

MONIKA LITKOWIEC, ANDRZEJ LEWANDOWSKI

## Polodowcowa historia jodły pospolitej (*Abies alba* Mill.) w Polsce jako efekt migracji z różnych ostoi plejstocenijskich – dotychczasowy stan wiedzy

Postglacial history of silver fir (*Abies alba* Mill.) in Poland as a result of migration from different refugia – the current state of knowledge

### ABSTRACT

Litkowiec M., Lewandowski A. 2015. Polodowcowa historia jodły pospolitej (*Abies alba* Mill.) w Polsce jako efekt migracji z różnych ostoi plejstocenijskich – dotychczasowy stan wiedzy. Sylwan 159 (2): 109-116.

The paper reviews the current knowledge about the genetic variation, glacial and postglacial history of Polish populations of silver fir (*Abies alba* Mill.). This species occurs in the mountainous forests of central and southern Europe, from the Pyrenees up to the Balkans, where it is important from both ecological and economical points of view. The current knowledge about glacial and postglacial history of fir has been obtained from palynological and genetic studies. During the last ice age *A. alba* survived in the refugia in southern Europe, the central Apennines, the south of the Balkan Peninsula and the Central Massif in France. Two other refugia remained isolated – one in Calabria in the south of the Apennines and one in the Pyrenees. Furthermore the most likely routes of postglacial recolonization of silver fir as well as the introgression zone between them have been identified. In Poland, silver fir reaches the north-eastern border of its natural range. Several earlier studies based on isozymes and DNA markers (mitochondrial and chloroplast) have reported that the Polish populations of fir are characterized by lower levels of genetic variation within populations and higher genetic differentiation between them than other coniferous species. Fir probably migrated to Poland from two glacial refugia located in the Balkan and Apennines Peninsula. Notwithstanding, a recent study on Polish silver fir populations carried out with mtDNA marker, strictly maternally inherited, indicated that the species migrated to the Polish territory from the refugium in western Europe. However, this study did not take into account the possibility of participation of pollen pool of Balkan origin in the formation of the Polish populations of fir. Until now, there have been only a few reports concerning the gene pool of fir in Poland. Therefore, it is necessary to supplement the knowledge about its genetic variation. In the course of several episodes of silver fir decline during the past century, its populations have decreased in size and currently are scattered throughout the entire European range. Reliable information on the distribution of genetic variation is a prerequisite for proper management of forest genetic resources in a short-term and long-term perspective. The recognition of the existing genetic diversity is also the preliminary phase in development of an effective strategy for conservation of forest tree species gene pools.

### KEY WORDS

genetic variation, genetic conservation, *Abies alba* Mill., postglacial history

### ADDRESSES

Monika Litkowiec – e-mail: mlit@man.poznan.pl

Andrzej Lewandowski – e-mail: alew@man.poznan.pl

Pracownia Biologii Molekularnej, Instytut Dendrologii PAN; ul. Parkowa 5, 62-035 Kórnik

## Wstęp

Współczesne rozmieszczenie geograficzne gatunków drzew leśnych, jak i struktura genetyczna populacji w ramach ich naturalnego zasięgu, są w znacznej mierze konsekwencją ostatniego zlodowacenia oraz polodowcowej wędrówki z refugium, która rozpoczęła się w Europie około 13 tys. lat temu. Na podstawie analizy danych palinologicznych zlokalizowano na południowych półwyspach Europy: Bałkańskim, Iberyjskim oraz Apenińskim refugia dla flory europejskiej [Huntley, Birks 1983; Hewitt 1999]. Ostatnio pojawia się coraz więcej doniesień potwierdzających także istnienie tzw. „refugium północnych”, które miały prawdopodobnie lokalizację na wyższych szerokościach geograficznych, na północ od Alp [Robalo i in. 2012]. Na tych obszarach mogły przetrwać gatunki zaadaptowane do surowych warunków klimatycznych, jak np. gatunki górskie. Izolacja gatunków w refugiach glacialnych mogła doprowadzić do powstania różnic genetycznych pomiędzy populacjami wskutek działania mutacji, naturalnej selekcji, dryfu genetycznego oraz ograniczonego przepływu genów [Hewitt 1996]. Do rekonstrukcji szlaków polodowcowej migracji drzew wykorzystuje się dane pochodzące głównie z badań paleobotanicznych, uzupełnianych ostatnio wynikami analiz genetycznych [Terhürne-Berson i in. 2004; van der Knaap i in. 2005]. Porównawcze badania filogeograficzne wskazały, że europejskie gatunki roślin i zwierząt posiadają wspólne trasy migracji [Taberlet i in. 1998]. Generalnie zostały zidentyfikowane trzy podstawowe trasy rekolonizacji z południowych refugium (bałkańska, apenińska, iberyjska), charakteryzujące się różnym tempem migracji. Na podstawie analiz dziedziczonego matecznie DNA została wysunięta hipoteza, że populacje różnych gatunków roślin, w tym drzew, pozostawały izolowane w refugiach przez kilka okresów glacialnych.

