Research paper

Jalakasurma levikust ja ohtlikkusest Eestis

Liina Jürisoo*, Allar Padari ja Rein Drenkhan

Jürisoo, L., Padari, A., Drenkhan, R. 2021. Spread and riskiness of Dutch elm disease in Estonia. – Forestry Studies | Metsanduslikud Uurimused 74, 88–111, ISSN 1406-9954. Journal homepage: http://mi.emu.ee/forestry.studies

Abstract. This review provides an overview of and describes the current situation of Dutch elm disease (DED), which is one of the most devastating diseases for elms worldwide and in Estonia. It is known that in Estonia DED's agent *Ophiostoma ulmi* has been damaging elms since the 1930s. Today a new species *Ophiostoma novo-ulmi* is considered to be an agent of DED. Since 2013 the current epidemic has been recorded in most of the counties of Estonia. The both known DED agents, *Ophiostoma novo-ulmi* subsp. *novo-ulmi* and *O. novo-ulmi* subsp. *americana* were molecularly detected on *Ulmus* spp. Additionally, one hybrid pathogen of the subspecies (*americana* x *novo-ulmi*) was identified in northern Estonia. Also, the health status of elms and the potential vector agents of the pathogen are discussed and recommendations for disease management are provided.

Key words: *Ulmus spp.*, DED, *Ophiostoma novo-ulmi* subsp. *novo-ulmi*, *Ophiostoma novo-ulmi* subsp. *americana*, invasive species, hybrid pathogen, pathogen vector.

Authors' address: Estonian University of Life Sciences, Institute of Forestry and Rural Engineering, Kreutzwaldi 5, 51006 Tartu, Estonia; *e-mail: liina.jyrisoo@emu.ee

Sissejuhatus

Jalaka perekonna looduslikud esindajad Eestis on harilik jalakas (*Ulmus glabra* Huds.) ja künnapuu (*U. laevis* Pall.). Mõlemat liiki leidub kogu Eestis, vähesel määral metsapuudena, kuid see-eest sageli haljastuses, eriti palju ajaloolistes parkides nii linnades (Aaspõllu, 1999; Kaar, 2011) kui ka maapiirkonnas (Abner *et al.*, 2007; Abner *et al.*, 2012). Laialeheliste lehtpuude hulka kuuluvad harilik jalakas ja künnapuu on ökoloogiliselt olulised liigid (Martín *et al.*, 2019a; Thor *et al.*, 2010) – nendega on kohastunud elama mitu samblikuja seeneliiki. Näiteks on harilikult jalakalt leitud 39 erinevat samblikku, kusjuures kaks neist on ohualtid ja üks ohustatud liik (Jüriado *et al.*, 2009). Ka kaks ohustatud seeneliiki nagu roosa võrkheinik (*Rhodotus palmatus*) ja jalaka-tubakanahkis (*Hymenochaete ulmicola*) sõltuvad eelkõige jalakatest (Corfixen & Parmasto, 2005; Kalamees, 2011). Looduskaitseliste tegevuskavade koostamisel jalakatest sõltuvatele liikidele, nt roosa võrkheiniku kaitse tegevuskava (Sell, 2019), tuleb arvestada muuseas ka jalakasurma levikuga.

Nagu mujal nii ohustab ka meie jalakaid jalakasurm (*Ophiostoma ulmi sensu lato*), olles üheks kõige laastavamaks jalakaliikide haiguseks kogu maailmas (Brasier, 1991; Brasier & Webber, 2019). Kahe haiguspuhangu jooksul 20. sajandil on jalakasurm hävitanud maailmas miljardeid jalakaid (Phillips & Burdekin, 1992; Herald, 2019).

DOI: 10.2478/fsmu-2021-0006

© 2021 by the authors. Licensee Estonian University of Life Sciences, Tartu, Estonia. This article is an open access article distributed under the terms and conditions of the Creative Commons Attribution (CC BY) license (http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/).

Rootsis on jalakasurma tõttu kohalike liikide (*U. glabra*, *U. laevis*, *U. minor*) arvukus vähenenud sellisel määral, et need on võetud punasesse nimistusse (Hallin, 2010). Peterburis anti ainuüksi 2015. aastal välja üle 5000 raieloa surevate jalakate eemaldamiseks (Jürisoo *et al.*, 2021a).

Jalakasurma tekitaja jalaka-siugsuu (*Ophiostoma ulmi*) on kottseen siugsuudmeliste (*Ophiostomataceae*) sugukonnast (eElurikkus, 2019). Praeguseks kõikjal levinud jalakasurma tekitaja uut liiki *Ophiostoma novo-ulmi* nimetame eesti keeles „uus jalaka-siugsuu". Jalakasurm on agressiivne, ta võib täiskasvanud puu surmata isegi 1-2 aastaga (Phillips & Burdekin, 1992; Schmidt, 2006).

Eestis on leitud jalakasurma (tekitajaks tollal arvatud *O. ulmi)* juba eelmise sajandi 30-ndatel aastatel (Lepik, 1940a; Kaar, 2011). Järgmist haiguspuhangut täheldati Eestis esmakordselt eelmise sajandi viimastel kümnenditel (M. Hanso, suulised andmed), ehkki tollal peeti meil seda haigust väheoluliseks (Kalamees & Sõmermaa, 2000). Jalakasurma levik hoogustus aga taas alates uue sajandi teisest kümnendist. Jalakasurma uut levikut võisid soodustada nii kliima soojenemine kui ka globaalne kaubandus (Brasier, 2008; Rytkönen *et al.*, 2008; Rytkönen *et al.*, 2011; Drenkhan *et al.*, 2017a; Ghelardini *et al.*, 2017), eelkõige aga patogeeni uue liigi teke ja levimine.

Jalakasurma tekitavaid seeni levitavad eelkõige vektorputukad, samuti levib patogeen lokaalselt juurekontakti kaudu (Gibbs, 1978) ning kaudselt soodustab haiguse levikut jalakate lai leviala maailmas. Jalakaid on märkimisväärselt kasutatud alleede ja parkide rajamisel, kus neid kasvab rohkesti koos. Jalakate üldise seisundi kohta Eestis enne 2014. aastat oli info lünklik. Nüüdseks on siinse töö raames uuritud jalakaid ja nende tervislikku seisundit mõjutavat jalakasurma kõikides Eesti maakondades. Seda ohtlikku, nüüdseks uue tekitajaliigi tõttu invasiivseks peetavat metsahaigust tutvustades käsitletakse artiklis jalakasurma diagnostikat, haiguse levikut, haigusetekitajate taksonoomiat, peremeestaimede seisundi patoloogilisi muutusi ja haiguse tõrje võimalusi.

Jalakasurma diagnostika

Jalakasurma esmased tunnuseid võib märgata võras vaid üksikutel okstel. Haigus tekitab puudel trahheomükoosi tüüpi kahjustust – seene elutegevuse tõttu blokeeritakse vee ja toitainete liikumine, mille tõttu varasuvel väga lühikese aja jooksul närbuvad, kolletuvad ja kuivavad kasvufaasis olevad lehed. Kärbunud lehed jäävad esialgu võrasse ja hiljem varisevad (joonis 1).

Haigustunnustega oksa ristlõikel on nähtavad tumepruunid juhtkimbud täppidena või ringina koore lähedases puidus (joonis 2).

Nakatunud puus paljuneb jalakasurma tekitaja mittesuguline arengujärk pärmilaadsetele seentele sarnase pungumise teel ning valmis eosed levivad ksüleemis kiiresti koos vee ja toitainete liikumisega (Webber & Brasier, 1984). Puude ulatuslikku, massilist suremist jalakasurma tõttu võis näha Vana-Vastseliinas Lõuna-Eestis 2018. aasta suvel (vt joonis 3).



Joonis 1. Jalakasurma esmased tunnused harilikul jalakal, haiguse tagajärjel kärbunud lehed jäävad esialgu võrasse.

Figure 1. First symptoms of Dutch elm disease – wilting leaves in tree crown.



Joonis 2. Nakatunud puult lõigatud oksa ristlõikel on nähtavad tumepruunid juhtkimbud täppidena või ringina koore lähedases puidus.

Figure 2. Cross section of twigs from an infected tree indicates a circle of vascular bundle as several brown dots or as a ring in xylem next to the floem.

Jalakasurm maailmas ja lähiriikides

Jalakasurma esimene tekitaja *Ophiostoma ulmi* (Buisman) Melin & Nannf. (varasemad sünonüümid *Graphium ulmi* M.B. Schwartz, *Ceratostomella ulmi* Buisman, *Ceratocystis ulmi* (Buisman) C. Moreau, *Pesotum ulmi* (M.B. Schwartz) J.L. Crane & Schokn) (Lepik, 1940a; Brasier & Buck, 2001), mille täpne päritolu on teadmata, registreeriti 1918. a Lääne-Euroopas (Brasier, 1979). Mõningatel andmetel oli jalakate suremist märgatud Lääne-Euroopas veel varemgi (Santini & Faccoli, 2013). Hollandis kirjeldati jalakasurma esmalt 1921. aastal, kust on pärit ka haiguse ingliskeelne nimi – *Dutch elm disease* (Clinton & McCormick, 1936). *Ophiostoma ulmi* levis 1920–1930ndatel Euroopast imporditud ja nakatunud jalakapuiduga nii Põhja-Ameerikasse kui ka Kesk-Aasiasse (Brasier, 1990).

Jalakasurma uus epideemia, mis peagi kujunes pandeemiaks, sai alguse 1970. aastatel. See hävitas jalakaid nii Euroopas, Loode- ja Kesk-Aasias kui ka Põhja-Ameerikas (Gibbs, 1978). Uue puhangu põhjustanud patogeenil *Ophiostoma novo-ulmi* tuvastati peagi kaks rassi, mis nimetati vastavalt nende levialale Euraasia rassiks (EAN) ja Põhja-Ameerika rassiks (NAN). Hiljem nimetati needsamad seenerühmad ümber *O. novo-ulmi* alamliikideks, vastavalt *O. novo-ulmi* subsp. *novo-ulmi* ja *O. novo-ulmi* subsp. *americana* (Brasier & Kirk, 2001). Lisaks erinevale üldisele levialale erinevad need kaks alamliiki teineteisest ka molekulaarselt (Pipe *et al.*, 1997;



Joonis 3. Jalakasurma tõttu surnud harilikud jalakad Vana-Vastseliinas, Võrumaal 2018. aastal.

Figure 3. In 2018, Ulmus glabra trees were killed by DED in Vana-Vastseliina, South Estonia.

Brasier & Kirk, 2001), kuid niisamuti ka haigusetekitaja agressiivsuselt (Brasier & Buck, 2001).

Nagu märgitud, on *Ophiostoma ulmi* ja *O. novo-ulmi* eri liigid (Pipe *et al.*, 2000) erineva ja ebaselge päritoluga (Brasier & Kirk, 2010). Need liigid erinevad teineteisest puhaskultuuride optimaalse kasvutemperatuuri, kuid ka seenemütseeli struktuuri (*colony pattern*) poolest ja, mis eriti oluline, nende geenides olevate nukleotiidide järjestuse poolest (Brasier, 1991). Esimese puhangu aegset *O. ulmi*'t on peetud Euroopas levivatel jalakatel suhteliselt nõrgaks patogeeniks, võrreldes kaasaegse agressiivsema patogeeni *O. novo-ulmi*'ga (Brasier, 2000a).

Meie naabermaadest on Soomes jalakasurma registreeritud eelmise sajandi teisel poolel (Hintikka, 1974), kuid värskemate andmete põhjal seda haigust Soomes teadaolevalt ei esine (Hannunen & Marinova-Todorova, 2016; Hantula, 2021). Rootsis Malmös kasvas 1985. aastal alleedel, aedades ja parkides kokku *ca* 33 000 jalakat, mis moodustas kõikidest tänavapuudest 25%. Peale jalakasurma esmaavastamist seal 1985. aastal kasvas jalakasurma juhtumite hulk kiiresti, eriti just alates 1995. aastast nii Malmö linnas kui ka lähiümbruses (Arne Mattsson, endine linnaaednik, suulised andmed). Lähiriikidest on jalakasurma tuvastatud ka Lätis (Matisone *et al.*, 2020) ja Leedus (Motiejūnaitė *et al.*, 2016), meist kaugemal Ida-Euroopas veel Tšehhis (Dvořák *et al.*, 2007), Poolas (Łakomy *et al.*, 2016), Sloveenias (Ogris, 2018) ja Horvaatias (Stančin, 2018). Vahetus läheduses Peterburis on see haigus põhjustanud massilist jalakate surma alates aastast 1995 (Jürisoo *et al.*, 2021a).

