

Stanisław Kucharzyk

Ośrodek Naukowo–Dydaktyczny Bieszczadzkiego Parku Narodowego
38–700 Ustrzyki Dolne, ul. Bełska 7
stku@go2.pl

Received: 28.06.2006

Reviewed: 26.07.2006

EKOLOGICZNE ZNACZENIE DRZEWOSTANÓW W STREFIE GÓRNEJ GRANICY LASU W KARPATACH WSCHODNICH I ICH WRAŻLIWOŚĆ NA ZMIANY ANTROPOGENICZNE

Ecological importance of stands at the upper forest limit
in the Eastern Carpathians and their sensibility
to anthropogenic changes

Abstract: The estimation of ecological importance of two main types of stands (spruce forests and beech wood) at the upper forest limit in the Eastern Carpathians is presented. The total area, space structure, vertical stratification, species and biocoenotic diversity, and significance for habitat conditions formation were studied. A prove of estimation of sensitivity of those ecosystems to anthropogenic changes of different scale was made. It showed the similarities and differences resulting from different biological properties of species predominating in forests at upper limit.

Wstęp

Górna granica lasu w północnej części Karpat Wschodnich tworzona jest przez dwa typy drzewostanów. W przedkarpackiej, północno-wschodniej części pasma, tworzą ją bory iglaste z przewagą świerka. W części zakarpackiej, południowo-zachodniej, z połoninami graniczą lasy liściaste z dominacją buka (Kolësuk 1958; Komendar 1966; Golubec 1978; Malinovs'kij 1980; Krěčfalušej 2003). Charakterystyczny układ pięter klimatyczno-roślinnych na tym terenie, a zwłaszcza specyfika granicy regli i połonin, były przedmiotem wielu badań prowadzonych przez specjalistów uprawiających różne dyscypliny naukowe (Hołowkiewicz 1885; Zapałowicz 1885; Rehman 1895; Sulma 1929; Maloch 1931; Domin 1932; Jakób 1937; Deyl 1940; Pawłowski 1948; Środoń 1948; Rubenko 1960; Malinovs'kij 2003). Wśród przyczyn kształtujących przebieg górnej granicy lasu

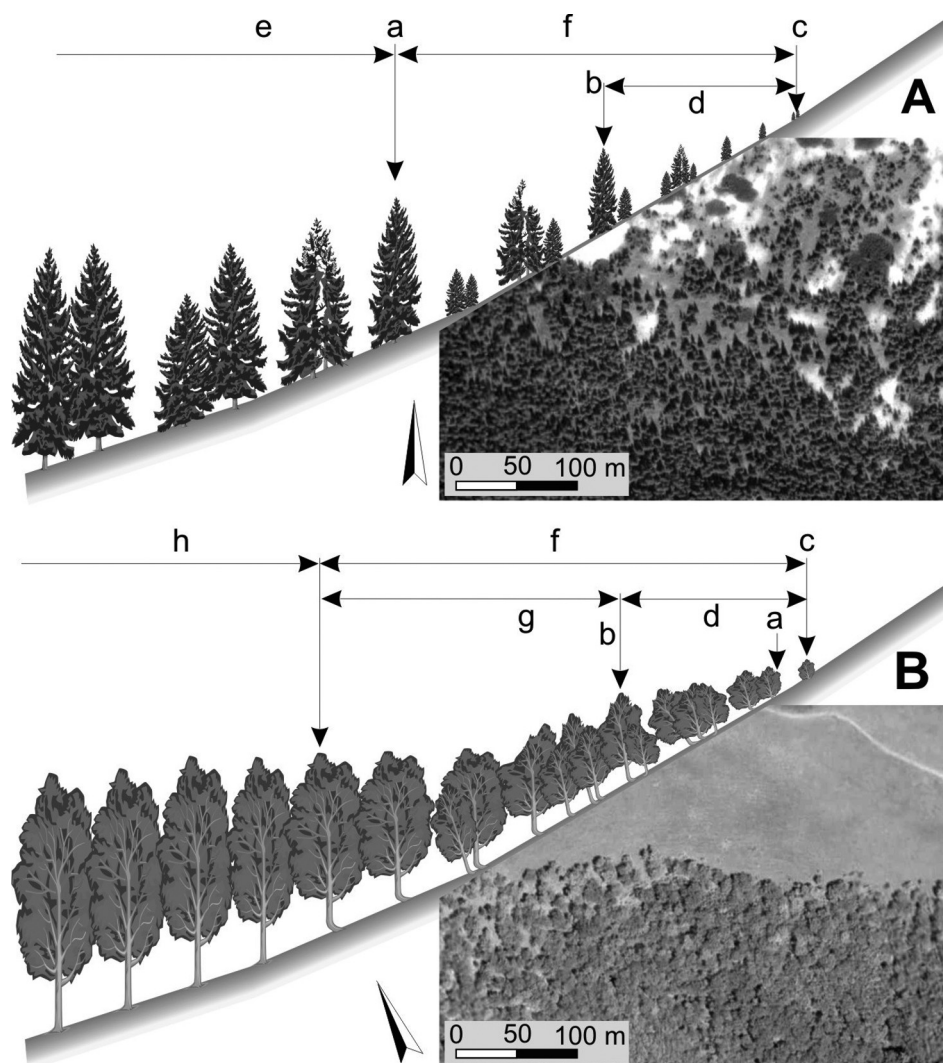
wymieniali oni te same czynniki, które decydują o zasięgu pionowym drzew i drzewostanów także w innych pasmach górskich. W zależności od dominującej przyczyny wyróżniano więc górną granicę lasu: termiczną (klimatyczną), wiatrową, orograficzną, biologiczną i antropogeniczną (Kolésuk 1958; Malinovs'kij 1980; Zientarski 1985). Wpływ antropopresji (w szczególności wypasu i wyrębu) na lasy podpołoninowe był przedmiotem wielu analiz (Hołowkiewicz 1885; Domin 1932; Środoń 1948; Zarzycki 1963; Malinovs'kij 1980; 1984, Tretiak i Bojczuk 1997). Szczególne zainteresowanie w tym kontekście wzbudzało pochodzenie bukowej górnej granicy lasu jako odstępstwa od wzorca piętrowości uznanego za typowy dla regionu alpejsko-karpacko-bałkańskiego (Grebensikov 1957). Dyskusję rozpoczęły prace leśnika Emila Hołowkiewicza (1885) oraz geografa i geobotanika Antoniego Rehmana (1895). Pierwszy z nich twierdził, że górnoreglowe bory świerkowe zostały wycięte na początku XIX w. w celu poszerzenia areału łąk i pastwisk. Drugi badacz wskazywał przede wszystkim na czynniki naturalne (suchszy i cieplejszy klimat na skutek bliskiego sąsiedztwa Niziny Węgierskiej). Ich następcy rozmaicie oceniali czas, wielkość i charakter zmian dokonanych w tej strefie przez człowieka. Wielu autorów uważało, że w częściach szczytowych Bieszczadów Zachodnich, Połoniny Równej, Borżawy, Połoniny Krasnej i Świdowca współczesna górna granica lasów bukowych jest obniżona w stosunku do pierwotnej od 100–200 metrów (Zarzycki 1963; Golubec 1978), a nawet o 200–300 metrów (Malinovs'kij 2003). Andrzej Środoń (1948), który w okresie międzywojennym prowadził badania nad górną granicą lasu na Czarnohorze i w Górach Czywczyńskich, zaprzecza jakoby w tym rejonie występowała naturalna górna granica lasu tworzona przez buczyny. Według tegoż autora świerk na tym obszarze był drzewem bardzo cenionym i od początku XVIII stulecia intensywnie eksploatowanym. Sprzeciwia się on pogładowi, iż pas krzewiastych buków powyżej normalnego lasu bukowego tworzy klimatyczną górną granicę lasu, sugerując, że taki układ może powstać wtórnie na miejscu zniszczonego pasa świerkowego. Przeciwnie stanowisko zaprezentowała grupa badaczy lubelskich (Malicki i in. 1967/68; Dolecki i Szwaczko 1969; 1970; Dolecki 1971; 1984). Na podstawie tempa przyrostów (odchylen wielkości rocznego przyrostu od średnich teoretycznych dla danej wysokości bezwzględnej) i cech morfologicznych buka w Bieszczadach stwierdzili oni, że niskiego położenia górnej granicy lasu bukowego i braku świerczyn nie można wiązać z gospodarczą działalnością pasterzy. Według nich wpływ pasterstwa mógł tylko „nieco modyfikować przebieg górnej granicy lasów i zmienić częściowo skład gatunkowy roślinności połonin, nie zaważył zaś na naturalnym układzie i wykształceniu pięter roślinnych, ani na ich zasięgach pionowych” (Malicki i in. 1967/1968).