Dla obecnego obrazu genetycznego zróżnicowania populacji drzew nie bez znaczenia jest także wpływ człowieka. Większość ekosystemów leśnych w XIX i XX wieku była zmieniana przez człowieka poprzez intensywne użytkowanie drzewostanów. Zalesienia często prowadzono w oparciu o zawężoną lub obcą bazę nasienną [Lewandowski i in. 2014]. Konsekwencją tego była zazwyczaj nieświadoma i przypadkowa zmiana struktury genetycznej populacji.

Drzewa leśne są intensywnym obiektem badań od ponad 40 lat. Polodowcowa historia została zrekonstruowana dla wielu gatunków drzew, np. buka [Demesure i in. 1996], dębu [Dumoulin-Lapègue i in. 1997], olszy czarnej [King, Ferris 1998], sosny [Sinclair i in. 1999], świerka [Sperisen i in. 2001; Litkowiec i in. 2009; Lewandowski i in. 2012, 2014] oraz jodły [Liepelt i in. 2002; Terhürne-Berson i in. 2004]. W badaniach nad polodowcową historią gatunków drzew leśnych oraz weryfikacją filogeograficznych hipotez, z wyznaczaniem refugium i tras rekolonizacji, stosowane są organellowe markery molekularne. Rośliny są doskonałym obiektem do badań filogenetycznych, jak i do badania procesów wpływających na różnorodność genetyczną, ponieważ posiadają trzy rodzaje organellowych genomów DNA (chloroplastowy – cpDNA, mitochondrialny – mtDNA, jądrowy – nDNA) o odmiennym typie dziedziczenia i różnym poziomie polimorfizmu. Typ dziedziczenia jest zależny od przynależności taksonomicznej: u drzew iglastych mtDNA dziedziczone jest matecznie, a cpDNA ojcowsko, z kolei u drzew liściastych zarówno mtDNA, jak i cpDNA dziedziczony jest matecznie, natomiast jądrowy DNA dziedziczy się po obu rodzicach [Wagner 1992].

Celem niniejszej pracy jest przedstawienie aktualnego stanu wiedzy o polodowcowej historii i zmienności genetycznej polskich populacji jodły pospolitej (*Abies alba* Mill.) w oparciu o dotychczasowe badania genetyczne, jak i palinologiczne. Artykuł sygnalizuje także brak kompleksowej wiedzy na temat puli genowej tego gatunku, jak również wskazuje na realną potrzebę uzupełnienia jej stanu, zwłaszcza że mamy do czynienia z gatunkiem lasotwórczym odgrywa-

