

GDK: 165.5:176.1 *Abies alba* Mill.(497.4)(045)=163.6

Prispelo / *Received*: 05. 11. 2009

Sprejeto / *Accepted*: 25. 11. 2009

Pregledni znanstveni članek

Scientific review paper

POLEDENODOBNI RAZVOJ NAVADNE JELKE (*Abies alba* Mill.) NA OZEMLJU DANAŠNJE SLOVENIJE

Robert BRUS¹

Izvleček

V prispevku so predstavljene raziskave, ki obravnavajo razširjenost navadne jelke (*Abies alba* Mill.) na ozemlju današnje Slovenije v pleistocenu in holocenu. Zbrani so podatki o paleobotaničnih ostankih (fosilni ostanki iz terciarja, pelod, makroskopski rastlinski ostanki) v paleolitskih postajah in o genetskih značilnostih današnjih jelovih populacij. V prispevku razpravljamo o možnem obstoju ledenodobnih zatočišč in lokalnem postglacialnem razvoju populacij jelke v Sloveniji.

Ključne besede: navadna jelka, *Abies alba* Mill., ledenodobna zatočišča, genetska variabilnost, Slovenija

POSTGLACIAL DEVELOPMENT OF SILVER FIR (*Abies alba* Mill.) IN THE TERRITORY OF THE PRESENT- DAY SLOVENIA

Abstract

*The paper reviews the research dealing with the presence of silver fir (*Abies alba* Mill.) within modern-day Slovenian territory in the Pleistocene and Holocene. The data on paleobotanical remains (Tertiary fossil remains, pollen, macroscopic plant remains) on Paleolithic sites and on genetic properties of the present silver fir populations are presented. The possible existence of glacial refugia and local postglacial development of silver fir populations in Slovenia are discussed.*

*Key words: silver fir, *Abies alba* Mill., glacial refugia, genetic variation, Slovenia*

UVOD

INTRODUCTION

Ledenodobna zatočišča in poledenodobne migracijske poti drevesnih vrst, zlasti gospodarsko pomembnih, so bili v zadnjih desetletjih pogosto predmet raziskav po vsem svetu. Poznavanje zgodovine in razvoja posamezne vrste in dejavnikov, ki so nanju vplivali, lahko pomembno prispeva k izboljšanju kakovosti gospodarjenja z drevesno vrsto in oblikuje trdne temelje, na katerih bo mogoče graditi prilagajanje gospodarjenja z njo na spremenjene razmere v prihodnosti. Navadna jelka (*Abies alba* Mill.), za smreko in bukvijo naša tretja najpogostejša drevesna vrsta, bo v spremenjenih podnebnih razmerah verjetno med močnejše ogroženimi vrstami. Dobro poznavanje pretekle prostorske in časovne dinamike razvoja njenih populacij bo zato pri njenem bodočem ohranjenem gospodarjenju lahko odigralo zelo pomembno vlogo.

Današnja razširjenost navadne jelke je v veliki meri posledica razporejenosti njenih ledenodobnih zatočišč v pleistocenu in poledenodobnih migracijskih poti, po katerih je v holocenu ponovno naselila velik del Evrope. Ker različnih vrst

jelke ni mogoče razlikovati samo na podlagi cvetnega prahu, se podatki o ledenodobnih zatočiščih večinoma nanašajo na jelko kot rod, vendar je na podlagi lokacije zatočišč večinoma mogoče sklepati, katera vrsta je v pleistocenu tam uspevala. Glede natančnih lokacij ledenodobnih zatočišč navadne jelke v Evropi je še nekaj nerazjasnenih podrobnosti, večina raziskovalcev pa se strinja o štirih večjih območjih, kjer so bila le-ta zgoščena. To so južni del Balkanskega polotoka, kjer so bila poleg za vrsti *Abies cephalonica* in *A. borisii-regis* skoraj gotovo tudi zatočišča za vrsto *A. alba*, območje severnih Apeninov na severozahodu Apeninskega polotoka, izolirana območja južnega Apeninskega polotoka, predvsem Kalabrija, in nekaj območij v Pirenejih (BOTTEMA 1974, GRÜGER 1977, HUNTLEY / BIRKS 1983, LANG 1992, VICARIO *et al.* 1995, TERHÜRNE-BERSON *et al.* 2004, MULLER *et al.* 2007). Poleg naštetih območij nekateri raziskovalci kot možna območja ledenodobnih zatočišč včasih omenjajo še vznožje Alp v severozahodnem delu Italije in jugovzhodnem delu Francije (TERHÜRNE-BERSON *et al.* 2004), Moravsko na jugu Češke (WILLIS / VAN ANDEL 2004) ter jugovzhodno obrobje Alp in severozahodni del Dinarskih Alp,