Obecnie w strefie przypołoninowej lasów (wydzielonej ze względu odległości od połoniny) ukraińskich Karpat dominują dwa gatunki. Buk porasta 26,1 tys. ha (51%), zaś świerk 24,4 tys. ha (48%) (Krěčfalušej 2003). Udział powierzchnio-

wy innych drzew nie przekracza 1 procenta areалу lasów (jodła – 0,3 tys. ha, olśza szara 0,07 tys. ha, jawor 0,04 tys. ha, sosna – 0,02 tys. ha (Krěčfalušěj 2003). Świerkowa górna granica lasu przebiega zwykle 200–300 metrów wyżej niż bukowa, sięgając maksymalnie 1680 m n.p.m. (Góry Czywczyńskie, Czarnohora (Malinovs'kij 1980). Maksymalny zasięg lasów bukowych jest ograniczony warstwicą 1500 m n.p.m. (Borżawa, Świdowiec) zwykle jednak nie przekraczają one wysokości 1250 m n.p.m. (Malinovs'kij 1980). Te dwa typy granic różnią się także fizjonomią (Ryc. 1). Dla górnoreglowych świerczyn charakterystyczna jest szeroka strefa ekotonu o stopniowo zmniejszającym się zwarcie drzew (Ryc. 1A). Strefa rozrzedzonego boru świerkowego w Karpatach Wschodnich może mieć nawet 150–200 metrów szerokości (Kolěsuk 1958). Tradycyjnie linię górnej granicy lasu prowadzi się na wysokości, na której spotyka się jeszcze fragmenty drzewostanu o wysokości nie mniejszej niż 8 metrów, minimalnej powierzchni 10 arów i zwarcie co najmniej 0,4 (Sokołowski 1928). Powyżej górnej granicy lasu występuje dość szeroka strefa walki sięgająca górnej granicy drzew (okazy o minimalnej wysokości 5 metrów, lub też 3 a nawet 2 metrów, w zależności od badacza). Pojedyncze krzywulcowe świerki spotykane są jeszcze kilkaset metrów powyżej górnej granicy lasu (Brockman-Jerosch 1919 za Szymańskim 2000; Tranquillini 1979; Crawford 1989; Kullman 1998; 2001).

Buczyny porastające najwyższe partie Karpat Wschodnich formują ostre granice lasu z bardzo wąską strefą rozrzedzonych krzywulców lub bez tej strefy (Ryc. 1B). Wysokość drzew stopniowo się obniża i chociaż nie przekracza kilku metrów, zbiorowiska zachowują wyraźnie leśny charakter (duże zagęszczenie i zwarcie drzew, gatunki runa i cechy gleb typowe dla zbiorowisk leśnych). Górna granica zwartego lasu zasadniczo pokrywa się z granicą drzew i najczęściej także z granicą gatunku – buka zwyczajnego. Taka postać górnej granicy lasu typowa jest dla cienioznośnych gatunków liściastych (głównie *Nothofagus* i *Fagus*), których siewki rozwijają się głównie pod okapem starszego drzewostanu (Tranquillini 1979; Fanta 1981; Crawford 1989).

Celem niniejszej pracy jest ocena ekologicznego znaczenia dwóch głównych typów drzewostanów (świerczyn i buczyn) w strefie górnej granicy lasu w północnej części Karpat Wschodnich, poprzez określenie ich areалу, struktury przestrzennej, stratyfikacji pionowej, różnorodności gatunkowej i biocenotycznej oraz znaczenia dla kształtowania warunków siedliskowych. Dokonano również próby oceny wrażliwości tych ekosystemów na zmiany antropogeniczne o różnym zasięgu wskazując na różnice i podobieństwa wynikające z odmiennych właściwości biologicznych dwóch gatunków dominujących w drzewostanach podpołoninowych.



Ryc. 1. Dwa typy górnej granicy lasu w północnej części Karpat Wschodnich. Objaśnienia: A – górna granica lasu tworzona przez świerki (Sywula, Gorgany 1550 m n.p.m. – zobrazowanie satelitarne – Google Earth 2006), B – górna granica lasu tworzona przez buki (Połonina Kuk, Borżawa 1200 m n.p.m. – Google Earth 2006), a – górna granica lasu, b – górna granica drzew ($h > 5$ m), c – górna granica gatunku (krzywulców), d – strefa krzywulców, e – rozrzedzony bór górnoregłowy ($h > 8$ m), f – strefa walki, g – bukowy las krzywulcowy ($h = 12-5$ m), h – wysokopienny las bukowy w strefie górnej granicy lasu ($h > 12$ m).

Fig. 1. Two types of upper forest limit in northern part of the Eastern Carpathians. Explanations: A – upper forest limit formed by spruce (Sywula, Gorgany 1550 m a.s.l. – satellite image – Google Earth 2006), B – upper forest limit formed by beech (Połonina Kuk, Borżawa 1200 m a.s.l. – Google Earth 2006), a – upper forest limit, b – upper limit of trees ($h > 5$ m), c – upper limit of species, d – elfin forest zone, e – sparse upper montane spruce forest ($h > 8$ m), f – combat zone, g – beech elfin wood ($h = 12-5$ m), h – normal beech wood at the upper forest limit ($h > 12$ m).

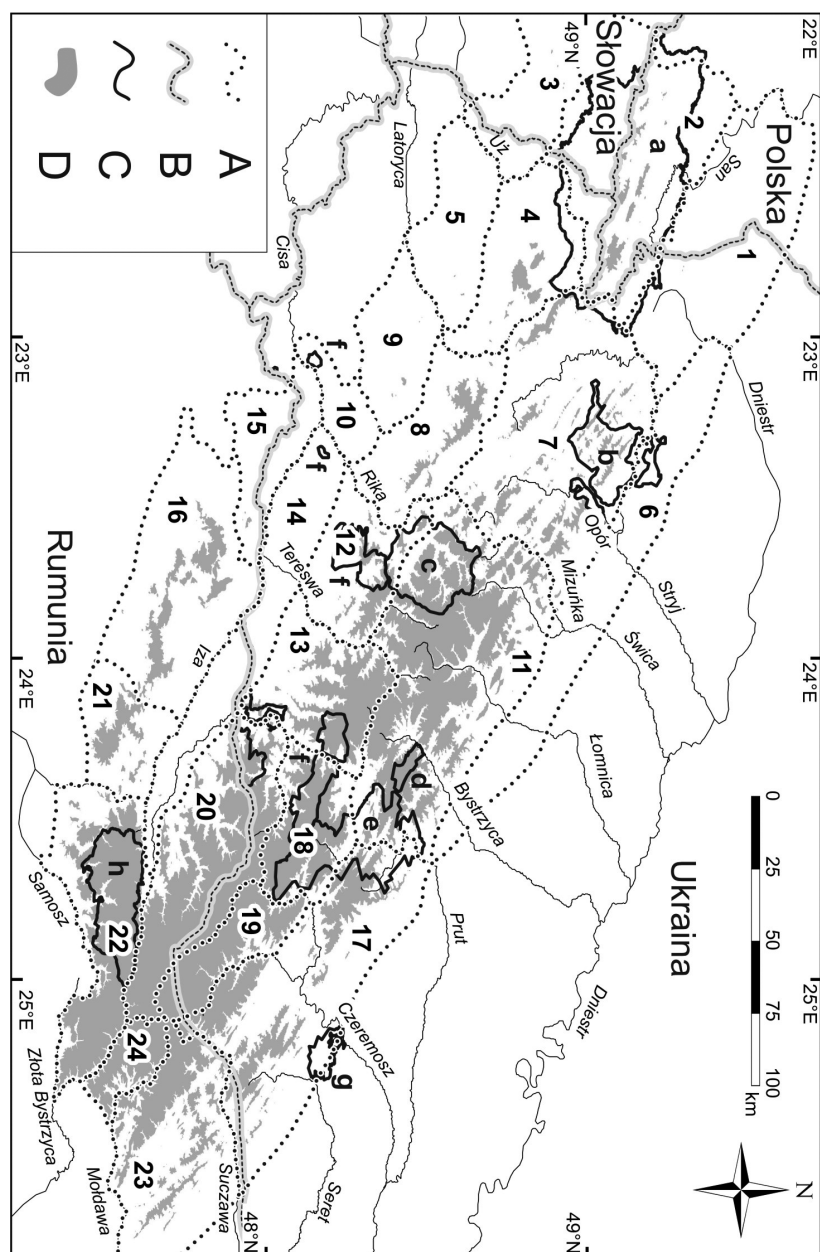
Metodyka

Badaniami objęto obszary położone powyżej 1 000 metrów n.p.m. w północnej części Karpat Wschodnich (poczynając od Gór Rodniańskich) (Ryc. 2). Dolną granicę analiz przyjęto umownie kierując się wynikami wcześniejszych prac, które sugerowały, że powyżej tej wysokości zmieniają się wyraźnie postać i cechy taksacyjne lasów (Kucharzyk i Przybylska 1997). Do analiz użyto oprogramowania GIS (ArcView 8.3 z rozszerzeniami) wykorzystując zobrazowania satelitarne oraz numeryczny model terenu powierzchni Ziemi, dostępne w sieci Internet.