Arvatavasti jõudis *O. novo-ulmi* subsp. *novo-ulmi* Ukraina Musta mere ranniku piirkonda 1940ndatel ja levis sealt edasi Lääne-Euroopasse (Brasier, 2001). Seevastu *O. novo-ulmi* subsp. *americana* levis 1940ndatel Ameerikas Suurjärvistu piirkonnast üle kogu USA ja Kanada. Euroopasse (Ühendkuningriiki) toodi viimane 1960ndatel sisse nakatunud jalaka puiduga ning levis läänest itta (Gibbs & Brasier, 1973; Brasier, 2000a; Brasier & Kirk, 2000).

Seoses jalakasurma tekitaja päritolu otsingutega kirjeldati eelmise sajandi lõpus Himaalaja mäestiku piirkonnast leitud uut liiki *O. himal-ulmi* Brasier & Mehrotra, mis osutus selgelt lähedaseks jalakasurma tekitavatele liikidele. Kohalikele jalakatele polnud see liik patogeenne, vaid käitus pigem tagasihoidliku surnud kudede lagundajana (Brasier & Mehrotra, 1995). Sarnaselt käitub ka saaresurma tekitaja *Hymenoscyphus fraxineus* arvataval päritolumaal Ida-Aasias, kus tekitab kohalikel saare liikidel vaid vähesel määral lehtede ja võrsete kahjustusi (Drenkhan *et al.*, 2017b).

Alates 1980ndatest eristati Euroopas juba ka kahe jalakasurma tekitaval alamliigil omavahelisi hübriide – *O. novo-ulmi* subsp. *novo-ulmi* x subsp. *americana* ja *O. novo-ulmi* subsp. *americana* x subsp. *novo-ulmi* (Brasier & Kirk, 2010), mis on puhastest alamliikidest kiirema kasvuga ja sellest johtuvalt ka agressiivsemad, mida täheldati enne hübriidide avastamist (Gibbs & Brasier, 1973). Balti riikidesse ja Venemaale jõudsid need hübriidid piiride avamise järel. Praeguseks on neid hübriide juba tuvastatud Norras, Rootsis (Brasier & Kirk, 2010), Leedus (Motiejūnaitė *et al.*, 2016), Lätis (Matisone *et al.*, 2020) ja Loode-Venemaal (Peterburg) (Jürisoo *et al.*, 2021a). Hübriidide suurema agressiivsuse tõttu kasvab oht jalakate populatsioonile tulevikus veelgi (Ellstrand & Schierenbeck, 2000).

Jalakasurma tekitajate leiud Eestis

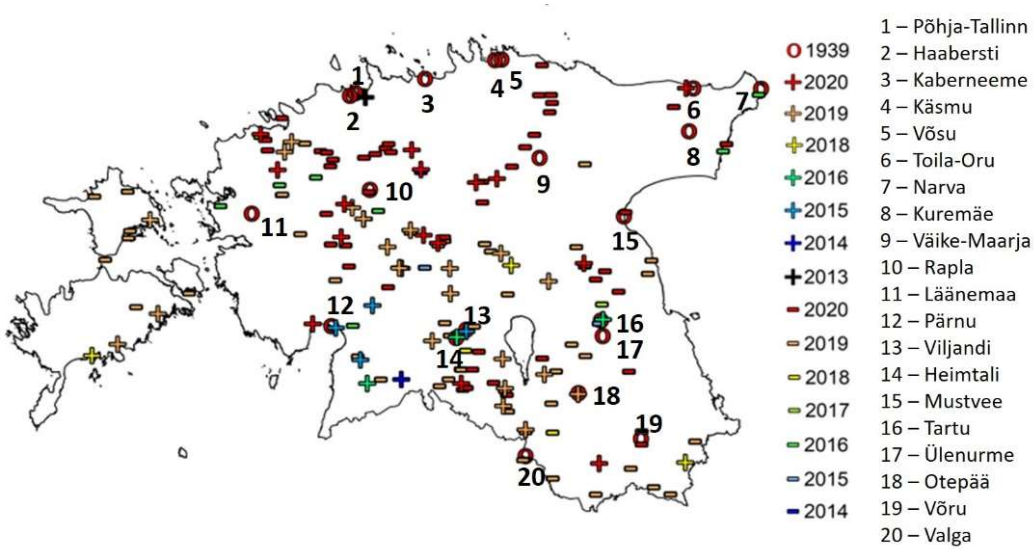
Eelmise sajandi algul kogutud informatsioon jalakasurma leviku kohta kinnitab, et see haigus oli levinud peaaegu tervel Eesti mandriosal (Lepik, 1940b). Hilisem informatsioon jalakasurma kohta pole nii süsteemne, vaid piirdub üksikute teadaannetega ajakirjanduses (Pintson, 2015; Aaspõllu, 2017; Mihkelson, 2017; Aotäht,

2018) ning märgetega parkide ja haljasalade inventeerimisdokumentides (Laas & Treumuth, 2006; Jürisoo, 2015a, 2015b; Rist, 2015). Dendroloogid on jalakatest ja künnapuudest kirjutades maininud tihti ka jalakasurma (Abner *et al.*, 2007, 2012; Kaar, 2011).

Siinse kokkuvõtva artikli koostamiseks aastatel 2013–2020 tehtud uuringud näitavad, et jalakasurm on Eestis endiselt laialt levinud (joonis 4). Piirkonnad, kus eelmise sajandi esimesel poolel jalakasurma täheldati (Lepik, 1940b), olid enamasti nakatunud ka 2020. aasta seisuga, kuid leiti ka mõningaid erinevusi (joonis 4). Eelmisel sajandil ei tuvastatud jalakasurma saartelt ja Eesti kagupoolseimast nurgast Vastseliinast. Kuid Narvas, Mustvees, Võrus ja Raplas, kus jalakasurma leiti esimese epideemia ajal, pole sellel sajandil jalakasurma tuvastatud. Heimtalis Raudna ürgoru vasemal kaldal on ligi kahel hektaril kasvanud jalakapuistust alles vaid mõned üksikud harilikud jalakad ning künnapuud. Oru pargis Ida-Virumaal Kirde-Eestis esines jalakasurma eelmise sajandi alguses, kuid 2016. aastal sealt jalakasurma ei tuvastatud, 2020. aastal leiti sealt aga taas nakatunud jalakaid. Kui jalakasurm jäi nimetatud puistus spetsialistile märkamatuks, siis sellel võib olla erinevaid võimalikke põhjusi. Näiteks võis tegemist olla perioodiga, mil toodi kusagile lähikonda jalakasurma tekitaja nakkusega istutusmaterjali või tõid nakkuse vektorputukad, kust haigus levis ka kohalikele vanematele puudele.

Nii nagu mujal maailmas tunti ka Eestis esmalt jalakasurma tekitajat nimetuse all *Ophiostoma ulmi* Buisman (Lepik, 1940a). Huvitav on seejuures märkida, et EPPO (Euroopa ja Vahemeremaade taimekaitse organisatsiooni) nimekirjas on see liik Eestis esmakordselt registreeritud 1979. aastal, samal ajal ka teistes Balti riikides (EPPO Global Database, 2019).

Sajandi lõpuks oli *O. ulmi* Eestis asendunud palju agressiivsema liigiga *O. no-*



Joonis 4. Jalakasurma leiud Eestist vastavalt aastatel 1939 ja 2013–2020, „0" – 1939 aasta positiivsed leiud, „+" – positiivsed leiud aastatel 2013–2020, „-„ – negatiivsed leiud aastatel 2013–2020 (aluskaart Haldus- ja asustusjaotus, 2020).

Figure 4. Records of DED in 1939 and 2013–2020 in Estonia, „0" – 1939 positive records, „+" – positive records in 2013–2020, „-„ – negative records in 2013–2020 (base map Haldus- ja asustusjaotus, 2020).

vo-ulmi Brasier (Hanso & Drenkhan, 2007; Drenkhan *et al*., 2017a) nii nagu see oli juhtunud ka suuremas osas Euroopas ja Põhja-Ameerikas (Brasier, 2000a).

Aastatel 2013–2016 Eestist kogutud ja analüüsitud proovide põhjal selgus, et siin on levinud *Ophiostoma novo-ulmi* mõlemad alamliigid (Jürisoo et al., 2019). Ühestki varem teadaolevast leiukohast kui ka uutest leiukohtadest *O. ulmi*'t tuvastatud pole. Kahjuks puuduvad igasugused andmed vahepealsest perioodist, mistõttu ei oska ka ennustada, millal toimus üleminek ühelt tekitajalt teisele. Euroopa päritolu alamliiki *O. novo-ulmi* subsp. *novo-ulmi* leiti sel perioodil Tartu-, Viljandi- ja Pärnumaalt, patogeensemat ameerika päritolu alamliiki (*O. novo-ulmi* subsp. *americana*) tuvastati sel ajal aga vaid Tallinnast (Jürisoo *et al*., 2019).

Kolmel aastal hinnati kokku 990 puud – 2018. aastal kaheksas, 2019. aastal 80. ja 2020. aastal 72. juhuslikult valitud jalakate kasvukohas üle Eesti. Kokku korjati sel perioodil 280 proovi, mis vastasid jalakasurma tunnustele – lehtede kolletumine või närbumine. Neist isoleeriti 108 jalakasurma tekitaja puhaskultuuri, mille rDNAst sekveneeriti ITS järjestused täpseks liigi tuvastamiseks. Kõikide puhaskultuuride andmed deponeeriti Tartu seenekultuuride kollektsiooni (Tartu Fungal Culture Collection, TFC) EMÜ metsapatoloogia labori seente puhaskultuuride alamkogusse (PAT), neist 52 määratud rDNA ITS järjestused deponeeriti rahvusvahelises Geenipangas (tabel 1). Jalakasurm tuvastati varasemas teadustöös kirjeldatud metoodika alusel (Jürisoo *et al*., 2019; Konrad *et al*., 2002). Viimaste proovide analüüside põhjal tuvastati *O. novo-ulmi* subsp. *novo-ulmi* lisaks varasemale (2013–2016) Harjumaal, Saaremaal, Võrumaa kaguosas, Jõgevamaal, Valgamaal ning Järvamaal – kokku 91 proovis (Joonis 4). 2019. aastal leiti patogeeni alamliiki subsp. *americana* juba ka Hiiumaalt ning 2020. aastal Koselt Harjumaalt ja Jalaselt Raplamaalt kogutud hariliku jalaka proovides, kokku 16 proovis (tabel 1).

Uue arenguna jalakasurma sündroomis tuvastati 2020. aastal esimest korda jalakasurma tekitaja alamliikide vahelist hübriidi (O. *novo-ulmi* subsp. *americana x novo-ulmi*) ühest Koselt (Harjumaa) korjatud hariliku jalaka proovist, seene isolaat tähistati numbriga TFC101157 (vt tabel 1).

Tabel 1. Perioodil 2018–2020 jalakatelt kogutud haigusproovid ja nende uurimise tulemused molekulaarsete määrangute järgi.

Table 1. Symptomatic samples collected from elms in the period 2018–2020 and molecularly detected DED agents.