¹ doc. dr. R. B., Biotehniška fakulteta, Oddelek za gozdarstvo in obnovljive gozdne vire, Večna pot 83, 1000 Ljubljana, SLO

torej območje današnje Slovenije in deloma zahodne Hrvaške (ŠERCELJ / CULIBERG 1991, GLIMEROOTH 1995). Ob tem je bilo zlasti v zadnjih letih nekajkrat izraženo prepričanje, da so bila morebitna zatočišča na zadnjih dveh območjih, torej na Moravskem in v Sloveniji, če so sploh obstajala v zadnjem glacialu, prostorsko močno omejena in niso mogla odigrati pomembnejše vloge pri postglacialnem širjenju jelke v srednjo Evropo (TERHÜRNE-BERSON *et al.* 2004, MULLER *et al.* 2007). Večina raziskav, zlasti omenjeni dve, temelji predvsem na analizi in interpretaciji podatkov o pelodnih in makrofosilnih ostankih in le v manjši meri upošteva tudi populacijsko-genetske lastnosti jelke, poleg tega pa je iz nekaterih območij, tudi Slovenije, vanje vključenih in upoštevanih razmeroma malo podatkov; nekateri bistveni (npr. ŠERCELJ 1970) so tudi spregledani. Po drugi strani pa za območje Slovenije obstaja vrsta poročil o bogatih nahajališčih paleobotaničnih ostankov jelke, in več raziskav kaže ne njeno zelo dolgo in stalno pojavljanje v različnih obdobjih. Namen prispevka je pregledati raziskave, ki obravnavajo razširjenost jelke na ozemlju današnje Slovenije v pleistocenu in holocenu, ovrednotiti vse znane podatke in izsledke ter oceniti, kako verjetno je, da je jelka ledene dobe preživela tudi na jugovzhodnem obrobju Alp oziroma v Sloveniji.

METODE METHODS

Pregled zajema raziskave z objavljenimi podatki o paleobotaničnih ostankih jelke v Sloveniji, med katerimi so fosilni ostanki iz terciarja, pregledanih in analiziranih je večje število pelodnih diagramov in poročil o najdbah makroskopskih rastlinskih ostankov jelke v paleolitskih postajah in analizirane so genetske raziskave, v katere so bili vključene tudi populacije jelke na širšem območju jugovzhodnega obrobja Alp in severovzhodnega dela Balkanskega polotoka.

RAZVOJ JELKE V EVROPI IN SLOVENIJI THE DEVELOPMENT OF FIR IN EUROPE AND IN SLOVENIA

Fosilni ostanki in filogenetski podatki kažejo, da so se prvi predstavniki rodu *Abies* razvili v območjih s srednjo in veliko nadmorsko višino severne poloble v srednji kredi (pred cca. 100 mil. let), od koder se je rod ob ohladitvah v eocenu razširil tudi proti jugu (XIANG *et al.* 2007). Fosilni ostanki jelke (določeni kot vrsta *Abies resinosa* Mai), najdeni

v Nemčiji, izvirajo iz miocena (obdobje 23,03–5,33 mil. let pred sedanostjo) (MAI / WALTHER 1991), najdbe peloda pa dokazujejo razširjenost jelke na vzhodnem obrobju Alp (današnja Avstrija) v srednjem miocenu (pred 15,97–7,25 mil. let) (JIMENEZ-MORENO 2008), pri čemer pri navedbi peloda vrsta jelke ni specifično določena. Na ozemlju Slovenije v nahajališčih, kjer so sicer razmeroma bogata najdišča druge terciarne flore, niso bili najdeni in nedvoumno določeni paleobotanični ostanki jelke, iz obdobja srednjega miocena pa izvirajo najdeni fosilni ostanki, predvsem semena jelke (določeni kot vrsta *Abies lanceolata* Ung.) z nahajališč Sv. Nedelja, Sused in Dolje pri Zagrebu na sosednjem Hrvaškem (PILAR 1883). V katerem obdobju se je razvila in v srednjo Evropo prvič naselila recentna vrsta *Abies alba*, še ni povsem jasno. Raziskave terpenske zgradbe sredozemskih jelk in paleogeografskih podatkov nakazujejo, da je v terciarju v vzhodnem Sredozemlju morda prevladovala enotna vrsta jelke (t.i. 'pontska jelka'), prednica današnjih egejskih vrst. V severnem delu egejskega bazena naj bi se bila tako razvila in v Evropo postopno razširila tudi vrsta *Abies alba* (FADY *et al.* 1992).

VPRAŠANJE LEDENODOBNIH ZATOČIŠČ JELKE V SLOVENIJI THE ISSUE OF FIR GLACIAL REFUGIA IN SLOVENIA

Natančna časovna opredelitev razvoja vegetacije, tudi jelke, je v Sloveniji zaradi majhnega števila radiokarbonsko natančno datiranih paleobotaničnih ostankov, še zlasti v starejših raziskavah, zelo težavna. Kljub temu si je mogoče na osnovi številnih raziskav in časovno približno umeščenih profilov ustvariti vsaj splošno sliko o pretekli dinamiki vegetacije. V Sloveniji je jelka nedvomno uspevala in bila močno razširjena že pred pleistocenskimi poledenitvami, in sicer v srednjem in poznem pliocenu in v zgodnjem pleistocenu, na kar kažejo na primer najdbe njenega peloda v profilih iz velenjskega premogovnika ali iz Bukovice pri Ilirski Bistrici (ŠERCELJ 1965, 1968, 1985), v katerih je poleg peloda jelke in drugih danes avtohtonih drevesnih rodov ohranjen tudi pelod številnih terciarnih, med ledenimi dobami v Evropi izumrlih drevesnih vrst iz rodov, kot so *Tsuga*, *Sciadopitys*, *Podocarpus*, *Pseudotsuga*, *Carya*, *Pterocarya*, *Nyssa*, *Liquidambar* in *Zelkova*. Zanimivo je pojavljanje peloda jelke v sedimentih na Ljubljanskem barju (ŠERCELJ 1966), ki kažejo, da je med ledenimi dobami jelka s krajšimi prekinitvami tu uspevala že ves čas od interglaciala Mindel-Riss (več kot

