbridos (Fig. 2). Además se ha descartado la influencia en los valores medios del lugar de recogida o la población a la que pertenece y del brote que se seleccione para efectuar la medición. Además se han cuantificado estas diferencias para determinar cuáles son además de estadísticamente significativas, aplicables en la práctica. De esta comparación son las variables asimetría basal (*ba*), ancho de lámina (*mw*) y número de dientes (*tn*) las más útiles para diferenciar entre los tres *taxa* con diferencias de 2.38 mm, 8.26 mm y 12 respectivamente. Dentro de las variables cualitativas son la rugosidad y la presencia de plegamientos las que presentan más diferencias. Como conclusión final se han propuesto para entrar en el ciclo de mejora genética de *U. minor* llevado a cabo por la DGCONA y la Universidad Politécnica de Madrid los híbridos próximos a *U. pumila* con morfología más semejante a *U. minor*.

AGRADECIMIENTOS.

Este trabajo ha sido financiado por la DGCONA y el E.U. Project RESGEN CT 96-78 y se enmarca en el proyecto de conservación y mejora genética del olmo ibérico llevado a cabo por convenio entre la DGCONA y la Universidad Politécnica de Madrid.

BIBLIOGRAFÍA.

- ARMSTRONG, J.V. & SELL, P.D. (1996). *A revision of the British elms (Ulmus L., Ulmaceae): the historical background*. Botanical Journal of the Linnean Society, 120: 1, 39-50.
- COGOLLUDO, M.A.; AGÚNDEZ, D. & GIL, L. (2000). *Identification of native and hybrids elms in Spain using isozyme gene markers*. Heredity, 85, 157-166.
- FERET, P.P. & STAIRS, G.R. (1971). *Peroxidase Inheritance in Ulmus pumila L.* Forest Science, 17: 472-475.
- FERET, P.P. (1972). *Peroxidase Isozyme Variation in Interespecific Elm Hybrids*. Can. J. For. Res. 2: 264-270.
- GIL, L. (ed). (1990). *Los olmos y la grafiosis en España*. ICONA. Madrid. 300 pp.
- IPINZA, R. & GIL, L. (1989). *Mejora genética del olmo frente a la grafiosis en España*. En: Pardos, J.A. ed., *Mejora genética de especies arbóreas forestale*, 394-410. Fundación Conde del Valle de Salazar. Madrid.
- IPINZA, R. (1990). *Algunos aspectos relevantes sobre la taxonomía de los olmos ibéricos*. En Gil, L. ed., *Los olmos y la grafiosis en España*; 69-98. ICONA. Madrid.
- JEFFERS, J. & RICHENS, R. (1970). *Multivariate analysis of the English elm population*. Silvae Genetica, 19: 31-38.
- LINNAEUS, C. (1753). *Species Plantarum*. Vol. 1. Holmiae, 225-226.
- MACHON, N.; LEFRANC, M.; BILGER, I. & HENRY, J.P. (1995). *Isoenzymes as an aid to clarify the taxonomy of French elms*. Heredity, 74: 39-47.
- MACHON, N.; LEFRANC, M.; BILGER, I.; MAZER, S. J.; & SARR, A. (1997). *Allozyme variation in Ulmus species from France: analysis of differentiation*. Heredity, 78: 12-20.
- MELVILLE, R. (1939). *The application of biometrical methods to the study of elms*. Proc. of the Linnean society of London, 151: 152-159.
- MELVILLE, R. (1978). *On the discrimination of species in hybrid swarms with with special reference to Ulmus and the nomenclature of Ulmus minor Mill. and U. carpiniifolia Gled.* Taxon, 27: 345-351.
- MITTEMPERGER, L. & LA PORTA, N. (1991). *Hybridization studies in the Eurasian species of elms (Ulmus spp.)*. Silvae Genetica, 40: 237-243.
- RICHENS, R.H. & JEFFERS, J.N.R. (1975). *Multivariate analysis of the elms of Northern France. I. Variation within France*. Silvae genetica, 24: 141-150.
- RICHENS, R.H. & JEFFERS, J.N.R. (1986). *Numerical taxonomy and ethnobotany of the elms of northern Spain*. Anales Jardín Botánico de Madrid, 42(2): 325-341.
- RICHENS, R.H. & PEARCE, N.J. (1984). *Isoperoxidase variations in Ulmus L.* Forestry, 57: 75-84.
- RICHENS, R.H. (1955). *Studies on Ulmus. I. The range of variation of east anglian elms*. Watsonia, 3: 138-153.
- RICHENS, R.H. (1983). *Elm*. Cambridge University Press. Cambridge.
- SAS INSTITUTE, INC. (1982). *SAS User's guide: statistics 1982 edition*. SAS Institute, Inc. Cary, North Carolina.
- SOLLA HACH, A. (2000). *Mejora Genética de Ulmus minor Miller: selección de ejemplares resistentes a la grafiosis*, Depto. de Silvopascicultura. Universidad Politécnica de Madrid: Madrid. 135 pp.
- WIEGREFE, S.J.; SYTSMA, K.J. & GURIES, R.P. (1994). *Phylogeny of elms: molecular evidence for a sectional classification*. Systematic Botany, 19:4, 590-612.