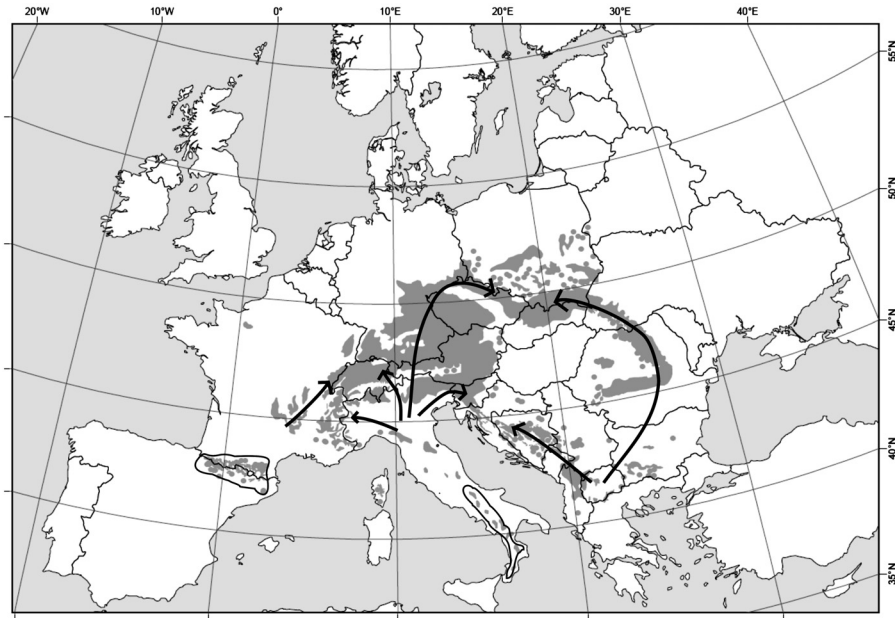
jącym podstawową rolę w ekosystemach leśnych, szczególnie górskich, a ponadto mającym również swoje miejsce w gospodarce leśnej.

### Naturalny zasięg występowania jodły pospolitej

Naturalny zasięg jodły pospolitej jest najobszerniejszy spośród wszystkich europejskich gatunków należących do tego rodzaju. Gatunek ten występuje w Europie środkowej i południowej, w masywach górskich od Pirenejów do Bałkanów. *Abies alba* charakteryzuje się rozległym pionowym zasięgiem rozmieszczenia, w zakresie od 500 do 2000 m n.p.m. Naturalny zasięg jodły pospolitej w Polsce ukształtował się w okresie subatlantyckim, przed około 2000 lat. W Polsce jodła osiąga swoją północno-wschodnią granicę naturalnego zasięgu. Granica ta przebiega wzdłuż równoleżnika 52°N, od Niziny Śląskiej wzdłuż północnej krawędzi Pasa Wyżyny Lubelskiej i Roztocza [Gostyńska-Jakuszczyńska 1972]. Naturalny obszar występowania tego gatunku w naszym kraju jest stosunkowo niewielki i ma zwykle porozrywany charakter, miejscami tylko tworzy większe skupienia. Jodła występuje głównie w południowej części Polski, przede wszystkim w Karpatach, Sudetach i Górach Świętokrzyskich oraz w mniejszych ilościach na Roztoczu. Poza zwartym zasięgiem znane są naturalne, wyspowe stanowiska jodły pospolitej w okolicach Warszawy, pod Mińskiem Mazowieckim (rezerwat Mienia), a także pod Łukowem (rezerwat Jata i Topór). Znane jest również wysunięte najbardziej na północny wschód naturalne stanowisko jodły pospolitej na uroczysku Cisówka, leżącym w białoruskiej części Puszczy Białowieskiej. Jednak niektórzy kwestionują naturalność tego stanowiska ze względu na znaczną odległość (120 km) od najbliższych naturalnych stanowisk jodły na Wysoczyźnie Siedleckiej [Środoń 1983]. W Polsce jodła pospolita występuje także poza granicami swojego naturalnego zasięgu, w Bałtyckiej i Wielkopolsko-Pomorskiej krainie przyrodniczo-leśnej, gdzie wprowadzona sztucznie rozwija się zadowalająco i może być gatunkiem lasotwórczym o dużych walorach ekologicznych i ekonomicznych [Robakowski i in. 2005].