Maakond	Proovi kogumise				Peremeestaim	Proovi nr[1]	Seene kood TFC kollektsioonis[2]	Geenipanga kood, ITS järgi	*Ophiostoma novo-ulmi* alamliik[3]	
	kuupäev	piirkond							*col1*[4]	*cu+Hph I*[5]
Harju	29.06.19	Padise	maa	park	*Ulmus glabra*	17743	TFC101145	MW575298	*nu*[6]	*nu*
	30.06.19	Audevälja	maa	park	*U. glabra*	17745	TFC101146	MW575299	*nu*	*nu*
	03.07.19	Tallinn	linn	park	*U. glabra*	17750	TFC101147		*am*[7]	*am*
	03.07.19	Tallinn	linn	park	*U. glabra*	18530	TFC101148		*am*	*am*
	03.07.19	Tallinn	linn	park	*U. glabra*	19653	TFC101149		*am*	*am*
	17.07.19	Tallinn	linn	park	*U. glabra*	18526	TFC101150		*am*	*am*
	17.07.19	Tallinn	linn	tänav	*U. glabra*	18525	TFC101151		*am*	*am*
	07.08.19	Tallinn	linn	tänav	*U. glabra*	18923	TFC101152		*am*	*am*
	04.09.19	Tallinn	linn	tänav	*U. glabra*	19213	TFC101153		*am*	*am*
	21.06.20	Tallinn	linn	park	*U. glabra*	25714	TFC101154		*am*	*am*
	21.06.20	Tallinn	linn	park	*U. glabra*	25715	TFC101155		*am*	*am*
	21.06.20	Tallinn	linn	tänav	*U. glabra*	25716	TFC101156		*am*	*am*
	04.07.20	Kose	maa	tänav	*U. glabra*	26042	TFC101157	MW575325	*am*	*nu*
	04.07.20	Kose	maa	tänav	*U. glabra*	26043	TFC101158		*am*	*am*
	04.07.20	Kose	maa	tänav	*U. glabra*	26044	TFC101159		*am*	*am*
	04.07.20	Kose	maa	tänav	*U. glabra*	26045	TFC101160		*am*	*am*
	04.07.20	Kose	maa	tänav	*U. glabra*	26046	TFC101161		*am*	*am*
	31.07.20	Triigi	maa	park	*U. glabra*	26205	TFC101162	MW575333	*nu*	*nu*
	31.07.20	Triigi	maa	park	*U. glabra*	26206	TFC101163		*nu*	*nu*
	31.07.20	Triigi	maa	park	*U. glabra*	26207	TFC101164		*nu*	*nu*
	31.07.20	Triigi	maa	park	*U. glabra*	26209	TFC101165		*nu*	*nu*

Maakond	Proovi kogumise				Peremeestaim	Proovi nr[1]	Seene kood TFC kollektsioonis[2]	Geenipanga kood, ITS järgi	*Ophiostoma novo-ulmi* alamliik[3]	
	kuupäev	piirkond							*col1*[4]	*cu+Hph I*[5]
	31.07.20	Triigi	maa	park	*U. glabra*	26210	TFC101166		*nu*	*nu*
	31.07.20	Padise	maa	park	*U. glabra*	26208	TFC101167	MW575334	*nu*	*nu*
	01.08.20	Vihterpalu	maa	park	*U. glabra*	26165	TFC101168	MW575332	*nu*	*nu*
Hiiu	07.09.19	Suuremõisa	maa	park	*U. glabra*	19217	TFC101169	MW575315	*am*	*am*
Ida-Viru	24.06.20	Toila	maa	park	*U. glabra*	25718	TFC101170	MW575324	*nu*	*nu*
	24.06.20	Toila	maa	park	*U. glabra*	25719	TFC101171		*nu*	*nu*
Jõgeva	29.07.18	Põltsamaa	linn	tänav	*U. glabra*	14903	TFC101172	MW575294	*nu*	*nu*
	29.07.18	Põltsamaa	linn	park	*U. glabra*	14913	TFC101173		*nu*	*nu*
	29.07.18	Põltsamaa	linn	park	*U. glabra*	14914	TFC101174		*nu*	*nu*
	20.06.19	Põltsamaa	linn	park	*U. glabra*	17728	TFC101175		*nu*	*nu*
	03.07.19	Põltsamaa	linn	tänav	*U. glabra*	19961	TFC101176	MW575322	*nu*	*nu*
	03.07.19	Adavere	maa	park	*U. glabra*	17753	TFC101177	MW575302	*nu*	*nu*
	21.06.19	Puurmani	maa	park	*U. glabra*	17730	TFC101178	MW575296	*nu*	*nu*
	21.06.19	Puurmani	maa	park	*U. laevis*	17735	TFC101179		*nu*	*nu*
	28.07.20	Luua	maa	mets	*U. glabra*	26145	TFC101180	MW575331	*nu*	*nu*
	06.09.20	Luua	maa	park	*'Camperdownii'*	26488	TFC101181	MW575341	*nu*	*nu*
	06.09.20	Luua	maa	park	*U. glabra*	26489	TFC101182	MW575342	*nu*	*nu*
Järva	12.08.19	Villevere	maa	park	*U. glabra*	19215	TFC101183	MW575314	*nu*	*nu*
	12.08.19	Villevere	maa	park	*U. glabra*	18928	TFC101184		*nu*	*nu*
	05.09.19	Käru	maa	tänav	*U. glabra*	19947	TFC101185	MW575317	*nu*	*nu*
	05.09.19	Käru	maa	tänav	*U. laevis*	19948	TFC101186	MW575318	*nu*	*nu*
	21.07.20	Järva-Jaani	maa	park	*U. glabra*	26133	TFC101187	MW575328	*nu*	*nu*
	21.07.20	Roosna-Alliku	maa	tee	*U. glabra*	26134	TFC101188	MW575329	*nu*	*nu*
	21.07.20	Roosna-Alliku	maa	tee	*U. glabra*	26135	TFC101189		*nu*	*nu*

Maakond	Proovi kogumise				Peremeestaim	Proovi nr[1]	Seene kood TFC kollektsioonis[2]	Geenipanga kood, ITS järgi	*Ophiostoma novo-ulmi* alamliik[3]	
	kuupäev	piirkond							*col1*[4]	*cu+Hph I*[5]
	21.07.20	Roosna-Alliku	maa	tee	*U. glabra*	26136	TFC101190		*nu*	*nu*
	21.07.20	Roosna-Alliku	maa	tee	*U. glabra*	26139	TFC101191		*nu*	*nu*
	21.07.20	Roosna-Alliku	maa	tee	*U. glabra*	26140	TFC101192		*nu*	*nu*
	21.07.20	Roosna-Alliku	maa	tee	*U. glabra*	26142	TFC101193	MW575330	*nu*	*nu*
	21.07.20	Roosna-Alliku	maa	tee	*U. glabra*	26141	TFC101194		*nu*	*nu*
	08.08.20	Kolu	maa	tee	*U. glabra*	26217	TFC101195	MW575338	*nu*	*nu*
	08.08.20	Kolu	maa	tee	*U. glabra*	26218	TFC101196		*nu*	*nu*
	08.08.20	Kolu	maa	tee	*U. glabra*	26219	TFC101197		*nu*	*nu*
	08.08.20	Laupa	maa	park	*U. glabra*	26220	TFC101198	MW575339	*nu*	*nu*
	08.08.20	Laupa	maa	park	*U. glabra*	26221	TFC101199		*nu*	*nu*
Lääne	01.08.20	Kuijõe	maa	park	*U. glabra*	26211	TFC101200	MW575335	*nu*	*nu*
	01.08.20	Kuijõe	maa	park	*U. glabra*	26212	TFC101201		*nu*	*nu*
	01.08.20	Kuijõe	maa	park	*U. glabra*	26213	TFC101202		*nu*	*nu*
	02.08.20	Kuijõe	maa	park	*U. laevis*	26214	TFC101203	MW575336	*nu*	*nu*
Pärnu	11.06.19	Tihemetsa	maa	park	*U. laevis*	19208	TFC101204	MW575310	*nu*	*nu*
	28.06.19	Tihemetsa	maa	park	*U. glabra*	19964	TFC101205	MW575323	*nu*	*nu*
	29.06.19	Pärnu	linn	tänav	*U. glabra*	17737	TFC101206	MW575297	*nu*	*nu*
	13.08.19	Tori	maa	park	*U. glabra*	18921	TFC101207	MW575308	*nu*	*nu*
	13.08.19	Tori	maa	park	*U. glabra*	18924	TFC101208		*nu*	*nu*
	13.08.19	Pärnu	linn	park	*U. glabra*	18926	TFC101209		*nu*	*nu*
	13.08.19	Tori	maa	park	*U. glabra*	19214	TFC101210		*nu*	*nu*
	01.09.19	Vändra	maa	park	*U. glabra*	19211	TFC101211	MW575312	*nu*	*nu*
	19.08.20	Audru	maa	park	*U. glabra*	26487	TFC101212	MW575340	*nu*	*nu*

Maakond	Proovi kogumise				Peremeestaim	Proovi nr[1]	Seene kood TFC kollektsioonis[2]	Geenipanga kood, ITS järgi	*Ophiostoma novo-ulmi* alamliik[3]	
	kuupäev	piirkond							*col1*[4]	*cu+Hph I*[5]
Rapla	30.06.19	Valli	maa	tee	*U. glabra*	17746	TFC101213	MW575300	*nu*	*nu*
	30.06.19	Kabala	maa	park	*U. glabra*	17748	TFC101214	MW575301	*nu*	*nu*
	05.09.19	Valli	maa	park	*U. glabra*	19954	TFC101215	MW575321	*nu*	*nu*
	02.08.20	Kirna	maa	park	*U. glabra*	26222	TFC101216		*nu*	*nu*
	08.08.20	Jalase	maa	park	*U. glabra*	26216	TFC101217	MW575337	*am*	*am*
Saare	04.08.18	Kuressaare	linn	tänav	*U. glabra*	14917	TFC101218	MW575295	*nu*	*nu*
	07.09.19	Uduvere	maa	tee	*U. glabra*	19949	TFC101219	MW575319	*nu*	*nu*
	06.09.19	Pihtla	maa	park	*U. glabra*	19953	TFC101220	MW575320	*nu*	*nu*
Tartu	26.07.18	Tartu	linn	tänav	*U. glabra*	14918	TFC101221		*nu*	*nu*
	25.07.19	Rõngu	maa	park	*U. glabra*	18537	TFC101222	MW575306	*nu*	*nu*
	28.07.19	Tartu	linn	park	*U. glabra*	19216	TFC101223		*nu*	*nu*
	15.08.20	Tartu	linn	park	*U. glabra*	26485	TFC101224		*nu*	*nu*
	15.08.20	Tartu	linn	park	*U. glabra*	26486	TFC101225		*nu*	*nu*
Valga	19.07.19	Helme	maa	park	*U. glabra*	18521	TFC101226	MW575303	*nu*	*nu*
	19.07.19	Helme	maa	park	*U. glabra*	18532	TFC101227	MW575305	*nu*	*nu*
	19.07.19	Helme	maa	park	*U. glabra*	18540	TFC101228	MW575307	*nu*	*nu*
	19.07.19	Helme	maa	park	*U. glabra*	18541	TFC101229		*nu*	*nu*
	19.07.19	Helme	maa	park	*U. glabra*	18542	TFC101230		*nu*	*nu*
	25.07.19	Riidaja	maa	park	*U. glabra*	18523	TFC101231	MW575304	*nu*	*nu*
	25.07.19	Hummuli	maa	park	*U. glabra*	18524	TFC101232		*nu*	*nu*
	02.09.19	Kibena	maa	puistu	*U. glabra*	19220	TFC101233	MW575316	*nu*	*nu*
	02.09.19	Otepää	linn	tänav	*U. glabra*	19212	TFC101234	MW575313	*nu*	*nu*

Maakond	Proovi kogumise				Peremeestaim	Proovi nr[1]	Seene kood TFC kollektsioonis[2]	Geenipanga kood, ITS järgi	*Ophiostoma novo-ulmi* alamliik[3]	
	kuupäev	piirkond							*col1*[4]	*cu+Hph I*[5]
Viljandi	20.06.19	Heimtali	maa	park	*U. glabra*	17729	TFC101235		*nu*	*nu*
	19.07.19	Viljandi	linn	tänav	*U. glabra*	18533	TFC101236		*nu*	*nu*
	13.08.19	Suure-Kõpu	maa	park	*U. glabra*	19201	TFC101237	MW575309	*nu*	*nu*
	13.08.19	Suure-Kõpu	maa	park	*U. glabra*	19203	TFC101238		*nu*	*nu*
	13.08.19	Suure-Kõpu	maa	park	*U. glabra*	19205	TFC101239		*nu*	*nu*
	13.08.19	Suure-Kõpu	maa	park	*U. glabra*	19206	TFC101240		*nu*	*nu*
	13.08.19	Suure-Kõpu	maa	park	*U. glabra*	19207	TFC101241		*nu*	*nu*
	28.08.19	Viljandi	linn	park	*U. glabra*	19209	TFC101242		*nu*	*nu*
	01.09.19	Suure-Jaani	linn	park	*U. glabra*	19210	TFC101243	MW575311	*nu*	*nu*
	16.07.20	Polli	maa	park	*U. glabra*	26129	TFC101244	MW575327	*nu*	*nu*
Võru	01.08.18	Vastseliina	maa	puistu	*U. glabra*	14889	TFC101245	MW575293	*nu*	*nu*
	01.08.18	Vastseliina	maa	puistu	*U. glabra*	14894	TFC101246		*nu*	*nu*
	01.08.18	Vastseliina	maa	puistu	*U. glabra*	14898	TFC101247		*nu*	*nu*
	13.07.19	Vastseliina	maa	park	*U. glabra*	18528	TFC101248		*nu*	*nu*
	13.07.19	Vastseliina	maa	park	*U. glabra*	18529	TFC101249		*nu*	*nu*
	05.07.20	Tsooru	maa	park	*U. glabra*	26051	TFC101250	MW575326	*nu*	*nu*
	05.07.20	Tsooru	maa	park	*U. glabra*	26052	TFC101251		*nu*	*nu*
	05.07.20	Tsooru	maa	park	*U. glabra*	26053	TFC101252		*nu*	*nu*

[1] Proovi nr – Proovi ID number, registreeritud Eesti Maaülikooli Metsapatoloogia ja -geneetika laboris / Sample ID in the collection of the Laboratory of Forest Pathology and Genetics of the Estonian University of Life Sciences.