Do wyznaczenia zasięgu obszaru położonego powyżej 1 000 metrów oraz wydzielania 100 metrowych stref wysokościowych wykorzystano numeryczny model terenu opracowany na podstawie danych zebranych na drodze radarowego skanowania powierzchni Ziemi (Shuttle Radar Topography Mission 2004). Publicznie udostępniona surowa i nie poprawiona wersja modelu SRTM-3 może być wykorzystywana bezpłatnie dla celów naukowych. Rozdzielczość liniowa modelu jest równa 3" (co dla obszaru badań jest w przybliżeniu równe 90 m dla szerokości geograficznej i 60 m dla długości geograficznej). Do konwersji, obróbki i scalenia poszczególnych elementów gridu SRTM-3 użyto aplikacji Thomasa Galiniera będącej rozszerzeniem do programu ArcView (Galinier 2004).

Do oceny arealu, struktury przestrzennej, stratyfikacji pionowej drzewostanów bukowych i świerkowych położonych powyżej 1 000 m wykorzystano zobrazowania satelitarne udostępnione w sieci Internet w przeglądarce Google Earth (2006). Zobrazowania te to zdjęcia panchromatyczne o rozdzielczości 15 metrów, wykonane przez satelitę Landsat 7 ETM+ w latach 2002–2005. Materiał taki wydaje się wystarczający dla opracowań wielkoskalowych. Trzeba przy tym zaznaczyć, że baza zdjęć jest wciąż aktualizowana, dzięki czemu od marca 2006 roku wybrane fragmenty można obserwować z rozdzielczością submetrową, przy której widoczne są korony poszczególnych drzew (część gór: Cyblesz, Borżawy, Połoniny Krasnej i Gorganów) (Ryc. 1). Przy pozyskiwaniu kolejnych obszarów zobrazowania korzystano z plików lokalizacyjnych „kml” wygenerowanych według założonej siatki prostokątnej ($0,14^{\circ} \times 0,07^{\circ}$) przy stałym wyniesieniu (9,7 km). Na podstawie tejże siatki utworzono również automatycznie pliki georeferencyjne „jgw”, które pozwoliły poprawnie „wpasować” pozyskanych 812 fragmentów mozaiki do używanego układu współrzędnych (odzworowanie wiernopolowe cylindryczne Cassiniego-Soldnera).

Po przygotowaniu materiałów dokonano fotointerpretacji zobrazowań wydzielając 4 kategorie powierzchni: lasy liściaste z przewagą buka, bory iglaste z przewagą świerka, lasy mieszane, obszary nieleśne (zarośla kosodrzewiny i olszy zielonej oraz połoniny i polany reglowe). Wydzielono w sumie blisko 4 000 poligonów o różnej wielkości. Największe trudności zachodziły przy rozgraniczeniu kosodrzewiny i borów świerkowych. Pewnym problemem w analizie obrazów



Ryc. 2. Podział fizjograficzny obszaru badań (Kondracki 1989). Objaśnienia: A – granice jednostek fizjograficznych (analizowane pasma górskie wraz z ich maksymalną wysokością (w m n.p.m.): 1 – Góry Sanocko-Turczańskie {1024}, 2 – Bieszczady Zachodnie {1 346}, 3 – Wyhorlat {1 074}, 4 – Połonina Równa {1 482}, 5 – Makowica (Szinyak) {1 007}, 6 – Karpacie Brzeżne {860}, 7 – Bieszczady Wschodnie (Beskidy Skolskie) {1 406}, 8 – Połonina Borzawa {1 679}, 9 – Bużora (Borlo) {1 086}, 10 – Tupy (Nagy Sölös) {879}, 11 – Gorgany {1 836}, 12 – Połonina

na niektórych obszarach były chmury zakrywające część sceny w Karpatach Pokucko-Bukowińskich, Obczynach Bukowińskich, Górach Rodniańskich.

Wydzielone kategorie przecięto następnie z warstwą jednostek fizjograficznych (Kondracki 1989) oraz z warstwą 100 metrowych stref wysokościowych. Pozwoliło to na dokonanie przestrzennej i wysokościowej analizy pokrycia przez poszczególne typy lasu.

Różnorodność gatunkową i biocenotyczną dwóch typów drzewostanów w strefie górnej granicy oraz ich znaczenia dla kształtowania warunków siedliskowych scharakteryzowano na podstawie dostępnych danych literaturowych oraz własnych obserwacji. Z materiałów publikowanych korzystano również przy ocenie wrażliwości tych ekosystemów na zmiany antropogeniczne.

Wyniki

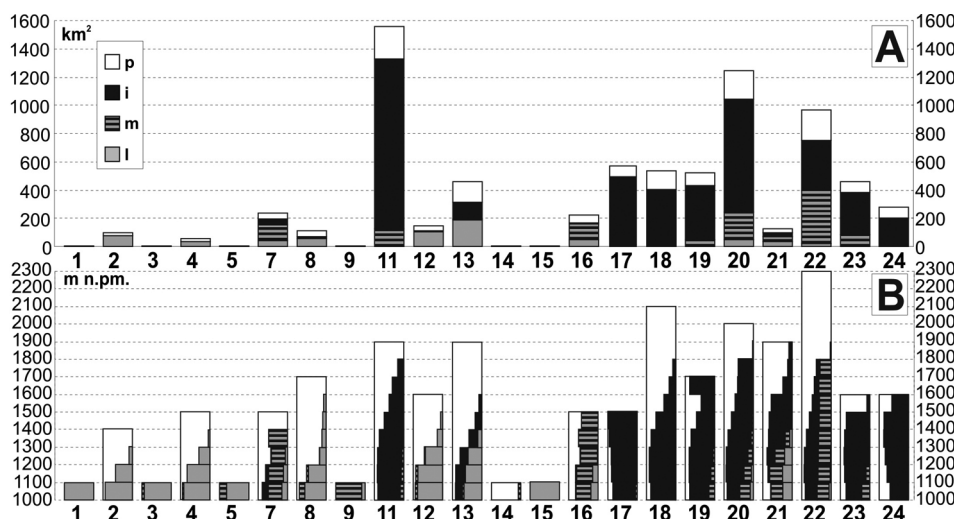
Wielkość arealu oraz przestrzenne i wysokościowe zróżnicowanie rozmieszczenia poszczególnych typów drzewostanu w strefie górnej granicy lasu

Obszary powyżej 1 000 m n.p.m. na badanym terenie zajmują 7 588 km². Z tego 641 km² (8%) zajmują lasy liściaste z przewagą buka, 1 137 km² (15%) lasy mieszane, 4 309 km² (57%) bory iglaste z przewagą świerka, a pozostałe 1 501 km² (20%) pokrywają zbiorowiska nieleśne (zarośla subalpejskie z kosodrzewiną

Krasna {1 658}, 13 – Świdowiec {1 883}, 14 – Kotlina Marmaroska {1 091}, 15 – Góry Ouasz (Oaş) {1 093}, 16 – Góry Gutyj (Gutii) {1 442}, 17 – Karpaty Pokucko-Bukowińskie {1 479}, 18 – Czarnohora {2 061}, 19 – Poloniny Hryniawskie {1 610}, 20 – Karpaty Marmaroskie {1 961}, 21 – Góry Cybleśz (Țibleș) {1 847}, 22 – Góry Rodniańskie {2 303}, 23 – Obczyny Bukowińskie {1 480}, 24 – Góry Bystrzyckie {1 660}, B – granice państwowe, C – granice obszarów chronionych (a – Międzynarodowy Rezerwat Biosfery „Karpaty Wschodnie”, b – Park Narodowy Beskidy Skolskie, c – Synewirski Park Narodowy, d – Rezerwat „Gorgany”, e – Karpacki Park Narodowy, f – Karpacki Rezerwat Biosfery, g – Wyznicki Park Narodowy, h – Park Narodowy Gór Rodniańskich), D – obszary położone powyżej 1 000 m n.p.m.