### Połodowcowa historia i zmienność genetyczna jodły

Dotychczasowe badania połodowcowej historii jodły pospolitej w Europie oparte na danych paleobotanicznych [Terhürne-Berson i in. 2004; Liepelt i in. 2009] oraz analizach genetycznych przeprowadzonych na markerach izoenzymowych [Bergmann i in. 1990; Konnert, Bergmann 1995] i organellowych markerach DNA [Liepelt i in. 2002; Gömöry i in. 2004; Ziegenhagen i in. 2005] pozwoliły na weryfikację hipotez dotyczących lokalizacji refugium glacialnych oraz prawdopodobnych tras migracji tego gatunku (ryc.). Podczas ostatniego zlodowacenia *Abies alba* przetrwała w południowych ostojach refugialnych, tj. południowej części Półwyspu Bałkańskiego, środkowo-północnej części Półwyspu Apenińskiego, południowych Włoszech (Kalabria), Pirenejach i południowo-wschodniej Francji. Głównymi obszarami refugialnymi, z których nastąpiła wędrowka jodły ku wyższym szerokościom geograficznym, były półwyspy Bałkański i Apeniński oraz ewentualnie południowo-wschodnia Francja. Natomiast w Kalabrii i Pirenejach, w wyniku długotrwałej izolacji, jodła pospolita utworzyła szczególny rodzaj ekotypu, genetycznie różny od pozostałych europejskich populacji tego gatunku. Uważa się, że jodła z tych obszarów nie wzięła udziału w ekspansji nowych terenów uwalnianych spod lądolodu. Potwierdzają to badania zarówno oparte na izoenzymach [Bergmann i in. 1990; Konnert, Bergmann 1995], jak i badania ekofizjologiczne [Larsen 1989]. Terhürne-Berson i in. [2004] oraz van der Knaap i in. [2005] przedstawili najbardziej prawdopodobne trasy ekspansji jodły po ostatnim zlodowaceniu. Jodła z refugium znajdującym się w środkowych Włoszech rozprzestrzeniła się dwoma szlakami: drogą zachodnioalpejską, która dzieliła się na „drogę jurajską” i „drogę alpejsko-algawską”, oraz drogą wschodnioalpejską.



Ryc.

Lokalizacja głównych refugium glacialnych i prawdopodobnych tras migracji *A. alba* (strzałki) na podstawie Konnert i Bergmanna [1995]

Location of the glacial refugia and the most likely routes of postglacial recolonization of *A. alba* (arrows) based on Konnert and Bergmann [1995]

Natomiast z południowej i południowo-wschodniej części Półwyspu Bałkańskiego (obszar Macedonii, Bułgarii, Rumunii) jodła migrowała wzdłuż Gór Dynarskich, ku północnej ich granicy w Słowenii i wzdłuż rumuńskich Karpat, aż do wschodniej części Beskidów.

Kontakt izolowanych populacji, mający miejsce podczas krzyżowania się szlaków kolonizacyjnych w czasie wędrówki z refugium, prowadził do wytworzenia się stref hybrydyzacji. Na podstawie analiz izoenzymatycznych Konnert i Bergmann [1995] wysunęli hipotezę o istnieniu dwóch stref hybrydyzacji. Do wtórnego kontaktu populacji jodły wywodzących się z refugium zlokalizowanych na Półwyspie Bałkańskim i Apenińskim mogło dojść w Beskidach, Tatrach Wysokich, słowackich Karpatach, czeskich Rudawach i słoweńskich Alpach. Hipoteza ta została częściowo potwierdzona przez badania przeprowadzone przez Liepelta i in. [2002], którzy na podstawie macecznie dziedziczonego markera zaproponowali strefę kontaktu w Chorwacji i Słowenii. Natomiast druga strefa hybrydyzacji jodły z Włoch i Francji występuje w Masywie Centralnym, w Jurze i Wogezach.