[2] Eesti Maaülikooli seente puhaskultuuride kollektsioon /Fungal Collection in Estonian University of Life Sciences, Estonia (TFC).

[3] Kui mõlemad geenid tuvastasid erineva patogeeni alamliigi, siis on tegemist seene hübriidiga/ If both genes identified a different subspecies of the pathogen then it is considered a fungal hybrid.

[4] *col1* – *col1* tüüpi geen/ the colony type gene (Konrad *et al.* 2002).

[5] *cu+Hph* I – *cu geeni restriktsioonanalüüs ensüümiga Hph I* / ceratoulmin gene cu digested with enzyme *Hph* I (Konrad *et al.* 2002).

[6] *nu* – *Ophiostoma novo-ulmi* subsp. *novo-ulmi.*

[7] *am* – *O. novo-ulmi* subsp. *americana.*

Jalakasurma tekitajate võimalik levikustsenaarium Eestis

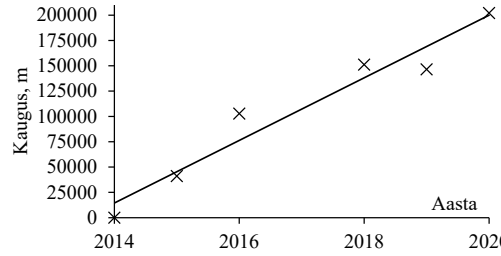
Seirates kogu Eestit, koguti süsteemselt haigusproove perekond jalaka erinevatelt liikidelt üksikvaatlustega 2013. aastal ja perioodidel 2014–2016 (Jürisoo *et al.*, 2019) ning 2018–2020. Tabelis 2 on esitatud jalakasurma tekitajate osas positiivsete proovide leiukohad ja nende kaugused vastava alamliigi esimesest molekulaarselt määratud leiust Eestis. Tabelis 2 ja joonisel 5 on esitatud nii empiirilised kui ka teoreetilised tulemused aastate kaupa, mille eesmärgiks oli katse jälitada taksonite levimise käiku Eestis.

Tabel 2. Jalakasurma enamlevinud tekitaja (*O. novo-ulmi* subsp. *novo-ulmi*) positiivsete leidude maksimaalne ja teoreetiline kaugus esimesest positiivsest leiukohast Tihemetsas (2014. a) ning leviku kiirus, hinnangud aastate järgi.

Table 2. Maximum and theoretical distance of positive records of DED pathogen (O. novo-ulmi subsp. *novo-ulmi) from the first positive sampling site in Tihemetsa (2014) and rate of spread by estimated years.*

Patogeeni tuvastamise aasta	Maksimaalne kaugus eelmisest positiivsest leiust, m	Teoreetiline kaugus (valem 1), m
2014	0	14555
2015	41078	45458
2016	102823	76362
2017	-	107265
2018	151173	138168
2019	146445	169071
2020	202068	199974

Jalakasurma tekitaja positiivsete proovide levimiskäigu üldistamiseks kogu Eestile teostati regressioonanalüüs. Regressioonanalüüsil saadud determinatsioonikordaja (R^2) on 0,971, prognoosiviga 20 104 m ja olulisuse tõenäosus (p-väärtus) 0,0012.

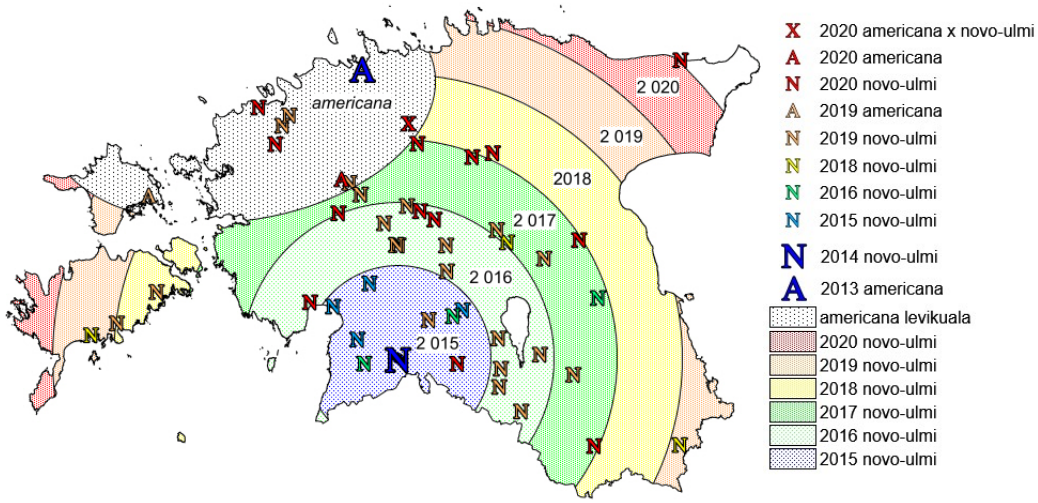


Joonis 5. Jalakasurma enamlevinud tekitaja (*O. novo-ulmi* subsp. *novo-ulmi*) nakkusega puude maksimaalne kaugus esimesest positiivsest proovikohast Tihemetsas 2014. aastal ja leviku kiirus proovi kogumise kalendriaasta järgi.

Figure 5. Maximum distance of trees infected by DED pathogen (O. novo-ulmi subsp. *novo-ulmi) from the first positive sampling site in Tihemetsa in 2014 and rate of spread by calendar years of sample collections.*

Jalakasurma tekitajate levikut Eestis on iseloomustatud patogeeni alamliigi järgi tehtud määrangute alusel (vt joonis 6).

Levikukaardilt (joonis 6) nähtuvad konkreetsete nakkusega puude leiukohad, millelt jalakasurm isoleeriti puhaskultuuri ja seejärel tuvastati täpselt molekulaarselt. Loode-Eestis on lisaks alamliigile *O. novo-ulmi* subsp. *novo-ulmi* levinud ka alamliik *O. novo-ulmi* subsp. *americana*, mille levikuala on joonisel 6 kujutatud mustatäpilise kontuurina. Olulisima tulemusena õnnestus kahe erineva alamliigi levikualade kattumise piirkonnas tuvastada agressiivsem jalakasurma tekitaja hübriid *O. novo-ulmi* subsp. *americana* x subsp. *novo-ulmi*. Täpsustavalt tuleb märkida, et antud levikukaart ei näita patogeeni varasemaid (enne 2013. aastat pärinevaid) leide (Hanso & Drenkhan, 2007; Drenkhan *et al.*, 2017a), kuna varasemast ajast pärinevaid puhaskultuure pole säilinud ning täpne alamliik on teadmata. Seepärast näitavad tulemused (joonis 6) ainult patogeeni praeguse epideemia levikut (ja seda, mida suudeti isoleerida ja määrata). Niisamuti on võimalik, et patogeen võis levida laiali ka mitmest nakkuspunktist. Loodetavasti õnnestub patogeeni uus jala-



Joonis 6. Jalakasurma tekitajate positiivsete leiukohtade paiknemine („N" – subsp. *novo-ulmi*, „A" – subsp. *americana*) ning selle tulemusel hinnatud patogeeni levik kalendriaastate järgi kasutades regressioonanalüüsi. Patogeeni hübriid (X) *O. novo-ulmi* subsp. *americana* x *novo-ulmi* tuvastati Koselt, Põhja-Eestist.

Figure 6. Location of positive samples for DED pathogen subspecies ("N" – subsp. *novo-ulmi, "A" –* subsp. *americana) and estimated spread of pathogen by calendar years using regression analysis. Pathogen hybrid (X) O. novo-ulmi* subsp. *americana x novo-ulmi was detected in Kose, North Estonia.*

ka-siugsuu ja tema alamtaksonite tegelikku algpäritolu ja levikutsentreid Eestis ja mujal tuvastada hilisemate seene populatsioonide geneetiliste uuringutega.

Jalakasurma peremeestaimed ja nende tervislik seisund

Klassi kaheidulehelised, roosilaadsete seltsi ja jalakaliste sugukonda kuuluvad euroopa jalakad kuuluvad kahte lahknevasse sektsiooni – *Blepharocarpus*, esindajaks künnapuu (*Ulmus laevis* Pallas) ja *Ulmus*, esindajateks harilik jalakas (*Ulmus glabra* Huds.) ja põldjalakas (*U. minor* Mill.) (Venturas *et al.*, 2014). Künnapuu teiste euroopa kohalike jalaka liikidega ei hübridiseeru (Mittempergher & La Porta, 1991).

Eestis looduslikult kasvavad harilik jalakas ja künnapuu on vähelevinud metsapuud, moodustades *ca* 0,2% kogu metsatagavarast (Raudsaar *et al.*, 2018). Harilik jalakas on levinud kõikjal Eestis, kuid künnapuid võib leida pigem jõgede läheduses (Kukk & Kull, 2005). Künnapuu kuulub Eestis III kaitsekategooriasse (Lilleleht, 2008), mis tähendab, et ta on ohualdis. Mõlemast liigist on arvele võetud kõik olulisteks peetavad suured puud kogu Eestis (Relve, 2011).

Samas on jalakate perekonna esindajad sagedased haljastuspuud nii linnakeskkonnas (Aaspõllu, 1999; Kaar, 2011) kui ka maapiirkonnas, k.a ajaloolistes parkides (Abner *et al.*, 2007, 2012). Mõned neist ajaloolistest parkidest on kujundatud vanadest salumetsadest (Kalda, 1995; Tamm, 2007), mis on üks parimaid kasvukohti jalakatele (Paal, 1998). Haljastuses hinnatakse jalakaid eelkõige sellepärast, et nad taluvad keskkonnast tulenevat stressi, mida linnades tekitavad muu hulgas saastunud õhk, libedusetõrje soolad, tihenenud muld, kõikjal aga põuad ja ajutised üleujutused (Townsend & Douglass, 2004; Zalapa *et al.*, 2008).

Tabel 3. Eestis hinnatud puude, korjatud haigusproovide ja puhaskultuuri isoleeritud jalakasurma tekitajate juhtumite arv aastate lõikes.

Table 3. Number of assessed trees, collected samples and isolates of DED agent in different years in Estonia.

	Aasta						Kokku
	2014	2015	2016	2018	2019	2020	
Hinnatud puid	158	313	759	107	211	672	2220
sh harilik jalakas	147	286	587	100	189	614	1923
sh künnapuu	9	26	147	0	17	58	257
Kogutud proove	42	91	105	22	182	76	518
sh harilik jalakas	42	80	93	22	169	75	481
sh künnapuu	0	10	5	0	13	1	29
Jalakasurma tekitaja puhaskultuuris	1	38	36	9	54	45	183
sh harilikul jalakal	1	36	34	9	52	44	176
sh künnapuul	0	2	2	0	2	1	7

Eestis on üldiselt künnapuude tervislik seisund parem kui harilikul jalakal, mida kinnitab ka 2014–2016 aastatel tehtud võrdlev puude tervisliku seisundi analüüs (Jürisoo *et al.*, 2019). Sama tulemus on saadud ka Loode-Venemaal Peterburis (Jürisoo *et al.*, 2021a) ja Poolas (Łakomy *et al.*, 2016). Sama võib kaudselt kinnitada ka see, et iga üheteistkümnes hariliku jalaka hinnatud puu oli nakatunud jalakasurmaga, künnapuude puhul oli jalakasurmaga nakatunud vaid iga 37. puu (tabel 3). Künnapuudel võib olla parem tervis tänu sellele, et nad on vähem atraktiivsed jalakasurma tekitajat levitavatele vektorputukatele (Santini & Faccoli, 2013).

Peremeestaimede hukkumine jalakasurma tõttu sõltub jalaka liigist (*Ulmus*), konkreetse puu vastuvõtlikkusest (Martín *et al.*, 2019b), puistu tihedusest ja võimalikest juurekontaktidest haigete ja tervete puude vahel (Santini & Faccoli, 2013).

Jalakasurmale resistentsete jalakate sordiaretust alustati kohe pärast jalakasurma avastamist. Seda on tehtud Hollandis, Itaalias, Hispaanias ja Põhja-Ameerikas (Pajares *et al.*, 2004) ning enamasti on selleks ristatud kohalikke liike Aasia liikidega, mis on jalakasurmale vastupidavamad (Zalapa *et al.*, 2008).