200.000 BP) naprej in je bila ves čas celo pogostejša od bukeve; šele od zgodnjega holocena naprej, ko sta obe vrsti že stalno in močno razširjeni, postane bukev mnogo obilneje zastopana kot jelka. Na dnu profila jezerske krede pri Bovcu, ki po avtorjevem (ŠERCELJ 1970) mnenju morda izvira iz enega izmed interstadialov ali interglacialov v zgodnjem würmu, so našli zmečkana debela jelovega lesa, katerih radiokarbonska datacija naj bi po navedbah avtorja pokazala starost okrog 51.000 BP (nekalibrirana starost ^{14}C), v pelodnem diagramu vse spodnje polovice profila pa je jelka poleg smreke najmočnejše zastopana vrsta, kar kaže na močno smrekovo-jelovo fazo (ŠERCELJ 1970). Spet iz pleistocena, verjetno iz ene izmed otoplitvenih faz v zgodnjem würmu, so znane najdbe peloda jelke iz Mlina pri Bledu (ŠERCELJ 1970). Časovno umestitev tega profila avtor utemeljuje predvsem z izredno visoko, za pleistocen značilno koncentracijo peloda borov, jelka pa se skupaj z bukvijo pojavlja v vsem opisanem profilu.

Razmeroma stalno razširjenost jelke na območju jugovzhodnih Alp in severozahodnega Dinarskega gorovja še bolj zanesljivo dokazuje več najdb makrofosilnih rastlinskih ostan- kov, med katerimi so najpogostejši koščki jelovega oglja, najdeni v kuriščih v paleolitskih jamah. V paleolitski jami Šandalja II pri Pulju je bil nedvoumno določen košček jelovega oglja, najden v sedimentu na globini 4-5 m (CULIBERG / ŠERCELJ 1995). Glede na koščke bukovega oglja, ki so bili na istem mestu najdeni na globini 5,2 m in katerih starost je bila z radioaktivnim ogljikovim izotopom C-14 določena na 21.740 ± 45 BP (nekalibrirana starost ^{14}C), bi lahko bil po ocenah tudi omenjeni košček jelovega oglja starejši kot 20.000 let (TERHÜRNE-BERSON *et al.* 2004). Še precej bolj zanesljiv dokaz o uspevanju jelke na območju Slovenije v kasnem pleistocenu (obdobje würma) pa so najdbe oglja jelke v paleolitski jami Divje Babe I pod Šebreljami nad dolino Idrijce na Cerkljanskem. Najdišče Divje babe I je izjemno pomembno, ker je zanesljivo datirano z metodo ESR (TURK *et al.* 2001). Poleg tega je oglje trden dokaz o obstoju lokalne vegetacije, saj verjetno izvira iz območja z radijem manj kot 100 m (CLARK 1988), medtem ko je pri pelodu vedno možno, da gre za nalet iz oddaljenih nahajališč ali za resedimentacijo. V jami je zanimiva visoka, predvsem pa stalna in praktično v nobenem daljšem obdobju prekinjena zastopnost oglja jelke ves čas v obdobju od 80.000 pred sedanostjo do danes (CULIBERG 2007). To so po zdaj znanih podatkih najstarejši tovrstni ostan- ki jelke v Evropi. Naštete najdbe vsekakor nedvoumno kažejo na zanesljivo razširjenost jelke in na zelo verjeten obstoj nje- nih ledenodobnih zatočišč tudi v Sloveniji.

POLEDENODOBNI RAZVOJ JELKE V SLOVENIJI

POSTGLACIAL DEVELOPMENT OF FIR IN SLOVENIA

Na poledenodobno razširjanje jelke iz ledenodobnih zatočišč v srednjo Evropo so vplivale predvsem spremembe klime, vendar, kot kažejo raziskave, vsaj v poznem holocenu tudi človekova dejavnost. Za najpomembnejše območje, od koder je jelka ponovno naselila srednjo Evropo, najpogosteje navajajo severni del Apeninskega polotoka, od koder naj bi se jelka v holocenu tako po zahodnem kot tudi vzhodnem obrobju Alp razširila proti severu (TERHÜRNE-BERSON *et al.* 2004). Poleg makrofosilnih ostan- kov je takšno širjenje podprto z nekaterimi genetskimi raziskavami (KONNERT / BERGMANN 1995, BREITENBACH-DORFER *et al.* 1997) in fitogeografskimi in fitocenološkimi lastnostmi rastlinskih vrst (BREITENBACH-DORFER *et al.* 1997). Ledenodobna zatočišča na jugu Apeninskega polotoka in na Pirenejskem polotoku so večinoma ostala izolirana in na naseljevanje jelke v Evropo niso vplivala (KONNERT / BERGMANN 1995, TERHÜRNE-BERSON *et al.* 2004), obširna raziska- va pa prav tako ni potrdila obstoja pomembnejših zatočišč v jugovzhodnem delu Francije in severozahodnem delu Italije (MULLER *et al.* 2007).