Do dziś jest zaledwie kilka doniesień dotyczących zmienności puli genowej jodły w Polsce. Istnieje zatem realna potrzeba uzupełnienia stanu wiedzy, zwłaszcza że mamy do czynienia z gatunkiem lasotwórczym odgrywającym podstawową rolę w ekosystemach leśnych, szczególnie górskich, a ponadto mającym również swoje miejsce w gospodarce leśnej. Obszar naszego kraju jest interesujący dla poznania polodowcowej historii jodły, gdyż mógł się znaleźć pod wpływem dwóch odrębnych regionów refugialnych [Gömöry i in. 2004]. Obszerne badania z wykorzystaniem molekularnych markerów DNA przeprowadzone przez Liepelta i in. [2002] dotyczyły zachodniej i częściowo południowej Europy. Niestety, w tych badaniach obszar Polski był reprezentowany tylko przez jedną populację z Gór Świętokrzyskich.

Hipotezę o istnieniu dwóch odrębnych pul genowych jodły w Polsce potwierdzają badania izoenzymowe przeprowadzone przez Lewandowskiego i in. [2001]. Również Mejnartowicz [2004] wykazał odrębność populacji pochodzących z Sudetów i Karpat. Na odrębność populacji pochodzących z tych regionów wskazują także wyniki badań proweniencyjnych [Gunia 1986; Skrzyszewska 2006; Barzdajn 2009]. Stąd prawdopodobne jest, że Sudety zostały skolonizowane przez populacje wywodzące się z refugium zlokalizowanego w północnych Włoszech, natomiast wschodnie Karpaty przez populacje bałkańskie [Ralska-Jasiewiczowa 2004]. Nie potwierdzają tego jednak ostatnie badania 10 populacji jodły z Polski wykonane z wykorzystaniem dziedziczącego się matecznie mitochondrialnego markera DNA [Pawlaczyk i in. 2013]. Jednak badania te nie uwzględniają możliwości udziału puli pyłkowej pochodzenia bałkańskiego w tworzeniu polskich populacji jodły.

Markery molekularne stosowane są także do próby identyfikacji pochodzenia populacji. Działuk i in. [2013] analizowali poziom zmienności genetycznej i pochodzenie jodły pospolitej w dwóch sztucznych nasadzeniach w Nadleśnictwie Osusznica na Pomorzu. Uzyskane wyniki wykazały, że populacje z Osusznic różnią się poziomem zmienności genetycznej. Jodła z części zachodniej tego nadleśnictwa charakteryzowała się wysokim poziomem zmienności genetycznej porównywalnym z poziomem zmienności genetycznej populacji rosnących w granicach naturalnego zasięgu. Natomiast na niski poziom zmienności genetycznej populacji pochodzącej ze wschodniej części tego rejonu mógł mieć wpływ dryf genetyczny oraz efekt założyciela, jako wynik wykorzystywania nasion zebranych z niewielkiej liczby drzew. Autorzy przypuszczają, że prawdopodobnym źródłem nasion dla populacji w Osusznicie były Sudety, gdyż analizy mitochondrialnego DNA potwierdziły występowanie jednego allelu charakterystycznego dla populacji pochodzących z refugium apenińskiego.

### Ochrona zasobów genowych jodły

Liczne epizody zamierania jodły w wielu krajach Europy, w tym również w Polsce, miały w XX wieku znaczny wpływ na jej współczesne rozmieszczenie [Bergmann i in. 1990]. Od ponad dwustu lat obserwuje się ciągły spadek udziału jodły w składzie europejskich lasów. Przypuszcza się, że proces zamierania jodły w centralnej Europie może być pośrednio powiązany z jej niską zmiennością genetyczną, co łączy się ze słabymi zdolnościami adaptacyjnymi do zmieniających się warunków środowiska [Larsen 1989]. Na niższy poziom zmienności genetycznej jodły w Polsce, w porównaniu do innych gatunków drzew leśnych, wskazują badania z wykorzystaniem markerów izoenzymowych [Lewandowski i in. 2001; Mejnartowicz 2004; Niemczyk 2008].