Resistentseid jalakaid 'New Horizon' (Johannes Grothaus, saksa puukooli Lorberg maastikuarhitekt, Euroroute R1 korraldaja, suulised andmed), mis on Jaapani ja madala jalaka hübriid (*Ulmus davidiana* var. *japonica* × *U. pumila*), istutati Eesti linnadesse (nt Tartu, Valga, Narva) 2015. aastal. Järgmisel aastal oli neil enamik viimase aasta võrsetest külmakahjustusega (joonis 7). Viimastel aastatel on need jalakad siiski olnud terved (joonis 8) ja seda ilmselt pehmete talvede tõttu. Siiski on nii lühikese ajaperioodi vältel vara hinnata nende hübriidjalakate tegelikku vastupidavust meie keskkonnatingimustele.

Euroopas resistentsetena tuntud jalakasortide kasutamine on üks võimalus jalakate säilimiseks haljastuses ka jalakasurma keskkonnas, kuid mõistlik oleks enne haljastuses kasutamist nende sobivust testida kohalikes, sh Eesti tingimustes. Seda just sellepärast, et näiteks Peterburi istutatud nn potentsiaalselt resistentseidhübriidjalakaidkahjustasjalakasurm



Joonis 7. Hübriidjalakas 'New Horizon' Narvas 2016. a

Figure 7. Hybrid elm cultivar 'New Horizon' in Narva in 2016.



Joonis 8. Hübriidjalakas 'New Horizon' Tartus 2019. a

Figure 8. Hybrid elm 'New Horizon' in Tartu in 2019.

niisamuti nagu kohalikke jalakaliike ja osad neist tuli üsna varsti pärast istutamist välja raiuda (Jürisoo *et al.*, 2021a).

Lisaks tuleb otsida haigusele vähem vastuvõtlikke isendeid ja paljundada nende järglasi ka kohalike liikide hulgast (Martín *et al.*, 2009). Oleme selle suunitlusega rajanud jalakaliikide järglaskatsealasid Järvseljale ja ka mujale Eestis. Katsealadele on istutatud erinevatest asukohtadest korjatud hariliku jalaka ja künnapuu ühe kindla puu järglased, samuti kaks erinevat perspektiivikat hübriidjalakat 'New Horizon' (*U. japonica* x *U. pumila*) ja 'Fiorente' (*U. pumila* x *U. minor*).

Kõigele lisaks tuleks linnades eelistada puittaimede liigilist mitmekesisust (Haugen, 1998). Näiteks Lõuna-Rootsis Malmös otsustati pärast enamuse nakatunud jalakate raiet, et eesmärgiks oleks kasvatada linnas kuni 500 erinevat puu taksonit ja pikemas perspektiivis veel enamgi (Arne Mattsson, suulised andmed). Hetkel on Malmös jalakad asendatud teiste, nii kodumaiste kui ka introdutseeritud liikidega, saades seejärel teiste seas suurima liigirikkusega linnaks Skandinaavias (Sjöman *et al.*, 2012).

Jalakasurma putukavektorid ja nende tuvastamine

On arvatud isegi, et Põhja-Euroopas pole jalakasurma levitavaid putukaid ja selle tõttu pole ka haigust (La Porta *et al.*, 2008). Tõepoolest ei ole Soomest sobivaid vektorputukaid leitud (Voolma *et al.*, 2004; Hannunen & Marinova-Todorova, 2016). Eestis on neid putukaid täheldatud juba möödanud sajandi esimeses pooles (Voolma *et al.*, 2004, 2000) – vähesel määral suur-maltsaüraskit (*S. scolytus*), läikivat maltsaüraskit (*S. laevis*), väike-maltsaüraskit (*S. multistriatus*) ja viimasel ajal ka jalaka-maltsaüraskit (*S. triarmatus*) (Süda, 2006). Seega ei ole küsimus haiguse levitajates, vaid pigem kliima soojenemises ja globaalses kaubanduses (Drenkhan *et al.*, 2017a). Temperatuur mõjutab nii maltsaüraskite biogeograafiat ja levikut kui ka muid olulisi tegureid, nagu kevadise lennu algust, arengu kiirust, põlvkondade arvu aastas ja suremust (eelkõige talvel). Sooja suvega võib kahjuril areneda kasvuperioodi jooksul 2-3 põlvkonda (Heliövaara & Peltonen, 1999) ning talvituvad nii vastsed kui ka valmikud. Valmikute küpsussööm on juunis-juulis, mõnedel ka alles augustis-septembris (Beaver, 1969). Putukate lendlusaeg Rootsis toimub maist septembrini (Anderbrant & Schlyter, 1987), kuid selle maksimum on juulis-augustis (Menkis *et al.*, 2016). Näiteks kattus Eestis 2019. aastal putukate lendlusaeg Rootsis registreeritud andmetega (Jürisoo *et al.*, 2021b).

Haiguse esmane levik tervele puule toimub jalaka maltsaüraskite küpsussööma ajal, kus noormardikas närib tavaliselt oksa harunemiskohal kambiumisse kuni 1 cm käigu (Baker & Norris, 1968; Pajares, 2004; Rabaglia & Lanier, 1983; Süda, 2006). Maltsaüraskite massiline rünnak toimub pigem stressis puule. Kuna jalakasurma sümptomid puul on näha alles selle hilises faasis, oleks parim, kui nakatunud puud langetatakse ja hävitatakse enne üraskite küpsussööma (Baker & Norris, 1968; Rabaglia & Lanier, 1983).

Putukad eelistavad mõningaid jalaka liike teistele või isegi liigisiseselt mõningaid isendeid teistele. Üldiselt on harilik jalakas ja künnapuu vähem atraktiivsed maltsaüraskitele kui põldjalakas ja madal jalakas (*U. pumila* L.), seda puu koores esinevate teatud keemiliste ühendite tõttu (Pajares, 2004; Webber, 2004). Niisamuti on künnapuu hariliku jalakaga võrreldes putukatele vähem atraktiivne (Santini & Faccoli, 2013). Samuti on leitud, et putukatele resistentsemad isendid võivad olla ka haigusele resistentsemad (Baker & Norris, 1968; Rabaglia & Lanier, 1983). Kohalike puude resistentsust aga saab ja tuleb testida nakatamiskatsega.

Jalakasurma levikul ja tõrjeabinõude rakendamisel on oluline teada kohapeal esinevate võimalike vektorliikide arvukust. Vektorputukate avastamiseks ja nende arvukuse hindamiseks kasutatakse feromoonpüüniseid. Feromoonid on teatavasti putukate poolt toodetavad lenduvad keemilised ühendid, mis mõjutavad putukate käitumist, näiteks paaritumisel või peremeestaime äratundmisel ning need ühendid on väga liigispetsiifilised (Vanatoa, 2004).

Kanada firma Synergy Semiochemicals on ainus, kes toodab spetsiaalseid maltsaüraskitele mõeldud feromoone, mida kasutatakse peibutusena ja mis aitavad jälgida maltsaüraskite populatsioone, nende olemasolu, lennuperioodi jms. Feromoonpüünised pole kuigi efektiivsed putukate massiliseks püüdmiseks (El-Sayed *et al.*, 2009; Haugen, 1998) ega ka paaritumise takistamiseks (El-Sayed *et al.*, 2006). Feromoone võib pigem kasutada suurte putukahulkade ligimeelitamiseks, et need ründaksid püünispuid, et siis need puud langetada ja hävitada. Tuleb aga arvestada, et feromoonidega meelitatakse putukad püünisesse, kuid iga 50 meetri raadiuses olev jalakas on potentsiaalne sihtmärk vektorputukatele (Synergy Semiochemicals Corporation, 2019), mille tagajärjel võib jalakasurma levik veelgi intensiivistuda (Boutz *et al.*, 2009).

Kuigi patogeeni ja vektori kooseksisteerimine on pigem juhuslik, siis on nad tihedalt omavahel seotud: maltsaürased on ainsaks võimalikuks looduslikuks haigusetekitaja levitajaks pikemate vahemaade taha ja seega oluliseks lüliks epideemia arengus. Vastutasuks haiguse levitamisele on putukatel rohkem süüa, sest nad toituvad eelkõige just stressis olevate ja surevate puude värskest maltspuidust, selle tõttu suureneb nende arvukus ja tulemuseks levib haigus kiiremini. Kui üks nendest lülidest kaob, siis haiguse levik ja intensiivsus aeglustub (Baker & Norris, 1968; Rabaglia & Lanier, 1983).

Jalakasurma tõrje võimalused

Jalakasurma tõrje on keeruline ja selleks kasutatud erinevad meetmed pole tihti andnud soovitud tulemusi (Pecori *et al.*, 2017).

Keemilisi tõrjevahendeid jalakasurma vastu on uuritud alates 1930ndatest, läbi on proovitud rohkem kui 600 erinevat preparaati nii mulda viies kui ka puu tüvesse süstides (Stipes, 2000). Süsteemseid fungitsiide on kasutatud nn vaktsiinidena tervete või üksikute sümptomitega puude kaitsmiseks (Scheffer *et al.*, 1988; Stipes, 2000), kuid kasutusse on neist jäänud vaid üksikud, näiteks Arbotect-20® ja Alamo (Stennes, 2000). Keemilised tõrjevahendid metsas ja linnakeskkonnas pole aga paljudes riikides lubatud, k.a Eestis. Samas olulist pikaajalist tõrjeefektiivsust need preparaadid paraku ei pakugi.

Jalakasurma biotõrje otsingutel on uuritud baktereid, seeni ja mükoviiruseid. Bakterite *Pseudomonas* spp. süstimine jalakatesse on mingil määral aidanud vähendada *O. novo-ulmi* kasvukiirust puus (Myers & Strobel, 1983) või siis tõstnud peremeestaime resistentsust haiguse suhtes (Scheffer, 1983), kuid seegi meetod pole osutunud piisavalt efektiivseks (Stipes, 2000).

Lootustandvamatest meetoditest tervete jalakate vaktsineerimine seeneliigi *Verticillium dahliae* eosmassiga on aidanud tõsta jalakate resistentsust *O. novo-ulmi* suhtes (Scheffer, 1990; Elgersma *et al.*, 1993) ning seda biotõrje meetodit kasutatakse siiani Hollandis, Saksamaal, Rootsis, Kanadas ja USAs (Voeten *et al.*, 2009; Postma *et al.*, 2014). See meetod on aga kallis, kuna vaktsineerimist tuleb igal kevadel korrata ja olenemata sellest haigestub vähene hulk jalakatest ikkagi. Seega saab puude vaktsineerimine (Voeten *et al.*, 2009) toimida vaid väga väärtuslike puude kaitseks, näiteks ajaloolistes parkides. Vaktsineerimine saab siiski olla vaid üks osa integreeritud taimekaitsest (Postma *et al.*, 2014). Jalakasurma on püütud tõrjuda veel teistegi antagonistlike seentega (nt *Monographella nivalis*, *Alternaria tennuissima*), kuid häid tulemusi pole need andnud (Hubbes & Jeng, 1981; Sutherland *et al.*, 1995; Blumenstein, 2015). On teada, et mükoviirused aitavad oluliselt vähendada jalakasurma tekitaja *O. novo-ulmi* patogeensust (Webber, 1987; Swinton & Gilligan, 1999). Seda on kasutatud USAs (Brasier, 2000b), kuid puuduseks on asjaolu, et need mõjuvad pärssivalt ainult teatud patogeeni tüvedele ja seetõttu ei ole meetod piisavalt universaalse toimega ega laialt kasutatav (Ganley & Bulman, 2016).

Seega ei ole senised keemilised ja ka biotõrje meetodid viinud olulise eduni jalakasurma tõrjel. Siiski otsivad teadlased jätkuvalt võimalikke mikroorganisme, kelle abil saaks efektiivsemalt rakendada biotõrjet jalakasurma vastu (Blumenstein, 2015; Pepori *et al.*, 2018).

Soovitusi ja põhimõtteid jalakasurma tõrjel

Praeguste teadmiste kohaselt on kõige efektiivsemaks tõrjeks haigete puude kiire avastamine ja patogeeni määramine ehk süsteemne monitooring ja nende õigeaegne raie. Selleks tuleb jalakaid hinnata vähemalt üks kord aastas, eelistatult alates juulikuust ja seda nii linnades kui ka maapiirkondades (Stipes & Campana, 1981;

Arne Mattsson, Malmö endine linnaaednik, suulised andmed). Seni on inventeerimist süsteemsemalt tehtud vaid Tallinnas ja Tartus, kuid ka seal puudub ettekujutus puude liigilisest koosseisust eramaadel. Süsteemne puude inventeerimine on näiteks Malmös aidanud kaasa jalakasurma ja sellele vastuvõtlike isendite kiirele tuvastamisele ja seega ka haiguse leviku aeglustumisele (Morgenroth & Östberg, 2017). Jalakasurma ohu vähendamisele aitaks kaasa ka vabakaubanduse sihikindel reguleerimine seadusandluse ja kontrollisüsteemi abil, mis tagaks, et me ei tooks riiki uusi patogeene juhusliku ja teadmata päritolu taimse materjali kaudu (Drenkhan *et al*., 2017a; Roy *et al*., 2014), lisaks peavad istikud vastama istikute kvaliteedinõuetele (EVS 939-2, 2020).