Fig. 2. Physiographical division of the study area (Kondracki 1989). Explanations: A – limits of physiographic units (mountain ranges analysed with their maximal altitude (in m a.s.l.): 1 – Sanocko-Turczańskie Mts {1 024}, 2 – Western Bieszczady {1 346}, 3 – Wyhorlat {1 074}, 4 – Polonina Rowna {1 482}, 5 – Makowica (Szinyak) {1 007}, 6 – Border Carpathians {860}, 7 – Eastern Bieszczady (Skolskie Beskidy) {1 406}, 8 – Polonina Borzawa {1 679}, 9 – Buzora (Borlo) {1 086}, 10 – Tupy (Nagy Sölös) {879}, 11 – Gorgany {1 836}, 12 – Polonina Krasna {1 658}, 13 – Świdowiec {1 883}, 14 – Marmaros Basin {1 091}, 15 – Oaş Mts {1 093}, 16 – Gutii Mts {1 442}, 17 – Pokucie-Bukowina Carpathians {1 479}, 18 – Czernokhora {2 061}, 19 – Hryniawskie Poloniny {1 610}, 20 – Marmaros Mts {1 961 m n.p.m.}, 21 – Țibleș Mts {1 847}, 22 – Rodna Mts {2 303}, 23 – Obczyny {1 480}, 24 – Bistrica Mts {1 660}, B – state frontiers, C – boundaries of protected areas (a – International Biosphere Reserve „Eastern Carpathians”, b – Skolskie Beskidy National Park, c – Synevyr National Park, d – „Gorgany” Nature Reserve, e – the Carpathian National Park, f – the Carpathian Biosphere Reserve, g – Wyznicki National Park, h – Rodna Mts National Park), D – territories above 1 000 m a.s.l.

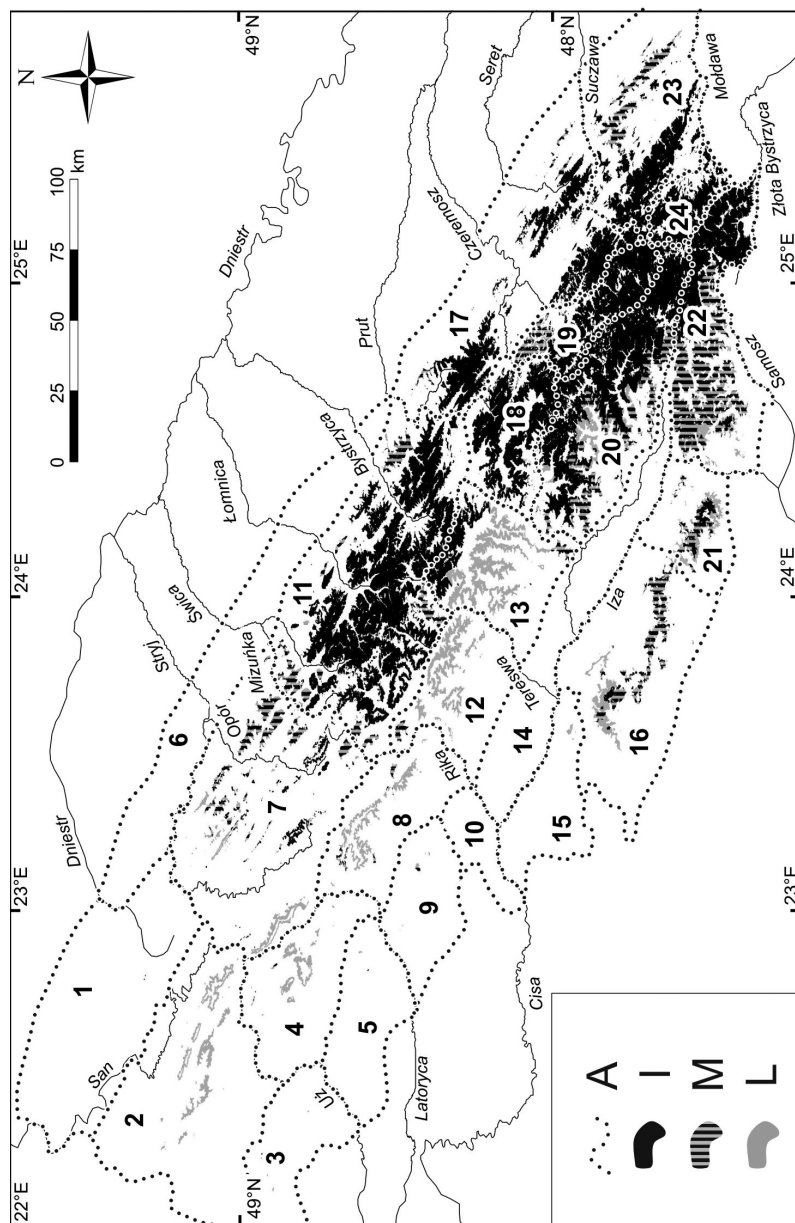
i olszą zieloną, połoniny i polany regłowe). Największą powierzchnię lasów położonych powyżej 1 000 m n.p.m. stwierdzono w Gorganach (1 328 km²), w Karpatach Marmaroskich (1 042 km²) i w Górach Rodniańskich (749 km²). Dla porównania w Bieszczadach Zachodnich analogiczne drzewostany zajmują 73 km² (Ryc. 3A).



Ryc. 3. Zróżnicowanie pokrycia przez lasy w strefie powyżej 1 000 m n.p.m., w poszczególnych pasmach górskich, w północnej części Karpat Wschodnich. Objasnienia: A – powierzchnia wyróżnionych typów roślinności, B – frakcja wyróżnionych kategorii w 100 metrowych strefach wysokościowych, p – obszary nieleśne, i – bory iglaste z dominacją świerka, m – lasy mieszane, l – lasy liściaste z dominacją buka, pozostałe objaśnienia patrz ryc. nr 2.

Fig. 3. Forest cover differentiation in the zone above 1 000 m a.s.l. in particular mountain ranges of northern part of Eastern Carpathians. Explanations: A – area of vegetation types, B – fraction of distinguished categories in 100 meter altitudinal belts, p – non-forest communities, i – coniferous forests with spruce predominance, m – mixed forests, l – deciduous forests with beech predominance, other explanations see Fig. 2.

Na obszarze powyżej 1 000 m n.p.m. buk dominuje po południowo-zachodniej stronie głównego wododziału karpackiego, poczynając od doliny Czarnej Cisy (Bieszczady Zachodnie, południowo-zachodnia część Bieszczadów Wschodnich, Wyhorlat, Połonina Równa, Makowica, Połonina Borżawa, Połonina Krasna, Góry Ouasz). Świerk panuje w północno-wschodniej części pasma (Gorgany, Karpaty Pokucko-Bukowińskie, Czarnohora, Połoniny Hryniawskie, Karpaty Marmaroskie, Obczyzny Bukowińskie, Góry Bystrzyckie). W północno-wschodniej części Bieszczadów Wschodnich, w Górach Gutyj, Górach Cyblesz, Górach Rodniańskich, na Bużorze i na Świdowcu buk i świerk zajmowały podobne powierzchnie lub też tworzyły drzewostany mieszane (Ryc. 3A i Ryc. 4).



Ryc. 4. Zróżnicowanie przestrzenne pokrycia przez lasy w strefie powyżej 1 000 m n.p.m. w północnej części Karpat Wschodnich. Objasnienia: A – granice jednostek fizjograficznych (Kondracki 1 989), I – bory iglaste z dominacją świerka, M – lasy mieszane, L – lasy liściaste z dominacją buka.

Fig. 4. Spatial differentiation of forest cover in zone above 1 000 m a.s.l. in northern part of Eastern Carpathians. Explanations: A – boundaries of physiographic units (Kondracki 1 989), I – coniferous forests with spruce predominance, M – mixed forests, L – deciduous forests with beech predominance.