Še vedno pa ni povsem pojasnjena vloga ledenodobnih zatočišč na Balkanskem polotoku. Južnobalkanske populaci- je so se proti severovzhodu morda lahko razširjale po dveh poteh: po Karpatih v vzhodno Evropo in severni del srednje Evrope in po Dinarskem gorovju do jugovzhodnega obrobja Alp, saj je razčlenjen relief s toplimi in zavarovanimi južnimi legami lahko omogočal osnovne razmere tudi za preživetje mezofilnih vrst (npr. BENNETT *et al.* 1991). Holocensko raz- širjanje jelke čez Panonsko nižino v večjem obsegu ni bilo verjetno. V pleistocenu je tam tako kot v večjem delu srednje in jugovzhodne Evrope prevladovala hladna stepa ali odprta tundra (FINK / KUKLA 1977), in gotovo je bilo na območju Panonske nižine tudi v holocenu manj padavin, temperature pa nižje kot v okoliških gorovjih. Takšne razmere pa jelki ne ustrezajo. Raziskave kažejo na možen obstoj ledenodobnih refugijev nekaterih frigofilnih drevesnih vrst, na primer rde- čega bora, macesna in smreke, tudi na območju današnje Ma- džarske. Najdbe termofilnih ali mezofilnih vrst pa so redke in omejene samo na posamezne reliefno bolj razgibane lokacije, jelka je na primer izredno redka (WILLIS *et al.* 2000). Pri razširjanju je na več območjih, na primer na jugovzhodnem

obrobju Alp in v zahodnih Karpatih, verjetno prišlo do srečevanja z napredujočo jelko iz severnoitalijanskih zatočišč in do pojava introgresije (LANG 1994, KONNERT / BERGMANN 1995, LIEPELT *et al.* 2002, GÖMÖRY *et al.* 2004.). Tako uspešno napredovanje jelke z Balkanskega polotoka pa se ne zdi verjetno. R. Terhürne-Berson in sodelavcem (2004), ki menijo, da je za potrditev te hipoteze na voljo premalo makrofossilnih in pelodnih dokazov in da njihova razširjenost ni dovolj neprekinjena.

Večina hipotez o postglacialnem razvoju jelke predvideva nekakšen vmesni položaj ozemlja današnje Slovenije. Najpogostejša je razlaga, po kateri je jelka iz severnoitalijanskih zatočišč naselila vso Slovenijo in se od tod razširila proti severu (TERHÜRNE-BERSON *et al.* 2004) ali celo proti jugovzhodu v Slavonijo in Dalmacijo (KRAL 1980). Balkanske populacije naj po teh hipotezah nikoli ne bi bile dosegle Slovenije. Horvat-Marolt in Kramer (1982) menita, da se je jelka iz zatočišč na jugu Balkanskega polotoka širila proti severozahodu, vendar le do severne Bosne in Hrvaške. Povsem verjetno je, da so tam njeno nadaljnje napredovanje preprečile že z Apeninskega polotoka priseljene ali iz lokalnih zatočišč razvite populacije jelke, njeno morebitno hitro napredovanje pa je v veliki meri gotovo upočasnjevala že v zgodnjem holocenu lokalno močno razširjena bukev, ki je imela tu pomembna ledenodobna zatočišča (MAGRI *et al.* 2006). Izoencimska analiza jelke v Sloveniji je odkrila razlike med vzhodnimi in zahodnimi populacijami in visoko heterozigotnost (BRUS / LONGAUER 1995), medtem ko je več raziskav s pomočjo izoencimskih (KONNERT / BERGMANN 1995) ali DNA-markerjev (GÖMÖRY *et al.* 2004) odkrilo visoko genetsko raznolikost in značilno introgresijo slovenskih populacij. Gömöry in sodelavci (2004) to razlagajo z dejstvom, da sta se prav na območju južne Slovenije srečali migracijski poti jelke z Apeninskega in Balkanskega polotoka, čeprav hkrati poudarjajo, da je tako na Balkanskem polotoku kot v srednji Evropi verjetno obstajalo po več različnih območij ledenodobnih zatočišč in ne eno samo.

Zanimivo je, da nobena izmed naštetih hipotez ne namenja večje pozornosti morebitnemu obstoju pomembnejših lokalnih zatočišč jelke in njenega mogočega lokalnega razvoja v holocenu, in to kljub dejstvu, da o njeni stalni razširjenosti obstaja vrsta trdnih dokazov. V vsem holocenu, čeprav v začetku redkeje, se pelod jelke pojavlja v večini pelodnih diagramov po Sloveniji (HUNTLEY / BIRKS 1983, CULIBERG 1991, ŠERCELJ 1970, 1996). Jelka v primerjavi z borom, smreko in bukvijo nikoli ni gradila samostojne faze, v