Avastatud haiged puud tuleb kasvuperioodil eemaldada hiljemalt 2-3 nädala jooksul nende avastamisest (Haugen, 1998) või siis puude puhkeperioodil enne aprillikuud. Raiutud nakatunud jalakate puit tuleb transportida esimesel võimalusel kinnistes konteinerites (Arne Mattsson, suulised andmed), sest vastasel juhul ei saa ära hoida vektorputukate levikut. Kui puitu ei ole võimalk transportida, siis tuleb langetatud puudel eemaldada koor ja matta puit 25 cm sügavusele mullakihi alla (Liberato *et al*., 2016) või peenestada hakkeks. Eelistatult soovitame ka nakatunud puude oksad ja puit hakkida või oksad kohapeal põletada.

Kokkuvõte ja järeldused

Jalakasurm on Eesti jalakaid kahjustanud teadaolevalt juba alates eelmise sajandi 30-ndatest aastatest. Esmalt oli patogeeniks *Ophiostoma ulmi* (ee k jalaka-siugsuu), mis nüüdseks on asendunud uue liigiga *Ophiostoma novo-ulmi*: uus jalaka-siugsuu.

Eestis on jalakasurma seiret ja jalakasurma tekitajaid detailsemalt uuritud alates 2014. aastast. Perioodil 2014–2020 on hinnatud üle 2200 jalakate perekonna esindaja, korjatud enam kui 500 haigusproovi, millest isoleeriti patogeeni puhaskultuurid. Seene isolaate on analüüsitud mitme molekulaarse praimeriga, mille tulemusel on tuvastatud haigustekitaja põhiliik (*Ophiostoma novo-ulmi*) ning selle alamliigid. Enamasti levib Eestis jalakasurma tekitaja Euroopa alamliik (subsp. *novo-ulmi*) ja vähem Põhja-Ameerika alamliik (subsp. *americana*), viimane vaid Põhja-Eestis ja Hiiumaal. Esimest korda tõestati ka patogeeni agressiivse hübriidi esinemine Eestis, seda on esialgu tuvastatud vaid Kosel Harjumaal patogeeni kahe alamliigi levikupiiril. Uurimistöö põhjal leidis kinnitust jalakasurma tekitajate esinemine Eesti 14 maakonnas, sh Tallinna, Tartu, Pärnu ja Viljandi linnas. Jalakasurma ei ole leitud Lääne-Viru maakonnas.

Kohalikest peremeestaimedest on haigusele vastuvõtlikum harilik jalakas, künnapuu tervislik seisund on oluliselt parem ja ka jalakasurma tekitajat üldse on leitud vaid üksikutelt künnapuudelt (vt tabel 3). Seepärast soovitame haljastuses kasutada jalakalistest pigem künnapuud. Haljasaladel võivad olla perspektiivikad resistentsemad jalakate sordid, kuid need vajavad enne laialdast kasutusele võtmist veel testimist.

Jalakasurma tekitaja peamisteks levitajateks on jalaka-maltsaüraskid (*Scolytus* spp.) ja eelkõige soodustab nende putukate levikut kliima soojenemine.

Teadlased otsivad pingsalt võimalusi, kuidas jalakasurma efektiivsemalt tõrjuda, kuid hästi töötavaid universaalseid tõrjevõimalusi pole seni õnnestunud leida. Kui haigus avastatakse algstaadiumis ja esineb alles üksikutel puudel, siis aitab haigete puude kiire kõrvaldamine patogeeni levikut oluliselt pidurdada.

Tänusõnad. Uurimustööd on toetanud Eesti Teadusagentuur (PSG 136) ja Keskkonnainvesteeringute Keskus. Suur tänu Dr. Märt Hanso'le väärtuslike ettepanekute ja konstruktiivsete märkuste eest ning Anneli Saluste'le keelekorrektuuri eest.

Kasutatud kirjandus

Aaspõllu, A. 1999. Cultivars of deciduous trees in Estonia. (Lehtpuude kultivarid Eestis). – Sander, H. (ed.). Dendroloogilised uurimused Eestis. Tallinn, EPMÜ Metsanduslik Uurimisinstituut, 110–137. (In Estonian).

Aaspõllu, A. 2017. The situation of native hardwood species is deteriorating. (Kodumaiste lehtpuuliikide olukord järjest halveneb). – Maaelu, 14 September 2017. (In Estonian).

Abner, O., Konsa, S., Lootus, K., Sinijärv, U. 2007. Estonian Parks 1. (Eesti pargid 1). Tallinn, Varrak. 423 pp. (In Estonian).

Abner, O., Konsa, S., Lootus, K., Sinijärv, U. 2012. Estonian Parks 2. (Eesti pargid 2). Tallinn, Varrak. 647 pp. (In Estonian).

Anderbrant, O., Schlyter, F. 1987. Ecology of the Dutch Elm Disease Vectors *Scolytus laevis* and *S. scolytus* (Coleoptera: Scolytidae) in Southern Sweden. – Journal of Applied Ecology, 24(2), 539–550. https://doi.org/10.2307/2403891.

Aotäht, A. 2018. The city hopes for a researcher of DED. (Linn loodab jalakasurma uurijale). – Sakala, 21 September 2018. (In Estonian).

Baker, J.E., Norris, D.M. 1968. Further Biological and Chemical Aspects of Host Selection by *Scolytus multistriatus*. – Annals of the Entomological Society of America, 61, 1248–1255. https://doi.org/10.1093/aesa/61.5.1248.

Beaver, R.A. 1969. Natality, mortality and control of the elm bark beetle *Scolytus scolytus* (F.) (Col., Scolytidae). – Bulletin of Entomological Research, 59, 537–540. https://doi.org/10.1017/S0007485300003527.

Blumenstein, K. 2015. Endophytic fungi in elms: implications for the integrated management of Dutch elm disease. – Doctoral thesis. Alnarp, Southern Swedish Forest Research Centre, Swedish University of Agricultural Sciences. 84 pp.

Boutz, G.E., Brewer, J.W., Bishop, J.N. 2009. Capture patterns of *Scolytus multistriatus* (Marsh.) (Col., Scolytidae) attracted to a pheromone-baited trap. – Zeitschrift für Angewandte Entomologie, 99, 366–370. https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.1985.tb01999.x.

Brasier, C.M. 1979. Dual origin of recent Dutch elm disease outbreaks in Europe. – Nature, 281, 78–80. https://doi.org/10.1038/281078a0.

Brasier, C.M. 1990. China and the origins of Dutch elm disease: an appraisal. – Plant Pathology, 39, 5–16. https://doi.org/10.1111/j.1365-3059.1990.tb02470.x.

Brasier, C.M. 1991. *Ophiostoma novo-ulmi* sp. *nov.*, causative agent of current Dutch elm disease pandemics. – Mycopathologia, 115, 151–161. https://doi.org/10.1007/BF00462219.

Brasier, C.M. 2000a. Intercontinental spread and continuing evolution of the Dutch elm disease pathogens. – Dunn, C.P. (ed.). The Elms: Breeding, Conservation, and Disease Management. Boston, Springer, 61–72. https://doi.org/10.1007/978-1-4615-4507-1_4.

Brasier, C.M. 2000b. Viruses as biological control agents of the Dutch elm disease fungus *Ophiostoma novo-ulmi*. – Dunn, C.P. (ed.). The Elms - Breeding, Conservation and Disease Management. Boston, Springer, 201–212. https://doi.org/10.1007/978-1-4615-4507-1_12.

Brasier, C.M. 2001. Rapid Evolution of Introduced Plant Pathogens via Interspecific Hybridization is leading to rapid evolution of Dutch elm disease and other fungal plant pathogens. – Bioscience, 51(2), 123–133. https://doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051[0123:reoipp]2.0.co;2.

Brasier, C.M. 2008. The biosecurity threat to the UK and global environment from international trade in plants. – Plant Pathology, 57, 792–808. https://doi.org/10.1111/j.1365-3059.2008.01886.x.

Brasier, C.M., Buck, K.W. 2001. Rapid Evolutionary Changes in a Globally Invading Fungal Pathogen (Dutch Elm Disease). – Biological Invasions, 3, 223–233. https://doi.org/10.1023/A:1015248819864.

Brasier, C.M., Kirk, S.A. 2000. Survival of clones of NAN *Ophiostoma novo-ulmi* around its probable centre of appearance in North America. – Mycological Research, 104, 1322–1332. https://doi.org/10.1017/S0953756200002732.

Brasier, C.M., Kirk, S.A. 2001. Designation of the EAN and NAN races of *Ophiostoma novo-ulmi* as subspecies. – Mycological Research, 105, 547–554. https://doi.org/10.1017/S0953756201004087.

Brasier, C.M., Kirk, S.A. 2010. Rapid emergence of hybrids between the two subspecies of *Ophiostoma novo-ulmi* with a high level of pathogenic fitness. – Plant Pathology, 59, 186–199. https://doi.org/10.1111/j.1365-3059.2009.02157.x.

Brasier, C.M., Mehrotra, M.D. 1995. *Ophiostoma himal-ulmi* sp. *nov.*, a new species of Dutch elm disease fungus endemic to the Himalayas. – Mycological Research, 99, 205–215. https://doi.org/10.1016/S0953-7562(09)80887-3.

Brasier, C.M., Webber, J.F. 2019. Is there evidence for post-epidemic attenuation in the Dutch elm disease pathogen *Ophiostoma novo-ulmi*? – Plant Pathology, 68, 921–929. https://doi.org/10.1111/ppa.13022.

Clinton, G.P., McCormick, F.A. 1936. Dutch elm disease. *Graphium ulmi*. – Connecticut Agricultural Experiment Station, Bulletin 389, 701–752.

Corfixen, P., Parmasto, E. 2005. *Hymenochaete ulmicola* sp. *nov.* (Hymenochaetales). – Mycotaxon, 91, 465–469.

Drenkhan, R., Adamson, K., Drenkhan, T., Agan, A., Laas, M. 2017a. New problems in dendropathology – new and invasive pathogens. – Forestry Studies / Metsanduslikud Uurimused, 67, 50–71. https://doi.org/10.1515/fsmu-2017-0012.

Drenkhan, R., Solheim, H., Bogacheva, A., Riit, T., Adamson, K., Drenkhan, T., Maaten, T., Hietala, A.M. 2017b. *Hymenoscyphus fraxineus* is a leaf pathogen of local *Fraxinus* species in the Russian Far East. – Plant Pathology, 66, 490–500. https://doi.org/10.1111/ppa.12588.

Dvořák, M., Tomšovský, M., Jankovský, L., Novotný, D. 2007. Contribution to identify the causal agents of Dutch elm disease in the Czech Republic. – Plant Protection Science, 43, 142–145. https://doi.org/10.17221/2243-PPS.

eElurikkus, 2019. *Ophiostoma ulmi*. [WWW Document]. – URL https://elurikkus.ee/biehub/species/161882#classification. [Accessed 14 December 2019].

El-Sayed, A.M., Suckling, D.M., Wearing, C.H., Byers, J.A. 2006. Potential of Mass Trapping for Long-Term Pest Management and Eradication of Invasive Species. – Journal of Economic Entomology, 99, 1550–1564. https://doi.org/10.1093/jee/99.5.1550.

El-sayed, A.M., Suckling, D.M., Byers, J.A., Jang, E.B., Wearing, C.H. 2009. Potential of 'Lure and Kill' in Long-Term Pest Management and Eradication of Invasive Species. – Journal of Economic Entomology, 102, 815–835. https://doi.org/10.1603/029.102.0301.

Elgersma, D.M., Roosien, T., Scheffer, R.J. 1993. Biological control of Dutch elm disease by exploiting resistance in the host. – Sticklen, M.B., Sherald, J.L. (eds.). Dutch Elm Disease Research. New York, NY, Springer, 188–192. https://doi.org/10.1007/978-1-4615-6872-8.

Ellstrand, N.C., Schierenbeck, K.A. 2000. Hybridization as a stimulus for the evolution of invasiveness in plants? – Proceedings of the National Academy of Sciences, 97, 7043–50. https://doi.org/10.1073/pnas.97.13.7043.

EPPO Global Database, 2019. EPPO. [WWW Document]. – URL https://gd.eppo.int/ . [Accessed 7 June 2019].