Z analizy pionowego rozmieszczenia drzewostanów wynika, że w całej strefie powyżej 1 000 m n.p.m. w poszczególnych pasmach dominował ten sam typ lasu. Jedynie w nielicznych pasmach górskich (Karpaty Marmaroskie, Góry Cyblesz) można zauważyć w tym przedziale wysokościowym klasyczne przejście między dolnoreglowymi buczynami, a górnoreglowym świerkiem. Na wykresach zwraca też uwagę stopniowe zmniejszanie się powierzchni lasów wraz z wysokością nad poziom morza. W większości pasm górskich udział powierzchni nieleśnej zwiększa się liniowo, co świadczy o zróżnicowanym przebiegu górnej granicy lasu (różnice wysokościowe nawet do 500 m w jednym paśmie) oraz o występowaniu znacznych powierzchni polan reglowych (Ryc. 3B).

Znaczenie drzewostanów w strefie górnej granicy dla kształtowania warunków siedliskowych

Drzewostany przy górnej granicy lasu mają szczególne znaczenie dla kształtowania warunków siedliskowych nie tylko w strefie ich wzrastania. Położenie w strefach źródłiskowych potoków decyduje o stosunkach wodnych na ogromnym obszarze niżej położonych części zlewni. Lasy przypołoninowe mają także szczególne znaczenie w ochronie niżej położonych drzewostanów przed działaniem niekorzystnych warunków klimatycznych (wiatr, lawiny) (Kolësuk 1958). O ochronnej roli tego ekotonu decyduje przede wszystkim struktura drzewostanów. W przypadku naturalnej górnej granicy lasu wraz ze zbliżaniem się powierzchni otwartej stopniowo obniża się wysokość drzew, które tworzą kępy i skupienia (tzw. roty w przypadku świerka) (Malinovs'kij 2003). Zmienia się także morfologia drzew. Ich pnie stają się bardziej zbieżyste, systemy korzeniowe głębsze a korony bardziej gałęziste i niżej osadzone (Kolësuk 1958; Golubec 1983; Holeksa 1998; Modrzyński 1998a; Kucharzyk 2003). Takie cechy lasu powodują, że wiatry łagodnie „ślizgają się” po powierzchni koron (Malinovs'kij 2003). Do zwartego drzewostanu świerkowego wiatr wnika na kilkadziesiąt metrów (Puchalski i Prusinkiewicz 1990). W przypadku rozrzedzonych borów górnoreglowych osłabienie siły wiatru jest zapewne bardziej stopniowe, ale jednocześnie mniej zagraża powalaniem drzew w przypadku wiatrów huraganowych. Zniszczenie strefy przejściowej powoduje, że ściana wysokopiennego lasu styka się bezpośrednio z powierzchnią otwartą, przez co łatwiej ulega działaniu wiatru i lawin (Malinovs'kij 2003).

Fundamentalne znaczenie ma także retencja opadów oraz związane z tym kwestie równomiernego zaopatrywania w wodę niżej położonych terenów. Najwyżej położone drzewostany są przy tym szczególnie ważne, gdyż ilość opadów jest tu zwykle największa (Krěčfalušěj 2003; Malinovs'kij 2003). W zbiorowiskach leśnych siła uderzeń kropel deszczu jest osłabiana najpierw przez korony drzew, później przez runo, warstwę ściółki i próchnicy (Modrzyński 1998b). Według K.A. Malinovs'kiego (1980) drzewa w strefie górnej granicy są zdolne

zatrzymać 35–44% opadów. Świerki dzięki gęstej budowie korony i szczotkowemu osadzeniu igieł mają szczególnie duże zdolności zatrzymywania opadów w koronach. Do dna lasu świerkowego dochodzi przeciętnie 65% opadów pionowych zaś w przypadku buczyn wartość ta kształtuje się na poziomie 78%. Chroniona w ten sposób gleba nie zbija się zachowując porowatą strukturę, dzięki czemu łatwiej wchłania wodę. W takich ekosystemach spływ powierzchniowy jest niewielki, gdyż większość opadów wsiąka i zostaje zatrzymana w ściółce, warstwie próchniczno-mineralnej i głębszych poziomach morfogenetycznych (Fabijanowski 1955; Kulig 1955; Schmidt-Vogt 1991; Modrzyński 1998b). Otwartym pozostaje pytanie, co do różnic między właściwościami retencyjnymi buczyn i świerczyn. Według niektórych autorów te pierwsze odznaczają się większą zdolnością zatrzymywania wody (Kulig 1955), inni zaś nie stwierdzają w tym względzie znaczących różnic (Mitscherlich 1971 za Modrzyński 1998b). Najbardziej istotna różnica występuje jednak między stokami zalesionymi i niezalesionymi (Modrzyński 1998b). Znaczenie retencyjne lasów szczególnie wyraźnie potwierdziło się na Zakarpaciu, gdzie odlesiono znaczną część zboczy, co doprowadziło do katastrofalnych powodzi w 1998 i 2001 roku (Krčfalušej 2003; Krinickij i Treták 2003).

Jeśli chodzi o znaczenie retencyjne lasów w strefie górnej granicy ważne jest nie tylko zatrzymywanie opadów w ciągu sezonu wegetacyjnego. Równie istotne jest tu gromadzenie śniegu w okresie zimowym i opóźnienie topnienia wiosną, a także wyczesywanie opadów poziomych w postaci mgły czy też szadzi (Kolësuk 1958, Modrzyński 1998b). Według Myczkowskiego świerkowe bory górnoregłowe są „gigantyczną lodownią”, gdzie co prawda pokrywa śnieżna jest nieco mniejsza niż w terenach wyżej położonych, za to utrzymuje się znacznie dłużej niż na obszarach nieleśnych (Myczkowski 1955; Róžański 1998). W buczynach przy górnej granicy lasu, szczególnie na północnych zboczach, gromadzi się znaczna ilość śniegu (o miąższości sięgającej nawet ponad 2 metrów), zwiewanego z sąsiadujących połonin (Kolësuk 1958; Kucharzyk 2003). Śnieg ten gromadzi się w strefie ekotonu i jest stabilizowany przez pnie i gałęzie, gdzie z nadejściem wiosny powoli topnieje.

Wycinka lasów w strefie górnej granicy wpływa nie tylko na właściwości retencyjne ekosystemów, ale zmienia także właściwości gleb i warunki mikroklimatyczne (w tym temperaturę powietrza i gleby, transpirację oraz albedo). W porównaniu z pierwotnymi borami świerkowymi zbiorowiska wtórne (jałowczyska, borówczyska, bliźniczyska) cechują się kilkudziesięciokrotnie mniejszą biomasą i nekromasą na jednostkę powierzchni oraz kilkukrotnie mniejszym przyrostem. Spadek ilości ściółki i próchnicy przyczynia się do obniżenia ilości biogenów i mikroelementów, co w konsekwencji skutkuje zubożeniem gleb (Malinovskij 2003). Szybszy spływ powierzchniowy po ulewnych opadach w znacznym stopniu przyspiesza także erozję gleby.

Znaczenie drzewostanów w strefie górnej granicy dla różnorodności gatunkowej i biocenotycznej

Ekoton górnej granicy lasu charakteryzuje się znaczną różnorodnością biocenotyczną z uwagi na przejściowy charakter zbiorowisk oraz różnorodność siedlisk. Korytarze lawinowe, mozaika kęp lasu i zatok połoniny, wychodnie i rumowiska skalne, źródła i torfowiska wysokie, warunkują występowanie gatunków o odmiennych wymaganiach ekologicznych (Malinovs'kij 2003). W strefie kontaktu lasu i połoniny w ukraińskich Karpatach doliczono się 167 rzadkich taksonów roślin naczyniowych, wśród których znaczną liczbę stanowią relikty trzeciorzędowe, plejstoceny i glacialne, a także gatunki wysokogórskie oraz endemiczne dla Karpat Wschodnich. 71 z nich to gatunki z „Czerwonej księgi Ukrainy” (Malinovs'kij 2003).