Jodła jest gatunkiem wrażliwym na różnego rodzaju formy gospodarowania człowiekiem. Jako gatunek klimaksowy zanika wszędzie tam, gdzie występował zrębowy system zagospodarowania lasu [Barzdajn 2006]. Mimo iż w ostatnim dziesięcioleciu odnotowano poprawę kondycji jodły, co daje nadzieję na zwiększenie jej udziału w lasach, słuszne są działania podejmowane w celu ochrony tego gatunku. Dotyczy to zwłaszcza obszaru Sudetów. Podstawowym założeniem restytucji jodły pospolitej na tym terenie jest wykorzystywanie do tego celu wyłącznie lokalnych zasobów genowych jodły o unikalnym, jak się wydaje, składzie genetycznym [Barzdajn 2012].

W celu ulepszenia strategii ochrony jodły pospolitej w Polsce ważne jest dokładne poznanie skali jej zmienności genetycznej. Obszerna wiedza na ten temat pozwoli na świadome wykorzystywanie zasobów genowych jodły oraz wspomóc program ochrony i restytucji. Określenie pochodzenia populacji w kontekście istnienia odrębnych refugiów, a co za tym idzie odróżnianie populacji autochtonicznych od sztucznie wprowadzanych, ma szczególne znaczenie nie tylko ze

względów konserwatorskich, ale również gospodarczych [Litkowiec i in. 2013]. Wykorzystanie nasion nielokalnego pochodzenia może mieć istotny wpływ na wzorec zmienności genetycznej danego gatunku. Niedopasowanie pochodzenia do siedliska jest często wymieniane jako jedna z podstawowych przyczyn złej jakości drzewostanów oraz ich małej tolerancji na stresy biotyczne i abiotyczne.

Zbyt mała liczba przebadanych polskich populacji jodły pospolitej nie pozwala na kompleksowe scharakteryzowanie puli genowej tego gatunku. W trwających badaniach finansowanych przez Narodowe Centrum Nauki, w projekcie badawczym pod tytułem „Polodowcowa historia jodły pospolitej (*Abies alba* Mill.) i jej zmienność genetyczna w Polsce w oparciu o molekularne markery DNA”, zastosowanie trzech różnych markerów DNA o przeciwstawnych wzorcach dziedziczenia pozwoli na obszerne scharakteryzowanie obecnej struktury genetycznej populacji jodły w Polsce. Porównanie obrazów genetycznych uzyskanych w wyniku zastosowania organellowych markerów molekularnych o przeciwstawnych wzorcach dziedziczenia może udzielić ważnych informacji dotyczących kształtowania się struktury genetycznej gatunku w trakcie polodowcowej wędrówki. Interesujące jest również, jak dalece przepływ genów może modyfikować strukturę genetyczną populacji powstałą w wyniku długotrwałej izolacji w refugium i w trakcie późniejszych rekolonizacji (dane nieopublikowane). Rezultaty przeprowadzonych badań genetycznych jodły pospolitej w Polsce, które mają znaczenie podstawowe w zakresie biologii tego gatunku, poza wartością naukową cechuje również aspekt praktyczny.

### Podsumowanie

Szerokie zastosowanie różnego rodzaju markerów molekularnych przyczyniło się do znaczącego wzrostu wiedzy na temat zmienności genetycznej drzew. Autorzy tych doniesień podkreślają ich istotne znaczenie dla prawidłowego prowadzenia gospodarki leśnej oraz ochrony różnorodności biologicznej w obliczu globalnych zmian klimatu. Wpisuje się to w powszechną w krajach Europy koncepcję zrównoważonego, trwałego leśnictwa, czego wyrazem jest nie tylko zwiększanie zysku ekonomicznego przez wprowadzanie programów selekcji i hodowli, ale również ochrona różnorodności biologicznej populacji drzew leśnych. Stąd przekonanie, nawet wśród leśników praktyków, że wiedza na temat zmienności genetycznej i zróżnicowania genetycznego pomiędzy populacjami powinna być uwzględniana w opracowywaniu efektywnych planów gospodarowania lasem. Poszerzenie wiedzy na temat struktury genetycznej populacji jodły w Polsce może stanowić wsparcie działań na rzecz ochrony i restytucji tego gatunku oraz racjonalnego gospodarowania jej zasobami.