EVS 939-2:2020, 2020. Woody plants in landscaping. Part 2: Quality Requirements for the Nursery Plants. (Puittaimed haljastuses. Osa 2: Ilupuude ja -põõsaste istikute kvaliteedinõuded). Tallinn, Eesti Standardimis- ja Akrediteerimiskeskus. 23 pp.

Ganley, R.J., Bulman, L.S. 2016. Dutch elm disease in New Zealand: impacts from eradication and management programmes. – Plant Pathology, 65, 1–9. https://doi.org/10.1111/ppa.12527.

Ghelardini, L., Luchi, N., Pecori, F., Pepori, A.L., Danti, R., Della Rocca, G., Capretti, P., Tsopelas, P., Santini, A. 2017. Ecology of invasive forest pathogens. – Biological Invasions, 19, 3183–3200. https://doi.org/10.1007/s10530-017-1487-0.

Gibbs, J., Brasier, C.M. 1973. Correlation between cultural characters and pathogenicity in *Ceratocystis ulmi* from Britain, Europe and America. – Nature, 241, 381–383. https://doi.org/10.1038/241381a0.

Gibbs, J.N. 1978. Intercontinental Epidemiology of Dutch Elm Disease. – Annual Review of Phytopathology, 16, 287–307. https://doi.org/10.1146/annurev.py.16.090178.001443.

Hallin, A.-K. 2010. Ash and elm join the Swedish Red List. [WWW Document]. – URL https://www.innovations-report.de/html/berichte/biowissenschaften-chemie/ash-elm-join-swedish-red-list-153585.html. [Accessed 16 June 2020].

Hannunen, S., Marinova-Todorova, M. 2016. Pest Risk Assessment for Dutch elm disease. – Evira Research Reports 1/2016. Viikki, Helsinki, Finnish Food Safety Authority Evira. 106 pp.

Hanso, M., Drenkhan, R. 2007. Trees in forests and towns are suffering from the extreme weather conditions. (Metsa- ja linnapuud ilmastiku äärmuste vaevas). – Eesti Loodus, 58, 6–13. (In Estonian).

Hantula, J. 2021. The story of Dutch elm disease. (Hollanninjalavataudin tarina). – Sorbifolia, 52, 31–35. (In Finnish).

Haugen, L. 1998. How to identify and manage Dutch elm disease. St. Paul, MN, U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Northeastern Area State and Private Forestry. 26 pp.

Heliövaara, K., Peltonen, M. 1999. Bark Beetles in a Changing Environment. – Ecological Bulletins, 47, 48–59.

Herald, 2019. Hundreds of Dutch elm disease trees to be felled. The Herald Scotland Online. [WWW Document]. – URL https://www.heraldscotland.com/news/17535477.hundreds-dutch-elm-disease-trees-felled/. [Accessed 16 June 2020].

Hintikka, V. 1974. *Ceratocystis ulmi* in Finland. – Karstenia, 14, 32–32. https://doi.org/10.29203/ka.1974.87.

Hubbes, M., Jeng, R.S. 1981. Aggressiveness of *Ceratocystis ulmi* strains and induction of resistance in *Ulmus americana*. – European Journal of Forest Pathology, 11, 257–264. https://doi.org/10.1111/j.1439-0329.1981.tb00094.x.

Jüriado, I., Liira, J., Paal, J. 2009. Diversity of epiphytic lichens in boreo-nemoral forests on the North-Estonian limestone escarpment: The effect of tree level factors and local environmental conditions. – Lichenologist, 41, 81–96. https://doi.org/10.1017/S0024282909007889.

Jürisoo, L. 2015a. Voltveti manor park maintenance plan for 2015-2024. (Voltveti mõisa pargi hoolduskava 2015–2024). (In Estonian).

Jürisoo, L. 2015b. Dendrological assessment of Heimtali park. (Heimtali pargi dendroloogiline hinnang). (In Estonian).

Jürisoo, L., Adamson, K., Padari, A., Drenkhan, R. 2019. Health of elms and Dutch elm disease in Estonia. – European Journal of Plant Pathology, 154, 823–841. https://doi.org/10.1007/s10658-019-01707-0.

Jürisoo, L., Selikhovkin, A. V., Padari, A., Shevchenko, S. V., Shcherbakova, L.N., Popovichev, B.G., Drenkhan, R. 2021a. The extensive damages of elms by Dutch elm disease agents and their hybrids in north-western Russia. – Urban Forestry & Urban Greening, 63, 127214. https://doi.org/10.1016/j.ufug.2021.127214.

Jürisoo, L., Süda, I., Agan, A., Drenkhan, R. 2021b. Vectors of Dutch elm disease in northern Europe. – Insects, 12, 393.

Kaar, E. 2011. Elms in Estonia. (Jalakas ja künnapuu Eestis). – Eesti Loodus, 62(3). (In Estonian).

Kalamees, K. 2011. Wrinkled Peach: rare fungus on elms. (Roosa võrkheinik: seenharuldus jalakal). – Eesti Loodus, 2011/03. (In Estonian).

Kalamees, K., Sõmermaa, A.-L. 2000. Order ophiostomatales. (Selts Siugsuudmelaadsed, Ophiostomatales). – Kalamees, K. (ed.). Tartu, Eesti seenestik EPMÜ ZBI, 52. (In Estonian).

Kalda, A. 1995. Broadleaved forests in Estonia. – Aaviksoo, K., Kull, K., Paal, J., Trass, H. (eds.). Consortium Masingii: a Festschrift for Viktor Masing. Tartu, Tartu University, 89–95.

Konrad, H., Kirisits, T., Riegler, M., Halmschlager, E., Stauffer, C. 2002. Genetic evidence for natural hybridization between the Dutch elm disease pathogens *Ophiostoma novo-ulmi* ssp. *novo-ulmi* and *O. novo-ulmi* ssp. *americana*. – Plant Pathology, 51, 78–84. https://doi.org/10.1046/j.0032-0862.2001.00653.x.

Kukk, T., Kull, T. 2005. Atlas of the Estonian Flora. (Eesti taimede levikuatlas). Tartu, Eesti Maaülikooli Põllumajandus- ja Keskkonnainstituut. 528 pp. (In Estonian).

La Porta, N., Capretti, P., Thomsen, I.M., Kasanen, R., Hietala, A.M., Von Weissenberg, K. 2008. Forest pathogens with higher damage potential due to climate change in Europe. – Canadian Journal of Plant Pathology 30, 177–195. https://doi.org/10.1080/07060661.2008.10540534.

Laas, E., Treumuth, S. 2006. Dendrological inventory of Voltvet manor park and Tihemetsa arboretum. (Voltveti mõisapargi ja Tihemetsa arboreetumi dendroloogiline inventuur). Tartu, Estonian University of Life Sciences. 78 pp. (In Estonian).

Łakomy, P., Kwaśna, H., Kuźmiński, R., Napierała-Filipiak, A., Filipiak, M., Behnke, K., Behnke-Borowczyk, J. 2016. Investigation of *Ophiostoma* population infected elms in Poland. – Dendrobiology 76, 137–144. https://doi.org/10.12657/denbio.076.013.

Lepik, E. 1940a. Estonia. The Elm disease in the country. – International Bulletin of Plant Protection, International Review of Agriculture, 31, 2.

Lepik, E. 1940b. Why are our elms drying out? (Miks kuivavad meie jalakad?). – Postimees, 16 June 1940, 5. (In Estonian).

Liberato, J.R., Scott, C.R., Dick, M.A., Inglis, C., Dunnell, K.L., Bergdahl, A.D. 2016. Dutch Elm Disease. – Bergdahl, A. D., Hill, A. (eds.). Diseases of Trees in the Great Plains. General Technical Report RMRS-GTR-335. Fort Collins, CO, USDA, Forest Service, Rocky Mountain Research Station, 126–128.

Lilleleht, V. 2008. Red Data Book of Estonia. (Eesti Punane Raamat). Tartu, Commission for Nature Conservation of the Estonian Academy of Sciences. 38 pp. (In Estonian).

Martín, J.A., Solla, A., Esteban, L.G., de Palacios, P., Gil, L. 2009. Bordered pit and ray morphology involvement in elm resistance to *Ophiostoma novo-ulmi*. – Canadian Journal of Forest Research, 39, 420–429. https://doi.org/10.1139/X08-183.

Martín, Juan A, Sobrino-Plata, J., Coira, B., Medel, D., Collada, C., Gil, L. 2019a. Growth resilience and oxidative burst control as tolerance factors to Ophiostoma novo-ulmi in Ulmus minor. – Tree Physiology, 39, 1512–1524. https://doi.org/10.1093/treephys/tpz067.

Martín, Juan A., Sobrino-Plata, J., Rodríguez-Calcerrada, J., Collada, C., Gil, L. 2019b. Breeding and scientific advances in the fight against Dutch elm disease: Will they allow the use of elms in forest restoration? – New Forests, 50, 183–215. https://doi.org/10.1007/s11056-018-9640-x.

Matisone, I., Kenigsvalde, K., Zaļuma, A., Burņeviča, N., Šņepste, I., Matisons, R., Gaitnieks, T. 2020. First report on the Dutch elm disease pathogen *Ophiostoma novo-ulmi* from Latvia. – Forest Pathology, 50, e12601. https://doi.org/10.1111/efp.12601.

Menkis, A., Östbrant, I.L., Davydenko, K., Bakys, R., Balalaikins, M., Vasaitis, R. 2016. Scolytus multistriatus associated with Dutch elm disease on the island of Gotland: phenology and communities of vectored fungi. – Mycological Progress, 15, 1–8. https://doi.org/10.1007/s11557-016-1199-3.

Mihkelson, L. 2017. Fungal disease kills elms. (Seenhaigus tapab jalakaid). – Maaleht, 1 August 2017. (In Estonian).

Mittempergher, L., La Porta, N. 1991. Hybridization studies in the Eurasian species of elm (*Ulmus* spp.). – Silvae Genetica, 40, 237–243.

Morgenroth, J., Östberg, J. 2017. Measuring and monitoring urban trees and urban forests. – Ferrini, F., Bosch, C.C.K. van den, Fini, A. (eds.). Routledge Handbook of Urban Forestry. London, New York, Routledge, 33–48.

Motiejūnaitė, J., Kutorga, E., Kasparavičius, J., Lygis, V., Norkutė, G. 2016. New records from Lithuania of fungi alien to Europe. – Mycotaxon, 131, 49–60. https://doi.org/10.5248/131.49.

Myers, D.F., Strobel, G.A. 1983. Pseudomonas syringae as a microbial antagonist of Ceratocystis ulmi in the apoplast of American elm. – Transactions of the British Mycological Society, 80, 389–394. https://doi.org/10.1016/s0007-1536(83)80034-5.

Ogris, N. 2018. Ash dieback and Dutch elm disease: Current situation and prospects in Slovenia. – Baltic Forestry, 24, 181–184.

Paal, J. 1998. Rare and threatened plant communities of Estonia. – Biodiversity & Conservation, 7, 1027–1049. https://doi.org/10.1023/A:1008857014648.

Pajares, J. 2004. Elm breeding for resistance against bark beetle. – Investigacion Agraria: Sistemas y Recursos Forestales, 13, 207–216. https://doi.org/10.5424/825.

Pajares, J., García, S., Martín, D., Diez, J.J., García-Vallejo, M.C. 2004. Feeding responses by Scolytus scolytus to twig bark extracts from elms. – Investigacion Agraria: Sistemas y Recursos Forestales, 13, 217–226. https://doi.org/10.5424/826.

Pecori, F., Ghelardini, L., Luchi, N., Pepori, A.L., Santini, A. 2017. Lights and Shadows of a Possible Strategy to Cope with Alien and Destructive Forest Pathogens: the Example of Breeding for Resistance to Dutch Elm Disease in Italy. – Baltic Forestry, 23, 255–263.

Pepori, A.L., Bettini, P.P., Comparini, C., Sarrocco, S., Bonini, A., Frascella, A., Ghelardini, L., Scala, A., Vannacci, G., Santini, A. 2018. Geosmithia-Ophiostoma: a New Fungus-Fungus Association. – Microbial Ecology, 75, 632–646. https://doi.org/10.1007/s00248-017-1062-3.

Phillips, D.H., Burdekin, D.A. 1982. Diseases of Forest and Ornamental Trees. London, Palgrave Macmillan UK. 435 pp. https://doi.org/10.1007/978-1-349-06177-8.

Pintson, M.-L. 2015. The infectious and rapidly killing Dutch elm disease reached Tartu. (Ülinakkav ja kiirelt tappev jalakasurm jõudis Tartusse). – Postimees, 15 May 2017. (In Estonian).