Szczególnie licznie reprezentowane są tu taksony subalpejskie. W borach górnoreglowych i podpołoninowych buczynach występują często: miłosa górska *Adenostyles alliariae*, wietlica alpejska *Athyrium distentifolium*, modrzyk górski *Cicerbita alpina*, złocien okrągłolistny *Leucanthemum waldsteinii*, czeremcha skalna *Padus petraea*, jarzab pospolity w odmianie nagiej *Sorbus aucuparia* subsp. *glabrata*, ciemniżyca biała *Veratrum album*, szczaw alpejski *Rumex alpinus*, jaskier platanolistny *Ranunculus platanifolius* (Golubec 1978; Malinovs'kij 2003; Malinovs'kij i Bělonoga 2003). Górnoreglowe bory Karpat Wschodnich są także jedną z większych europejskich ostoi limby *Pinus cembra*.

Wśród gatunków wschodniokarpackich spotykanych w strefie górnej granicy lasu wymienić należy: olszę zieloną *Alnus viridis*, orlika siedmiogrodzkiego *Aquilegia transsilvanica*, barszcz karpacki *Heracleum carpaticum*, jaskra karpackiego *Ranunculus carpaticus*, różanecznika wschodniokarpackiego *Rhododendron kotschyi*, urdzika węgierskiego *Soldanella hungarica* (Golubec 1978; Malinovs'kij 2003).

Dla wilgotnych borów świerkowych charakterystyczna jest obficie rozwinięta warstwa mszysa. W ukraińskich litych świerczynach stwierdzono ponad 200 gatunków mchów (m. in. fałdownik trzyczłonowy *Rhytidiadelphus triquetrus*, torfowiec *Sphagnum girgensohnii*, biczyca trójwłóknista *Bazzania trilobata*) (Golubec 1978; Malinovs'kij 2003). Specyficznym rysem dla wschodniokarpackich świerkowych borów górnoreglowych (nawet w tych określanych jako oligotroficzne) jest także powszechne występowanie gatunków uznawanych za typowe dla żyznych lasów liściastych (marzanka wonna *Galium odoratum*, lulecznica krańska *Scopolia carniolica*, żywiec gruczołowaty *Dentaria glandulosa*, przytulia Schultesa *Galium schultesii*, czerniec gronkowy *Actea spicata*, żywokost sercowaty *Symphytum cordatum*) (Golubec 1978).

Ocena zróżnicowania biocenotycznego drzewostanów w strefie górnej granicy w Karpatach Wschodnich jest dość trudna z uwagi na różne typy klasyfikacji stosowane na tym obszarze oraz stosunkowo słabe rozpoznanie zbiorowisk na

terenie Ukrainy. Większość badaczy ukraińskich stosuje podział lasów wywodzący się z rosyjskiej szkoły fitocenologicznej i tzw. systemu leśno-ekologicznego (Golubec 1978; Malinovs'kij 2003). Na podstawie gatunków dominujących oraz żyzności i wilgotności siedlisk wydzielono tu kilkadziesiąt „asocjacji” reprezentujących kilkanaście „subformacji” (np.: czyste świerczyny *Piceeta*, drzewostany limbowo-świerkowe *Cembreto-Piceeta*, buczyno-świerczyny *Fageto-Piceeta*, jedlino-buczyno-świerczyny *Abieto-Fageto-Piceeta*, buczyno-jedlino-świerczyny *Fageto-Abieto-Piceeta*, świerczyno-jedlino-buczyny *Piceeto-Abieto-Fageta*; jedlino-świerczyno-buczyny *Abieto-Piceeto-Fageta*, buczyno-jaworzyny *Fageto-Acereta*, jedlino-buczyny *Abieto-Fageta* i czyste buczyny *Fageta sylvaticae* (Golubec 1978; Malinovs'kij 2003).

Pod względem fitosocjologicznym bory świerkowe reprezentują następujące zbiorowiska roślinne: górnoreglowy bór trzcinnikowy *Calamagrostio-Piceetum*, górski bór modrzewiowo-limbowy *Pino cembrae-Piceetum*, nawapienna świerczyna górnoreglowa *Polysticho-Piceetum* (Malinovs'kij 2003). Drzewostany z dominującym lub współpanującym bukiem były charakteryzowane jako następujące syntaksony: buczyna kwaśna *Luzulo nemorosae-Fagetum luzuletosum sylvaticae*, buczyna karpacka typowa *Dentario glandulosae-Fagetum typicum* i buczyna karpacka ziołoroślowa *D.g.-F. athyrietosum distentifoliae*, górska jaworzyna ziołoroślowa typowa *Aceri-Fagetum typicum*, górska jaworzyna ziołoroślowa podzespół z wietlicą alpejską *A.-F. athyrietosum distentifoliae*, górska jaworzyna ziołoroślowa podzespół z czosnkiem niedźwiedzim *A.-F. allietosum ursini*, górska jaworzyna ziołoroślowa podzespół z kosmatką olbrzymią *A.-F. luzuletosum sylvaticae*) (Michalik i Szary 1997; Malinovs'kij 2003). W południowej części badanego obszaru na terenie Ukrainy i Rumuni przy górnej granicy lasu spotykane są tzw. dackie buczyny zaliczane do związku *Symphyto-Fagion*. Od buczyn ze związku *Fagion* wyróżnia je udział gatunków wschodniokarpackich i ziołorośliwych takich jak: przyłaszczka siedmiogrodzka *Hepatica transsilvanica*, miódunka czerwona *Pulmonaria rubra*, złocień okrągłolistny *Leucanthemum waldsteinii*, lepnica *Silene heuffelii*, jaskier karpacki *Ranunculus carpaticus*, wilczomlecz krański *Euphorbia carniolica*, tojad mołdawski *Aconitum moldavicum*, skalnica okrągłolistna *Saxifraga rotundifolia* subsp. *heucherifolia*, pierwiosnka wyniosła *Primula elatior* subsp. *leucophylla*, jastrzębiec siedmiogrodzki *Hieracium rotundatum*, przytulia *Galium kitaibelianum*, możylinek zwisły *Moehringia pendula*, kostrzewa górska *Festuca drymeja* (Coldea 1991 za European Commission DG Environment 2003).

W strefie górnej granicy lasu zbiorowiskom leśnym towarzyszą często zespoły krzewiaste takie jak: górskie torfowiska wysokie z sosną błotną *Pino mugo-Sphagnetum*, subalpejskie zarośla z różanecznikiem *Rhododendro-Vaccinietum*, zarośla kosówki *Pinetum mugo (Vaccinio-Mughetum)*, zarośla olchy kosej *Pulmonario-Alnetum viridis* (Sulma 1929; Malinovs'kij 2003).

Wrażliwość drzewostanów w strefie górnej granicy lasu na zmiany antropogeniczne o charakterze globalnym, regionalnym i lokalnym

Wrażliwość ekosystemów na działania czynników zewnętrznych należy rozpatrywać w dwu aspektach (Krebs 1997):

- odporności (resistance) rozumianej jako brak reakcji na czynniki zakłócające,
- elastyczności (resilience) rozumianej jako szybkość powrotu do stanu początkowego po zaburzeniach.

Z uwagi na odmienne właściwości biologiczne świerka i buka (Tab. 1) różna jest także wrażliwość lasów przez nie tworzonych. Drzewostany świerkowe cechuje zazwyczaj mniejsza odporność na czynniki stresowe, chociaż większa zdolność do odbudowy nawet po katastrofalnych zniszczeniach. Drzewostany bukowe w strefie górnej granicy lasu są bardziej odporne na wpływ różnorodnych czynników zewnętrznych niż świerczyny, cechuje je jednak mniejsza elastyczność. Jak wynika z badań prowadzonych na terenie Bieszczadów Zachodnich, górna granica lasu obniżona przez czynniki antropogeniczne regeneruje się tutaj bardzo wolno, chociaż od zaprzestania wypasu upłynęło 60 lat. W wielu pasmach dzisiejszy przebieg górnej granicy lasu jest wciąż idealnie zgodny z historyczną górną granicą lasu z dziewiętnastowiecznych map katastralnych (Kucharzyk 2004; Kucharzyk i Augustyn 2006). Tempo regeneracji świerkowej górnej granicy lasu jest znacznie większe (Carik 1993). W Karpackim Parku Narodowym na badanym fragmencie bliźniczyska po 45 latach ochrony stwierdzono 45% pokrycie przez świerki (Malinovs'kij 2003).