### Literatura

- Barzdajn W. 2006. Restytucja jodły pospolitej w Sudetach. Dotychczasowe osiągnięcia. Studia i Materiały Centrum Edukacji Przyrodniczo Leśnej 11: 69-84.
- Barzdajn W. 2009. Adaptacja różnych pochodzeń jodły pospolitej (*Abies alba* Mill.) do warunków Sudetów. Leśne Prace Badawcze 70 (1): 49-58.
- Barzdajn W. 2012. Restytucja jodły pospolitej w Sudetach. Program działania dla sudeckich nadleśnictw Regionalnej Dyrekcji Lasów Państwowych we Wrocławiu.
- Bergmann F., Gregorius H. F., Larsen J. B. 1990. Levels of genetic variation in European silver fir (*Abies alba*). Are they related to the species' decline? *Genetica* 82: 1-10.
- Demesure B., Comps B., Petit R. J. 1996. Chloroplast DNA phylogeography of the common beech (*Fagus sylvatica* L.) in Europe. *Evolution* 50: 2515-2520.
- Dumoulin-Lapègue S., Demesure B., Fineschi S., Le Corre V., Petit R. J. 1997. Phylogeographic structure of white oaks throughout the European continent. *Genetics* 146: 1475-1487.
- Działuk A., Czarnecki J., Gout R., Filipiak M. 2013. Pochodzenie jodły pospolitej (*Abies alba* Mill.) z Nadleśnictwa Osusznicza w świetle badań DNA cytoplazmatycznego – ostoja jodły sudeckiej na Pomorzu? *Sylwan* 157 (2): 139-148.