Pipe, N.D., Buck, K.W., Brasier, C.M. 1997. Comparison of the cerato-ulmin (cu) gene sequences of the Himalayan Dutch elm disease fungus *Ophiostoma himal-ulmi* with those of *O. ulmi* and *O. novo-ulmi* suggests that the cu gene of *O. novo-ulmi* is unlikely to have been acquired recently from *O. himal-ulmi*. – Mycological Research, 101, 415–421. https://doi.org/10.1017/S0953756296002754.

Pipe, N.D., Brasier, C.M., Buck, K.W. 2000. Evolutionary Relationships of the Dutch Elm Disease Fungus *Ophiostoma novo-ulmi* to Other *Ophiostoma* Species Investigated by Restriction Fragment Length Polymorphism Analysis of the rDNA Region. – Journal of Phytopathology, 148, 533–539. https://doi.org/10.1046/j.1439-0434.2000.00556.x.

Postma, J., Goossen-van de Geijn, H., Schraven, R. 2014. Biological control of Dutch elm disease. – Proceedings of the IOBC Working Group "Biocontrol of Plant Diseases", Sweden, 15-18 June 2014. Uppsala, 221–222.

Rabaglia, R.J., Lanier, G.N. 1983. Effects of multilure components on twig-crotch feeding by European elm bark beetles. – Journal of Chemical Ecology, 9, 1513–1523. https://doi.org/10.1007/BF00988417.

Raudsaar, M., Sims, A., Timmusk, T., Pärt, E., Nikopensius, M. 2018. Forest resources. – Yearbook Forest 2017 (Aastaraamat Mets 2017). Tallinn, Keskkonnaagentuur, 17–86. (In Estonian).

Relve, H. 2011. The thickest elms in Estonia. (Eesti jämedaimad jalakad ja künnapuud). – Eesti Loodus, 2011/12. (In Estonian).

Rist, E. 2015. Inventory of Tihemetsa park. (Tihemetsa pargi inventuur). Tihemetsa: Lõputöö. (In Estonian).

Roy, B.A., Alexander, H.M., Davidson, J., Campbell, F.T., Burdon, J.J., Sniezko, R., Brasier, C.M. 2014. Increasing forest loss worldwide from invasive pests requires new trade regulations. – Frontiers in Ecology and the Environment, 12, 457–465. https://doi.org/10.1890/130240.

Rytkönen, A., Lilja, A., Petäistö, R.L., Hantula, J. 2008. Irrigation water and Phytophthora cactorum in a forest nursery. – Scandinavian Journal of Forest Research, 23, 404–411. https://doi.org/10.1080/02827580802419034.

Rytkönen, A., Lilja, A., Drenkhan, R., Gaitnieks, T., Hantula, J. 2011. First record of Chalara fraxinea in Finland and genetic variation among isolates sampled from Åland, mainland Finland, Estonia and Latvia. – Forest Pathology, 41, 169–174. https://doi.org/10.1111/j.1439-0329.2010.00647.x.

Santini, A., Faccoli, M. 2013. Dutch elm disease and elm bark beetles: a century of association. [WWW Document]. – URL. https://doi.org/10.3832/IFOR1231-008. [Accessed 24 May 2019].

Scheffer, R.J. 1983. Biological control of Dutch elm disease by *Pseudomonas* species. – Annals of Applied Biology, 103, 21–30. https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.1983.tb02736.x.

Scheffer, R.J. 1990. Mechanisms Involved in Biological Control of Dutch Elm Disease. – Journal of Phytopathology, 130, 265–276. https://doi.org/10.1111/j.1439-0434.1990.tb01177.x.

Scheffer, R.J., Brakenhoff, A.C., Kerkenaar, A., Elgersma, D.M. 1988. Control of Dutch elm disease by the sterol biosynthesis inhibitors fenpropimorph and fenpropidin. – Netherlands Journal of Plant Pathology, 94, 161–173. https://doi.org/10.1007/BF01978005.

Schmidt, O. 2006. Wood and Tree Fungi. Biology, Damage, Protection and Use. Berlin, Heidelberg, Springer. 336 pp.

Sell, I. 2019. Action plan for conservation of *Rhodotus palmatus*. (Roosa võrkheiniku (*Rhodotus palmatus*) kaitse tegevuskava). [WWW Document]. – URL https://keskkonnaamet.ee/media/691/download. [Accessed 14 December 2019]. (In Estonian).

Sjöman, H., Östberg, J., Bühler, O. 2012. Diversity and distribution of the urban tree population in ten major Nordic cities. – Urban Forestry & Urban Greening, 11, 31–39. https://doi.org/10.1016/j.ufug.2011.09.004.

Stančin, P., 2018. Characterisation of fungus *Ophiostoma novo-ulmi* isolated from field elm samples in Croatia. (Karakterizacija gljive *Ophiostoma novo-ulmi* izolirane iz uzoraka nizinskog brijesta s područja Hrvatske). – Undergraduate Thesis. Osijek, Josip Juraj Strossmayer University of Osijek, Department of Biology. 23 pp. (In Croatian).

Stennes, M.A. 2000. Dutch elm disease chemotherapy with Arbotect 20-S® and Alamo®. – Dunn, C.P. (ed.). The Elms: Breeding, Conservation, and Disease Management. Boston, Springer, 173–188. https://doi.org/10.1007/978-1-4615-4507-1_10.

Stipes, R.J. 2000. The Management of Dutch Elm Disease. – Dunn, C.P. (ed.). The Elms: Breeding, Conservation, and Disease Management. Boston, Springer, 157–172. https://doi.org/10.1007/978-1-4615-4507-1_9.

Stipes, R.J., Campana, R.J. 1981. Compendium of elm diseases. St. Paul, Minnesota, American Phytopathological Society. 66 pp.

Süda, I. 2006. *Scolytus triarmatus* (Eggers, 1912) - New bark beetle in the Baltics. – Forestry Studies / Metsanduslikud Uurimused, 44, 112–117.

Sutherland, M.L., Mittempergher, L., Brasier, C.M. 1995. Control of Dutch elm disease by induced host resistance. – European Journal of Forest Pathology, 25, 307–315. https://doi.org/10.1111/j.1439-0329.1995.tb01346.x.

Swinton, J., Gilligan, C.A. 1999. Selecting hyperparasites for biocontrol of Dutch elm disease. – Proceedings of the Royal Society B, 266, 437–445. https://doi.org/10.1098/rspb.1999.0657.

Synergy Semiochemicals Corporation, 2019. Bark Beetles. [WWW Document]. – URL https://semiochemical.com/bark-beetles/. [Accessed 23 November 2019].

Tamm, H. 2007. Vegetation and plantcover. (Taimestik ja taimkate). – Tammet, T. (ed.). Eesti Parkide Almanahh. Tallinn, Muinsuskaitseamet, Keskkonnaministeerium, 92–97. (In Estonian).

Thor, G., Johansson, P., Jönsson, M.T. 2010. Lichen diversity and red-listed lichen species relationships with tree species and diameter in wooded meadows. – Biodiversity and Conservation, 19, 2307–2328. https://doi.org/10.1007/s10531-010-9843-8.

Townsend, A.M., Douglass, L.W. 2004. Evalutation of elm clones for tolerance to Dutch elm disease. – Journal of Arboriculture, 30, 179–184.

Vanatoa, A. 2004. Arthropods. (Lülijalgsed). [WWW document]. – URL http://www.zbi.ee/satikad/putukad/klass/phys/phys_f.htm. [Accessed 23 November 2019]. (In Estonian).

Venturas, M., Fuentes-Utrilla, P., López, R., Perea, R., Fernández, V., Gascó, A., Guzmán, P., Li, M., Rodríguez-Calcerrada, J., Miranda, E., Domínguez, J., González-Gordaliza, G., Zafra, E., Fajardo-Alcántara, M., Martín, J.A., Ennos, R., Nanos, N., Lucena, J.J., Iglesias, S., Collada, C., Gil, L. 2014. *Ulmus laevis* in the Iberian peninsula: A review of its ecology and conservation. – iForest - Biogeosciences and Forestry, 8, 135–142. https://doi.org/10.3832/ifor1201-008.

Voeten, J., Postma, J., Cornelissen, B., Houterman, P., Geijn, H.G. de, Goossen-van de Geijn, H. 2009. Biological control of Dutch elm disease. – Gewasbescherming, 40, 3, 130–130.

Voolma, K., Õunap, H., Süda, I. 2000. Distribution maps of Estonian insects, 2: Scolytidae. (Eesti putukate levikuatlas, 2: Ürasklased – Scolytidae). Tartu, Eesti Loodusfoto. 84 pp. (In Estonian).

Voolma, K., Mandelshtam, M.Y., Shcherbakov, A.N., Yakovlev, E.B., Õunap, H., Süda, I., Popovichev, B.G., Sharapa, T. V., Galasjeva, T. V., Khairetdinov, R.R., Lipatkin, V.A., Mozolevskaya, E.G. 2004. Distribution and spread of bark beetles (Coleoptera: Scolytidae) around the Gulf of Finland: a comparative study with notes on rare species of Estonia, Finland and North-Western Russia. – Entomologica Fennica, 15, 198–210.

Webber, J.F. 1987. Influence of the d^2 factor on survival and infection by the Dutch elm disease pathogen *Ophiostoma ulmi*. – Plant Pathology, 36, 531–538. https://doi.org/10.1111/j.1365-3059.1987.tb02270.x.

Webber, J.F. 2004. Experimental studies on factors influencing the transmission of Dutch elm disease. – Investigación agraria. Sistemas y recursos forestales, 13, 197–205.

Webber, J.F., Brasier, C.M. 1984. The transmission of Dutch elm disease: a study of the process involved. – Anderson, J.M., Rayner, A.D.M., Walton, D.W.H. (eds.). Invertebrate-Microbial Interactions. Cambridge, UK, Cambridge University Press, 271–306.

Zalapa, J.E., Brunet, J., Guries, R.P. 2008. Genetic diversity and relationships among Dutch elm disease tolerant *Ulmus pumila* L. accessions from China. – Genome, 51, 492–500. https://doi.org/10.1139/G08-034.

Spread and riskiness of Dutch elm disease in Estonia

Liina Jürisoo, Allar Padari and Rein Drenkhan

Summary

The threat to *Ulmus* spp. has risen in Estonia, apparently due to the trade of infected elm plants and changing climatic conditions having contributed to the invasion of new pathogens and their vectors. It is known that in Estonia Dutch Elm Disease (DED) has had a devastating impact on elms since the 1930s. Today its agent *Ophiostoma ulmi* has been replaced by a new, apparently an invasive species *Ophiostoma novo-ulmi* in most countries of Europe, as well as in Estonia. Since 2013 the health status of elms in Estonia has worsened substantially.

The aim of this research was to analyse the current spread of DED until 2020, specify the taxonomy of pathogens, evaluate the health status of host plants, and analyse the control options of the disease.

Visual assessment has been provided for the period of 2014 to 2020. Methods and results for the years 2014–2016 are presented in a previous paper (see Jürisoo *et al.*, 2019).

More precise monitoring of Dutch elm disease in Estonia started in 2014. A preliminary map of DED was provided on the basis of the assessments of the distribution (records). Thereafter, in the period of 2014–2020 more than 2,200 trees of genus *Ulmus*, mostly *Ulmus glabra* were assessed. Also, over 500 samples were collected of which 183 pure cultures of *Ophiostoma novo-ulmi* were isolated and analysed with different molecular primers (Table 3). In the period of 2018–2020, DED was detected in 14 counties of the total of 15 counties in Estonia. The analyses show that *O. novo-ulmi* subsp. *novo-ulmi* is widely spread; however, *O. novo-ulmi* subsp. *americana* was detected only in northern Estonia and on Hiiumaa island in western Estonia (Fig. 6). For the first time the hybrid pathogen (*americana* x *novo-ulmi*) was detected at a sampling site at Kose in northern Estonia (Figure 6).

Our investigation demonstrated that in terms of the use of *Ulmus* as an amenity tree species *Ulmus laevis* could be considered more prospective than *U. glabra* because the health of *U. laevis* is significantly better and DED is not so devastating to the host. Also, we have to test resistant hybrid elms in our environmental conditions before starting massive planting in our green areas. All the plant material should meet the local standard on Quality Requirements for the Nursery Plants (see EVS 939-2, 2020). We have created several provenance trials in Estonia to qualify tolerant elm species or origins in the future.

DED control is complicated because effective universal control methods are not available. Thus, a good sanitation program together with a reliable survey is needed. Symptomatic elms should be felled and completely destroyed; this seems to be the most effective method for DED control. Introduced planting material should be certified and controlled to minimise the invasion of diseases and pests.

Received February 18, 2021, revised May 17, 2021, accepted May 26, 2021