W badaniach nad górną granicą lasu powszechnie podkreśla się wrażliwość tych ekosystemów na ocieplenie klimatu związane z efektem cieplarnianym (Kullman 1998; 2001; Bolliger i in. 2000; Bugmann i Pfister 2000). Wpływ ten zaznacza się również w Karpatach Wschodnich. Według analiz przyrostowych drzew prowadzonych przy górnej granicy lasu (Kolësuk 1958), od lat 30 do 50 ubiegłego wieku nastąpiło znaczne zwiększenie dynamiki przyrostu drzew, szczególnie w przypadku jodły i buka. Globalne ocieplenie może skutkować nie tylko podniesieniem się górnej granicy lasu. Destabilizacja klimatu powoduje wzrost częstości ekstremalnych zjawisk pogodowych, takich jak intensywne opady, susze, huraganowe wiatry, lawiny, które często prowadzą do znacznych zniszczeń w świerczynach. Chociaż uszkodzenia świerczyn przez wiatrowały dotyczą przede wszystkim niżej położonych drzewostanów, od szkód nie są wolne także bory górnoregłowe, szczególnie te bez strefy krzywulców i nie chronione przez zarośla subalpejskie (Holeksa 1998; Krinic'kij i Treták 2003; Malinovs'kij 2003).

Wzrost ilości martwych i osłabionych drzew oraz cieplejsze i wilgotniejsze lata powodują w świerczynach nasilenie występowania chorób grzybowych (opieńka miodowa *Armillaria mellea*, korzeniowiec wieloletni *Heterobasidion annosum*, pniarek obrzeżony *Fomitopsis pinicola*) (Golubec 1978; Krinic'kij

Tabela 1. Główne cechy świerka i buka kształtujące wrażliwość drzewostanów na oddziaływanie różnych czynników.**Table 1.** Main features of spruce and beech causing various sensitivity of stands to different factors

	Świerk/ <i>spruce</i>	Buk/ <i>beech</i>
Światłożądność <i>Light demands</i>	światłożądny (w młodym wieku cieniożądny) <i>heliophilous (shade resistant when young)</i>	cieniożądny <i>shade resistant</i>
Rozsiewanie nasion <i>Seed dissemination</i>	anemochoria, znaczna odległość <i>anemochory, on large distance</i>	barochoria, zoochoria, zwykle niewielka odległość <i>barochory, zoochory, usually small distance</i>
Liczba organizmów patogenicznych <i>Number of pathogens</i>	duża <i>big</i>	mała <i>small</i>
Wrażliwość na zanieczyszczenia powietrza <i>Sensitivity to air pollutions</i>	duża <i>big</i>	mała <i>small</i>
Morfologia (system korzeniowy, pokrój drzewa) <i>Morphology (root system, shape of tree)</i>	płaski system korzeniowy, korona stożkowata wyżej osadzona <i>flat root system, crown cone-shaped, placed high</i>	sercowaty system korzeniowy, korona owalna niżej osadzona <i>cordate root system, crown oval, placed low</i>
Zimozieloność <i>Evergreenness</i>	zimozielony <i>evergreen</i>	zrzucający liście na zimę <i>deciduous</i>
Termofilność <i>Heat demands</i>	mała <i>small</i>	średnia <i>average</i>
Odporność <i>Resistance</i>	mała <i>small</i>	duża <i>high</i>
Elastyczność <i>Resilience</i>	duża <i>high</i>	mała <i>small</i>

i Treták 2003), sprzyja także gradacjom pasożytniczych owadów (kornik drukarz *Ips typographus*, rytownik pospolity *Pityogenes chalcographus*, bruzdkowiec zachodni *Pityophthorus pityographus*, drzewożerek jednożerny *Dryocoetes autographus*, zakorek świerkowiec *Hylastes cunicularius*, polesiak obramowany *Hylurgops palliatus*) (Golubec 1978; 1983). Wysoko położone lite świerczyny uważa się za najbardziej odporne na pasożyty owadzie i choroby grzybowe (Kolėsuk 1958; Golubec 1978; Krinic'kij i Treták 2003). Jednak przykład niespodziewanej

gradacji zasnuł wysokogórskiej *Cephalcia faleni* w Gorcach wykazuje, że również i one mogą ulegać takim patogenom (Loch 1992). W ostatnim czasie na Ukrainie obserwuje się nasilenie procesów zamierania świerczyn na nie notowaną dotychczas skalę. Niektóre pesymistyczne prognozy mówią nawet o całkowitym rozpadzie karpackich świerczyn w ciągu najbliższych 20 lat (Listopad 2001; Golubec 2005). Potencjalnie od poważnych zagrożeń pasożytniczymi grzybami nie są wolne nawet buczyny, gdyż w ostatnim czasie obserwuje się wzrost znaczenia gatunków grzybów uważanych dotychczas za mało szkodliwe lub dotychczas nieznane (np. *Phytophthora kernoviae* nowy bardzo groźny pasożyt buka odkryty w Wielkiej Brytanii w 2004 roku za Brasier i in. 2005).

Drzewostany świerkowe uważa się również za bardziej podatne na zanieczyszczenia przemysłowe (kwaśne deszcze, eutrofizacja siedlisk, ozon, pyły, itp.). W Karpatach Wschodnich koncentracja ośrodków przemysłowych jest jednak dużo mniejsza niż w Karpatach Zachodnich i Południowych (Webster i in. 2001).

Drzewostany bukowe i świerkowe w strefie górnej granicy lasu są równie wrażliwe na większość zmian o charakterze lokalnym. Niekontrolowany wypas oraz pastwiskowe użytkowanie okrajka i wnętrza lasu prowadzi do znacznych szkód w odnowieniach oraz przyczynia się do degradacji siedlisk leśnych (Golubec 1978; Janowski 1939). Według Malinovs'kiego (2003) wypas prowadzony na terenach połonin i w samym lesie jest największą przeszkodą w regeneracji górnej granicy lasu. Szczególne zniszczenia obserwowane są w Karpatach Ukraińskich w sąsiedztwie letnich szałasów, gdzie dochodzi nie tylko do niszczenia odnowień, lecz również do erozji gleby i powstawania zbiorowisk ruderalnych, w których odnowienie jest szczególnie utrudnione (Malinovs'kij 2003).

Stosunkowo nowym problemem nasilającym się w całych Karpatach wraz ze wzrostem ruchu turystycznego są zniszczenia powodowane przez budowę infrastruktury związanej z obiektami rekreacyjnymi i sportowymi (wyciągi, kolejki linowe, nartostrady, drogi, itp.). Z uwagi na atrakcyjność widokową i długie zaleganie pokrywy śnieżnej inwestorzy starają się lokować wyciągi w górnych partiach zboczy odlesiając rozległe fragmenty stoków. Na Ukrainie gdzie turyści biwakują w rejonach wysokogórskich, często dochodzi do niszczenia kosówki używanej do rozniecania ognisk (Olszański i Rymarowicz 1993).

Ogień był od dawna znaczącym czynnikiem, dzięki któremu ludzie zdobywali nowe tereny do wykaszania i wypasu. Na wielu karpackich połoninach wypalanie darni połonin prowadzi się nadal. Dodatkowo jeszcze coraz częściej zdarzają się także pożary wzniecane przypadkowo przez turystów (np. w Bieszczadzkim Parku Narodowym w latach 1995, 2000, 2004). Pożary połoniny mogą obejmować swym zasięgiem sąsiadujące bory świerkowe. Buczyny trudniej ulegają działaniu ognia.

Eksploracja drewna w drzewostanach górnej granicy lasu jest czynnikiem istotnym w kształtowaniu lasów w tej strefie, co najmniej od dwóch stuleci. Pro-

blem niszczenia lasów w strefie górnej granicy jest aktualny również i dziś szczególnie w regionach gdzie dominuje zrębowy sposób zagospodarowania (Krinic'kij i Treták 2003). Dla przykładu według badań K. A. Malinovs'kiego (2003) w uroczysku Breskuł-Pożyżewska ponad 1/3 pierwotnych borów świerkowych i subalpejskich zarośli została przekształcona w zbiorowiska wtórne. Zaś w Gorganach w ciągu XIX i XX wieku wycięto prawie wszystkie starodrzewia (Tretiak i Bojczuk 1997).