kateri bi bila prevladujoči element vegetacije, v objavljenih pelodnih diagramih z območja Slovenije pa se časovno največkrat pojavi kmalu za bukvijo in v nadaljevanju raste skupaj z njo. Delež jelke je praviloma bistveno manjši kot delež bukve, njuno sočasno pojavljanje pa ob dejstvu, da sta si vrsti ekološko podobni, lahko pomeni, da je bilo napredovanje obeh vsaj v zgodnjem holocenu predvsem posledica spremenjajoče se klime. To ugotavljata tudi Tinner in Lotter (2006), ki menita, da je šlo predvsem za odziv na bolj sveže podnebje in večjo količino poletnih padavin, s čimer so bile končane do tedaj omejujoče poletne suše. Upad ali porast koncentracije peloda jelke se včasih ujema z upadom ali porastom peloda bukve, takšna pozitivna korelacija jelke in bukve v holocenu je na primer potrjena na Pohorju (BELEC 2009). Danes je v Sloveniji opazno padanje deleža jelke (BONČINA 2008), ki pa ni na vseh rastiščih enako hitro. Delež jelke bistveno hitreje upada na jelovo-bukovih rastiščih kot na jelovo-smrekovih in čistih jelovih rastiščih (POLJANEC 2008). V današnjih jelovo-bukovih gozdovih je bila odkrita dobro opazna alternacija dominancije jelke in bukve, verjetno kot posledica naravnih procesov in antropogenih vplivov, zlasti gojitvenih pristopov, in rastlinojedih kopitarjev (BONČINA *et al.* 2003, KLOPČIČ *et al.* 2009).

Večina pelodnih diagramov iz vse Slovenije izrazite alternacije teh dveh vrst v holocenu ne kaže, res pa je, da je v nekaj primerih opazno nihanje deležev – ob znižanju deleža ene vrste namreč naraste delež druge; primer je takšno nihanje deležev v pelodnem diagramu z lokacije Ledine na Jelovici (CULIBERG *et al.* 1981).

Vprašanje spreminjanja deležev jelke in bukve, njuna soodvisnost in morebitna alternacija v holocenu so vsekakor vprašanja, na katera je pri sedanjem obsegu raziskav in količini in kakovosti dostopnih podatkov težko dati odgovore. Prav tako bi bilo zanimivo pojasniti, kako in kdaj je človek s svojim gospodarjenjem odločilno posegel v spreminjanje deleža jelke. Dosedanji podatki in mnenja o tem so si včasih v nasprotju. Šerclj (1996) tako ugotavlja, da je jelka močnejše koncentracije pri nas dosegla šele po letu 7000 pred sedanostjo, približno v času močnejše poselitve in začetkov kmetovanja v neolitiku, kar bi torej lahko pomenilo, da je bila posledica naselitve dvig deleža jelke. Takšen scenarij pa je manj verjeten, saj več novejših raziskav kaže nasprotno. V nižjih legah južnega obrobja italijanskih Alp so v neolitiku, prvič pred 7000 in drugič pred 6000 leti, zabeležili močno nazadovanje jelke, kar razlagajo kot možno posledico človeške aktivnosti, velikih požarov, verjetno antropogenih, in

klimatskih sprememb (WICK / MOEHL 2006), v severnem delu srednje Evrope pa upad deleža jelke pred 5000 – 4000 leti pripisujejo človekovi aktivnosti, predvsem požigalništvu (TINNER / LOTTER 2006).

RAZPRAVA IN ZAKLJUČKI DISCUSSION AND CONCLUSIONS

Na podlagi stalnega obstoja paleobotaničnih ostankov skozi velik del pleistocena in na podlagi dokazov, ki kažejo na hiter razvoj jelke po vsaki otoplitvi, lahko upravičeno domnevamo, da je jelka vsaj v majhnih populacijah ali skupinah ledeno dobe preživela tudi na ozemlju današnje Slovenije. Že Šercelj (1970) je domneval, da se je gozdni pokrov na tem območju v začetku stadialov razdrobil sprva v posamezne redke gozdiče, od katerih so se naposled na posebno ugodnih mestih ohranila le posamezna drevesa kot zarodniki, in iz teh središč so se ob ugodnejših razmerah lahko hitro širili gozdovi. Jelka se je, kot kažejo pelodni diagrami, v Sloveniji praviloma vedno pojavila za bukvijo z odmikom. Vzroke za to je težko zanesljivo ugotoviti; takšna dinamika je lahko posledica postopnega prilagajanja obeh vrst spremenjenim klimatskim razmeram, lahko pa tudi posledica različnih hitrosti migracije obeh vrst ali kompeticije z že prej osnovanimi populacijami (TINNER / LOTTER 2006). Dejstvo, da pojav bukve vedno sledi pojav jelke, pa nakazuje možnost, da je bilo napredovanje in naseljevanje jelke morda celo povezano z bukvijo ali od nje odvisno, in verjetno razmeroma počasno. Znano je namreč, da je bukev v holocenu pri širjenju tako po Apeninskem kot po Balkanskem polotoku napredovala zelo počasi (MAGRI 2008). Napredovanje jelke pri njeni domnevni migraciji z Apeninskega polotoka proti Sloveniji je bilo zato verjetno precej počasno, poleg tega pa se je ob naselitvi v Sloveniji, če je res potekal ta scenarij, gotovo srečala s tam že razvito bukvijo, morda pa celo z lokalno že razvito jelko. To je njeno napredovanje kljub izraziti sencozdržnosti še dodatno upočasnjevalo. Ta dejstva vsekakor govorijo v prid možnosti lokalnega razvoja jelke v Sloveniji.