- Gostyńska-Jakuszczyńska M. 1972. W: K. Borowicz [red.]. Atlas rozmieszczenia drzew i krzewów w Polsce 12: 5-10.
- Gömöry D., Longauer R., Liepelt S., Ballian D., Brus R., Kraigher H., Parpan V. I., Parpan T. V., Paule L., Stupar V., Ziegenhagen B. 2004. Variation patterns of mitochondrial DNA *Abies alba* Mill. In suture zone of postglacial migration in Europe. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae* 73 (3): 203-206.
- Gunia S. 1986. Próba oceny wartości genetycznej i hodowlanej jodły pospolitej (*Abies alba* Mill.) z Sudetów i Karpat polskich. *Sylwan* 130 (2-3): 83-92.
- Hewitt G. M. 1996. Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation. *Biological Journal of the Linnean Society* 58: 247-276.
- Hewitt G. M. 1999. Post-glacial recolonization of European Biota. *Biological Journal of the Linnean Society* 68: 87-112.
- Huntley B., Birks H. J. 1983. An atlas of past and present pollen maps Europe: 0-13000 years ago. Cambridge University Press.
- King R. A., Ferris C. 1998. Chloroplast DNA phylogeography of *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. *Molecular Ecology* 7: 1151-1161.
- van der Knaap W. O., Leeuwen J. F. N., Finsinger W., Gobet E., Pini R., Schweizer A., Valsecchi V., Ammann B. 2005. Migration and population expansion of *Abies*, *Fagus*, *Picea*, and *Quercus* since 15000 years in and across the Alps, based on pollen-percentage threshold values. *Quaternary Science Reviews* 24: 645-680.
- 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.
- Larsen J. B. 1989. Waldbauliche Probleme und Genökologie der Weißtanne (*Abies alba* Mill.). *Allgemeine Forst- und Jagdzeitung* 160: 39-43.
- Lewandowski A., Filipiak M., Burczyk J. 2001. Genetic Variation of *Abies alba* in Polish part of Sudety Mts. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae* 70 (3): 215-219.
- Lewandowski A., Litkowiec M., Fisher A. 2012. Śladami Władysława Jedlińskiego – określenie pochodzenia świerka na terenie Nadleśnictwa Skrwilno. *Sylwan* 156 (9): 703-709.
- Lewandowski A., Szydłarski M., Litkowiec M. 2014. Pochodzenie świerka pospolitego (*Picea abies* (L.) Karst.) w Nadleśnictwie Kartuszy. *Sylwan* 158 (7): 509-515.
- Liepelt S., Białozyt R., Ziegenhagen B. 2002. Wind-dispersed pollen mediates gene flow among refugia. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 99: 14590-14594.
- Liepelt S., Cheddadi R., de Beaulieu J. L., Fady B., Gömöry D., Hussendörfer E., Konnert M., Litt T., Longauer R., Terhürne-Berson R., Ziegenhagen B. 2009. Postglacial range expansion and its genetic imprints in *Abies alba* (Mill.) a synthesis from palaeobotanic and genetic data. *Review of Palaeobotany and Palynology* 153: 139-149.
- Litkowiec M., Dering M., Lewandowski A. 2009. Utility of two mitochondrial markers for identification of *Picea abies* refugia origin. *Dendrobiology* 61: 65-71.
- Litkowiec M., Plitta B. P., Lewandowski A. 2013. Znaczenie zmienności genetycznej dla ochrony zasobów genowych cisza pospolitego w Europie. *Sylwan* 157 (10): 754-760.
- Mejnartowicz L. 2004. Genetic Analysis of Silver-fir Populations in the North Carpathian and Sudeten Mountains. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae* 73 (4): 285-292.
- Niemczyk M. 2008. Struktura genetyczna jodły pospolitej (*Abies alba* Mill.) w Karkonoskim Parku Narodowym. W: Barzdajn W., Raj A. [red.]. Jodła pospolita w Karkonoskim Parku Narodowym. Karkonoski Park Narodowy, Jelenia Góra. 55-64.
- Pawlaczyk E. M., Kroplewska I., Bobowicz M. A. 2013. Postglacialna migracja jodły pospolitej *Abies alba* Mill. do Polski – analiza na podstawie mitochondrialnego DNA. *Sylwan* 157 (6): 458-463.
- Ralska-Jasiewiczowa M. 2004. Late glacial and Holocene history of vegetation in Poland based on isopollen maps. W: Szafer Institute of Botany, Polish Academy of Science, Kraków.
- Robakowski P., Standio B., Bułaj B. 2005. Występowanie i przydatność hodowlana jodły pospolitej (*Abies alba* Mill.) poza granicami jej naturalnego zasięgu. *Sylwan* 149 (8): 18-30.
- Robalo J. I., Castilho R., Francisco S. M., Almada F., Knutsen H., Jorde P. E., Pereira A. M., Almada V. C. 2012. Northern refugia and recent expansion in the North Sea: the case of the wrasse *Symphodus melops* (Linnaeus, 1758). *Ecology and Evolution* 2: 153-164.
- Sinclair W. T., Morman J. D., Ennos R. A. 1999. The postglacial history of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in western Europe: evidence from mitochondrial DNA variation. *Molecular Ecology* 8 (1): 83-88.
- Skrzyszczyńska K. 2006. Zmienność wewnątrzgatunkowa jodły pospolitej w doświadczeniach proveniencyjnych. W: Sabor J. [red.]. Elementy genetyki i hodowli selekcyjnej drzew leśnych. CILP, Warszawa.
- Sperisen C., Büchler U., Guglerli F., Mátyás G., Geburek T., Vendramin G. G. 2001. Tandem repeats in plant mitochondrial genomes: application to the analysis of population differentiation in the conifer Norway spruce. *Molecular Ecology* 10: 257-263.
- Środoń A. 1983. Jodła pospolita w historii naszych lasów. W: Białobok, S. [red.]. Jodła pospolita *Abies alba* Mill. PWN, Warszawa – Poznań. 9-41.

- Taberlet P., Fumagalli L., Wust-Saucy A. G., Cosson J. F. 1998. Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe. *Molecular Ecology* 7: 453-464.
- 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.
- Wagner D. B. 1992. Nuclear, chloroplast, and mitochondrial DNA polymorphisms as biochemical markers in population genetic analyses of forest trees. *New Forests* 6: 373-390.
- Ziegenhagen B., Fady B., Kuhlenkamp V., Liepelt S. 2005. Differentiating groups of *Abies* species with a simple molecular markers. *Silvae Genetica* 54 (3): 123-126.