Vse genetske raziskave so odkrile veliko genetsko raznolikost jelke v Sloveniji in na Hrvaškem in jo večinoma razlagale kot posledico introgresije oziroma posledico srečevanja populacij iz različnih zatočišč. Seveda pa takšna razlaga ni edina možna – velika genetska raznolikost je lahko tudi rezultat lokalnega razvoja populacij v izvornem centru oziroma v ledenodobnih zatočiščih. Prav to se je pokazalo pri bukvi, za katero se je že v zadnjih letih izkazalo, da je imela svo-

ja glavna zatočišča v Sloveniji (MAGRI *et al.* 2006) in na tem območju je bila odkrita tudi visoka genetska raznolikost (GÖMÖRY *et al.* 1999, BRUS *et al.* 2000). Vprašanje holocenskega razvoja jelke na ozemlju današnje Slovenije in pomen slovenskih ledenodobnih zatočišč za naselitev jelke v srednji Evropi ostajata odprta. Dosedanje raziskave poledenodobnega razvoja jelke so bile največkrat omejene na določena območja ali na le določene vrste dokazov, ki pa so pogosto pomanjkljivi ali nepopolni, včasih nenatančno datirani. Ugotavljanje natančnejših lokacij ledenodobnih zatočišč na podlagi tako omejenih in nepopolnih dokazov za katerokoli drevesno vrsto pa je lahko vprašljivo in pogosto pripelje do napačnih zaključkov (MAGRI *et al.* 2006). Tudi za jelko velja, da bi sedanje vedenje o njeni zgodovini lahko pomembno dopolnila široka in sistematično zasnovana evropska raziskava, ki bi temeljito upoštevala in povezala različne vrste dokazov, na primer paleobotanične in podrobnejše genetske dokaze, kakršni so bili že uspešno uporabljeni pri bukvi, in tudi fitogeografske in fitocenološke lastnosti drugih rastlinskih vrst, na primer gozdnih zelišč. Takšna raziskava bi lahko tudi pri jelki odgovorila na več nerešenih vprašanj: lahko bi bolje pojasnila vlogo slovenskih jelovih populacij tako pri lokalnem razvoju kot pri morebitnem naseljevanju srednje Evrope v holocenu, prav tako pa bi natančneje odgovorila na vprašanja prostorske in časovne dinamike jelke ter spreminjanja deležev in morebitne alternacije jelke in bukve.

SUMMARY

Silver fir (*Abies alba* Mill.) survived the last glacial period in several refuge areas. The northern Apennines in north-western Italy are considered the major refuge area, from where silver fir spread to the rest of Europe in the Holocene. Other refuge areas were in the Pyrenees, in southern Italy, in the southern Balkan Peninsula and possibly in south-eastern France, in Moravia (southern Czech Republic) and in the south-eastern Alps.

The area of the south-eastern Alps and north-western Dinaric Alps, mainly the area of the present-day Slovenia and western Croatia, is usually not considered an important glacial refuge for silver fir. Most of the hypotheses suppose that fir migrated to Slovenia from the refugia in north-western Italy, while migration from the Balkan Peninsula is believed to had been weaker. Based on high genetic diversity of silver fir populations from this area, it is also believed that both mi-

gration waves met here in the Holocene resulting in today's introgression zone.

However, different sources of evidence highly support the presence of silver fir in this area both in Pleistocene and Holocene. Fir pollen found on the Velenje site in north Slovenia and in Bukovica near Ilirska Bistrica in the mid- and late Pliocene and beginning of the Pleistocene prove that fir was an important component of the vegetation in those periods. In the Pleistocene, the presence of fir pollen was proved in the sediments from the Ljubljana Moors in the entire period from Mindel-Riss interglacial (200.000 yr BP) and was also continuously present in high concentrations at Mlino near Bled from Würm (50,000 yr BP) on. Moreover, fir charcoal of exceptional radiocarbon age (uncalibrated ¹⁴C ages) was identified in the remains of former fireplaces in caves on several Palaeolithic sites: Šandalja (Istria) (possibly 20,000 yr BP) and Divje babe I near Šebrelje above the Idrija valley near Cerčno in the mountains of western Slovenia (up to 80,000 yr BP), which unambiguously revealed a presence of fir trees in close vicinity to the site.

A large number of different paleobotanical remains prove a permanent presence of silver fir in the south-eastern Alps and north-western part of the Dinaric Alps at least from the Late Pleistocene. Due to the geographic position of this area and a range of geological, geomorphological, and climatic conditions, where the Mediterranean, alpine and continental climates converge in a very small area, the existence of protected, south-facing microsites could have enabled the survival of small populations or groups of silver fir. But this remains to be confirmed – probably with a broader research that would combine multiple genetic and fossil data, and possibly phytosociological and phytogeographical characteristics of herbaceous forest species across the whole silver firs' range.

VIRI

REFERENCES

- BELEC, Z., 2009. Fitocenološka analiza in zgodovina jelovih gozdov na Pohorju. Doktorska disertacija, Biotehniška fakulteta, Oddelek za biologijo, Ljubljana, 198 s.
- BENNETT, K. D. / TZEDAKIS, P. C. / WILLIS, K. J., 1991. Quaternary refugia of north European trees. *Journal of Biogeography* 18: 103-115.
- BONČINA, A. / GAŠPERŠIČ, F. / DIACI, J., 2003. Long-term changes in tree species composition in the Dinaric mountain forests of Slovenia.- *The Forestry chronicle* 79, 2: 227-232.
- BONČINA, A., 2008. Načrtovanje donosov pri mnogonamenskem gospodarjenju z gozdovi. *Gozdarski vestnik* 66: 15-27.
- BOTTEMA, S., 1974. Late Quaternary vegetation history of northwestern Greece. Thesis University Groningen, 190 s.
- BREITENBACH-DORFER, M., KONNERT, M., PINSKER, W., STARLINGER, F., GEBUREK, T., 1997. The contact zone between two migration routes of silver fir, *Abies alba* (Pinaceae), revealed by allozyme studies.- *Plant Systematics and Evolution* 206: 269-272.
- BRUS, R. / LONGAUER, R., 1995. Nekateri genetske značilnosti jelke (*Abies alba* Mill.) v Sloveniji.- *Zbornik gozdarstva in lesarstva* 46: 45-74.
- BRUS, R. / HORVAT-MAROLT, S. / PAULE, L., 2000. Nova spoznanja o obstoju ledenodobnih zatočišč bukve (*Fagus sylvatica* L.) na ozemlju današnje Slovenije.- *Nova znanja v gozdarstvu - prispevek visokega šolstva* (Ur. I. Potočnik), BF, Ljubljana, s. 77-88.
- CLARK, J. S., 1988. Particle motion and the theory of charcoal analysis: Source area, transport, deposition and sampling.- *Quaternary Research* 30: 67-80.
- CULIBERG, M., 1991. Late glacial vegetation in Slovenia.- *SAZU, Classis IV: Historia Naturalis, Opera* 29: 52 s.
- CULIBERG, M., 2007. Paleobotanične raziskave v Divjih babah I.- V: Turk, I., (Ur.): *Geologija in paleontologija, Opera Instituti archaeologici Sloveniae* 13, 1: 167-184.
- CULIBERG, M. / ŠERCELJ, A. / ZUPANČIČ, M., 1981. Palynologische und phytozöologische Untersuchungen auf den Ledine am Hochplateau Jelovica.- *Razprave IV. Razreda SAZU* 29/2-3: 111-120.
- CULIBERG, M. / ŠERCELJ, A., 1995. Anthracotomical and palynological research in the palaeolithic site Šandalja II (Istra, Croatia).- *Razprave IV. Razreda SAZU* 36/3: 49-57.
- FADY, B. / ARBEZ, M. / MARPEAU, A., 1992. Geographic variability of terpene composition in *Abies cephalonica* Loudon and *Abies species* around the Aegean: hypotheses for their possible phylogeny from the Miocene.- *Trees: Structure and Function* 6,3: 162-171.
- FINK, J. / KUKLA, G., 1977. Pleistocene climates in central Europe. *Quaternary Research* 7, 363-371.
- GLIEMEROTH, A. K., 1995. Paläoökologische Untersuchungen über die letzten 22000 Jahre in Europa. Teil 2: Über die Wanderbewegungen europäischer Gehölzpflanzen im Spätglazial und Holozän.- *Paläoklimaforschung* 18: 59-155.
- GÖMÖRY, D. / PAULE, L. / BRUS, R. / ZHELEV, P. / TOMOVIĆ, Z. / GRAČAN, J., 1999. Genetic differentiation and phylogeny of beech on the Balkan peninsula.- *Journal of Evolutionary Biology* 12: 746-754.
- GÖMÖRY, D. / LONGAUER, R. / LIEPELT, S. / BALLIAN, D. / BRUS, R. / KRAIGHER, H. / PAPAN, V. / PAPAN, T. / PAULE, L. / STUPAR, V. / ZIEGENHAGEN, B., 2004. Variation patterns of mitochondrial DNA of *Abies Alba* Mill. in structure zones of postglacial migration in Europe.- *Acta societatis botanicorum Poloniae* 73, 3: 203-206
- GRÜGER, E., 1977. Pollenanalytische Untersuchung zur würmzeitlichen Vegetationsgeschichte von Kalabrien (Süditalien).- *Flora* 166: 475-489
- HORVAT-MAROLT, S. / KRAMER, W., 1982. Die Weisstanne (*Abies alba* Mill.) in Jugoslawien. *Forstarchiv* 53: 172-180.
- HUNTLEY, B. / BIRKS, H.J.B., 1983. An Atlas of Past and Present Pollen Maps for Europe: 0-13.000 years ago.- Cambridge University Press, Cambridge.
- JIMENEZ-MORENO, G. / FAUQUETTE, S. / SUC, J.P., 2008. Vegetation, climate and palaeoaltitude reconstructions of the Eastern Alps during the Miocene based on pollen records from Austria, Central Europe.- *Journal of Biogeography* 35, 9, 1638-1649.
- KLOPČIČ, M. / JERINA, K. / BONČINA, A., 2009. Long-term changes of structure and tree species composition in Dinaric uneven-aged forests: are red deer an important factor? *European Journal of Forest Research*, DOI 10.1007/s10342-009-0325-z.
- KONNERT, M. / BERGMANN, F., 1995. The geographical distribution of genetic variation of silver fir (*Abies alba*, Pinaceae) in relation to its migration history.- *Plant Systematics and Evolution* 196: 19-30.
- KRAL, F., 1980. WALDGESCHICHTLICHE GRUNDLAGEN FÜR DIE AUSSCHIEDUNG VON ÖKOTYPEN BEI *ABIES ALBA*. V: 3. TANNENSYMPOSIUM (UR. MAYER, H.): ÖSTERREICHISCHER AGRARVERLAG, WIEN, S. 158-168.
- LANG, G., 1992. Some aspects of European late- and postglacial flora history.- *Acta Botanica Fennica* 144: 1-17.

- LANG, G., 1994. Quartäre Vegetationsgeschichte Europas. Fischer Verlag, Jena, Stuttgart, New York.
- LIEPELT, S. / BIALOZYT, R. / ZIEGENHAGEN, B., 2002. Wind-dispersed pollen mediates postglacial gene flow among refugia. PNAS 99, 22: 14590-14595.
- MAGRI, D., 2008. Patterns of post-glacial spread and the extent of glacial refugia of European beech (*Fagus sylvatica*).- Journal of Biogeography 35: 450-463.
- MAGRI, D. / VENDRAMIN, G. G. / COMPS, B. / DUPANLOUP, I. / GEBUREK, T. / GÖMÖRY, D. / LATAŁOWA, M. / LITT, T. / PAULE, L. / ROURE, J. M. / TANTAU, I. / VAN DER KNAAP, W. O. / PETIT, R. J. / BEAULIEU, J.-L., 2006. A new scenario for the Quaternary history of European beech populations: palaeobotanical evidence and genetic consequences. New Phytologist 171: 199-221.
- MAI, D.H. / WALTER, H., 1991. Die oligozänen und untermiozänen Floren NW-Sachsens und des Bitterfelder Raumes.- Abhandlungen des Staatlichen Museums für Geologie zu Dresden, Band 38.
- MULLER, S. D. / NAKAGAWA, T. / DE BEAULIEU, J.-L. / COURT-PICON, M. / CARCAILLET, C. / MIRAMONT, C. / ROIRON, P. / BOUTTERIN, C. / ALI, A. A. / BRUNETON, H., 2007. Post-glacial migration of silver fir (*Abies alba* Mill.) in the south-western Alps.- Journal of Biogeography 34: 876-899.
- PILAR, G. 1883. Flora Fossils Susedana. Opera Academiae Scientiarum et Artium Slavorum Meridionalium. Zagreb.
- POLJANEC, A., 2008. Strukturne spremembe gozdnih sestojev v Sloveniji v obdobju 1970-2005: doktorska disertacija. Biotehniška fakulteta, Oddelek za gozdarstvo in obnovljive gozdne vire, Ljubljana, 126 s.
- ŠERCELJ, A., 1965. Staropleistocenska flora iz Bukovice pri Ilirski Bistrici. Razprave 4. Razreda SAZU 8: 439-470.
- ŠERCELJ, A., 1966. Pelodne analize pleistocenskih in holocenskih sedimentov Ljubljanskega barja.- Razprave 4. Razreda SAZU 9/9: 429-472.
- ŠERCELJ, A., 1968. Pelodna stratigrafija velenjske krovnine - plasti z ostanki mastodontov.- Razprave 4. Razreda SAZU 11/10: 377-397.
- ŠERCELJ, A., 1970. Würmska vegetacija in klima v Sloveniji.- Razprave 4. Razreda SAZU 13/7: 211-249.
- ŠERCELJ, A., 1985. Palinološke raziskave v velenjskem premogovnem bazenu.- Geologija 28/29: 199-203.
- ŠERCELJ, A., 1996. Začetki in razvoj gozdov v Sloveniji.- SAZU, Razred za naravoslovne vede, Dela 35: 142 s.
- ŠERCELJ, A. / CULIBERG, M., 1991. Palinološke in antrakotomske raziskave sedimentov iz paleolitske postaje Divje babe I.- Razprave IV. razreda SAZU 32: 129-152.
- TERHÜRNE-BERSON, R. / LITT, T. / CHEDDADI, R., 2004. The spread of *Abies* throughout Europe since the last glacial period: combined macrofossil and pollen data.- Vegetation History and Archaeobotany 13: 257-268.
- TINNER, W. / LOTTER, A. F., 2006. Holocene expansions of *Fagus sylvatica* and *Abies alba* in Central Europe: where are we after eight decades of debate? Quaternary Science Reviews 25: 526-549.
- TURK, I. / SKABERNE, D. / BLACKWELL, B. A. B. / DIRJEC, J., 2001. Morfometrična in kronostratigrafska analiza ter paleoklimatska razlaga jamskih sedimentov v Divjih babah I, Slovenija.- Arheološki vestnik 52: 221-247.
- VICARIO, F. / VENDRAMIN, G. G. / ROSSI, P. / LIO, P. / GIANNINI, R., 1995. Allozyme, chloroplast DNA and RAPD markers for determining genetic relationships between *Abies alba* and the relict population of *Abies nebrodensis*.- Theoretical and Applied Genetics 90: 1012-1018.
- WICK, L. / MÖHL, A., 2006. The mid-Holocene extinction of silver fir (*Abies alba*) in the Southern Alps: a consequence of forest fires? Palaeobotanical records and forest simulations.- Vegetation History and Archaeobotany 15: 435-444.
- WILLIS, K. J. / RUDNER, E. / SÜMEGI, P., 2000. The Full-Glacial Forests of Central and Southeastern Europe.- Quaternary Research 53: 203-213.
- WILLIS, K. J. / VAN ANDEL, T. H., 2004. Trees or no trees? The environments of central and eastern Europe during the Last Glaciation.- Quaternary Science Reviews 23: 2369-2387.
- XIANG, X. / CAO, M. / ZHOU, Z., 2007. Fossil history and modern distribution of the genus *Abies* (Pinaceae).- Frontiers of Forestry in China 2, 4: 355-365.