Z innych lokalnych zagrożeń lasów w strefie górnej granicy wymienić można:

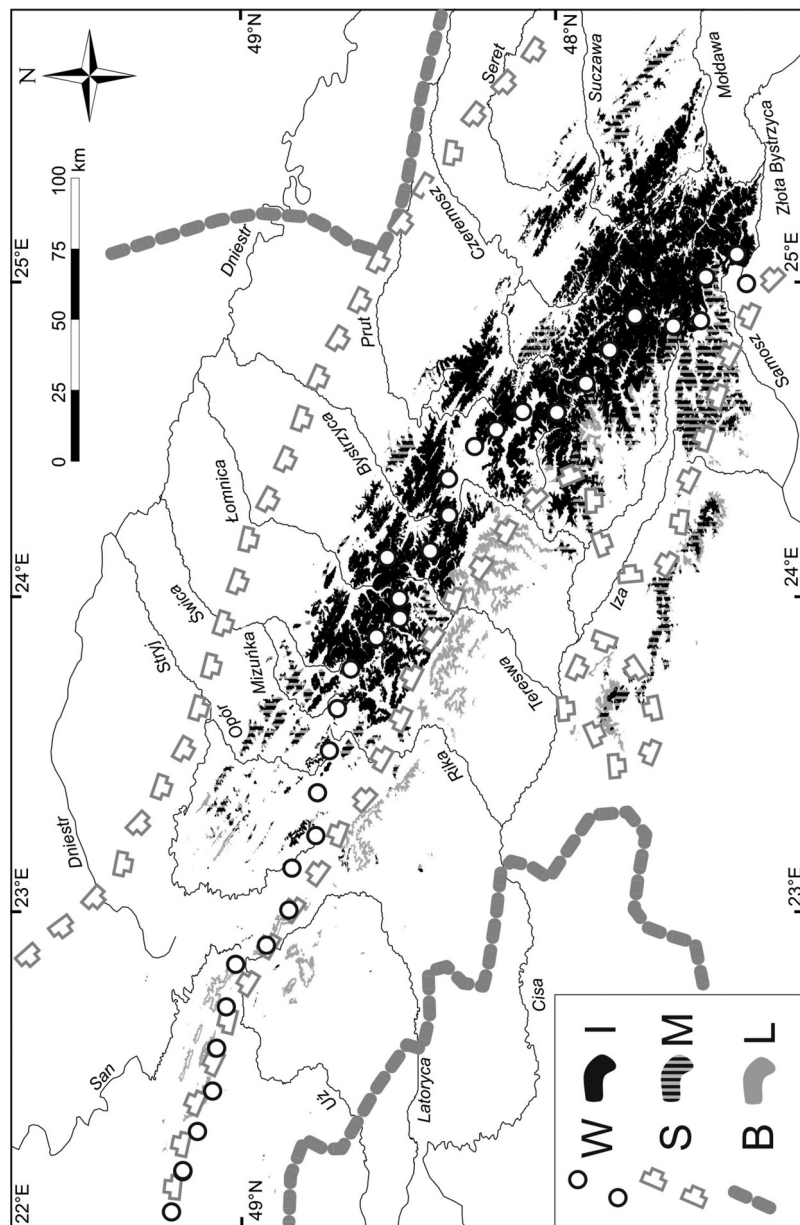
- wysadzanie obcych gatunków lub ekotypów drzew, a także gatunków genetycznie modyfikowanych (potencjalnie jest to realne zagrożenie, gdyż obecnie badania takie prowadzi się w 35 krajach),
- ograniczenie presji roślinożerców przez intensywne polowania (co może ograniczyć spasanie połoniny sąsiadującej z lasem i ułatwiać podniesienie górnej granicy lasu),
- budowę linii przesyłowych (rurociągów, linii energetycznych).

Dyskusja

Analiza zróżnicowania drzewostanów w strefie górnej granicy lasu w północnej części Karpat Wschodnich na podstawie obrazowań satelitarnych potwierdza wyniki wcześniejszych badań (Golubec 1978). Daje także podstawę do prowadzenia dalszych analiz przestrzennych z użyciem technik GIS, nad zależnościami między składem gatunkowym drzewostanów, a różnymi czynnikami środowiskowymi. Kwestia antropogenicznego bądź naturalnego pochodzenia bukowej górnej granicy lasu w Karpatach Wschodnich jest bowiem nadal otwarta. Do takiego stanu rzeczy w dużej mierze przyczynia się fakt, iż badacze koncentrują się na stosunkowo niewielkich jednostkach fizjograficznych bądź poszczególnych pasmach górskich. Pionowe zróżnicowanie roślinności nie jest prostą funkcją wysokości nad poziomem morza, ale wynika także z szeregu innych czynników fizyczno-geograficznych i ekologicznych. Zonalność w każdej grupie górskiej powinna być interpretowana nie jak proste następstwo pięter roślinności wraz ze wzniesieniem nad poziom morza, lecz jak złożone zjawisko biogeograficzne, uwarunkowane położeniem geograficznym (długość i szerokość geograficzna, kontynentalność klimatu), ekspozycją na kierunki napływu mas powietrza, orografią (masywność, wysokość), budową geologiczną i geomorfologiczną, historią rozwoju roślinności (Golubec 1978; Körner 1998; Jobbágy i Jackson 2000; Sveinbjörnsson 2000). Z uwagi na dość znaczny przestrzenny zasięg bukowej górnej granicy lasu w Karpatach Wschodnich koniecznym wydaje się analizowanie zjawiska w całym areale, a nie tylko w skali poszczególnych pasm górskich. Próby takie były już podejmowane chociażby przy wyznaczaniu granic zasięgowych świerka i buka

w Karpatach (Ryc. 5) (Rivoli 1884; Fekete i Blattny 1913, Wierdak 1927; Zlatník 1935). Ogromne znaczenie dla wyjaśnienia zjawiska ma praca Michaiła Golubca (1978), który badał relacje między bukiem i świerkiem na terenie Ukraińskich Karpat. Zwrócił on szczególną uwagę na różne aspekty konkurencji między tymi gatunkami (odporność na patogeny, rozmnażanie, przyrost, oddziaływanie allelopatyczne) w warunkach zróżnicowanego klimatu na południowo-zachodnich i północno-wschodnich stokach Karpat. Według badań Golubca (1978) w ukraińskich Karpatach dolna granica pasa buczyn przechodzi w przedziale od 250–750 m, pasa świerczyn 700–1 450 m, piętra subalpejskiego 1 300–1 670 m. Autor ten wyraził pogląd, że wydzielanie regła górnego i dolnego nie oddaje faktycznych stosunków geobotanicznych w tej części Karpat, gdyż istnieje znacząca różnica w piętrowości szaty roślinnej na południowo-zachodnich i północno-wschodnich zboczach Karpat. Z tego też względu należałoby zmienić pojęcia implikujące naturalne następstwo: „regiel dolny” i „regiel górny”, na terminy nieporządkujące: „pas buczyn” i „pas świerczyn” (Golubec 1978).

Lasy bukowe rozpowszechnione są na południowo-zachodnich zboczach i tutaj osiągają apogeum swojego zasięgu pionowego docierając aż do połonin. Na zboczach północno-wschodnich buczyny występują w bardzo niskich położeniach (Kolësuk 1958; Komendar 1966; Golubec 1978; Malinovs'kij 1980). Taka odmienność wynika głównie z różnic klimatycznych w chwili obecnej i w czasie kształtowania się zasięgu gatunku. Specyfika klimatu ukraińskiej części Karpat wynika w dużej mierze z tego, że ich główny grzbiet położony jest w poprzek głównych kierunków adwekcji mas powietrza atlantyckiego i kontynentalnego. Wiąże się z tym znaczne zróżnicowanie wilgotności i temperatury północno-wschodnich i południowo-zachodnich zboczy (Ryc. 6, 7). Wąskim obniżeniem doliny Cisy pomiędzy Tatrami od północy a Marmaroszem od południa przemieszczają się wilgotne, ciepłe atlantyckie i śródziemnomorskie masy powietrza, zaś niekiedy suche stepowe powietrze znad Niziny Węgierskiej (rocznie średnio 46% wiatrów południowych na Pożyżewskiej) (Golubec 1978). Na południowo-zachodnich zboczach wysokościowy gradient temperatury jest wyższy niż na zboczach północnych (różnica średnich rocznych o 0,31°C na 100 m) (Bučinskij 1963 za Golubcem 1978). Nawietrzne stoki południowo-zachodnie otrzymują także większą ilość opadów (gradient pluwiometryczny na stokach południowych 80–150 mm na 10 m na stokach północnych 30–70 mm). Tak więc północno-zachodnie zbocza Karpat znajdują się w wyraźnym „cieniu opadowym” (Andrianov 1968 za Golubcem 1978). Wraz ze zbliżaniem się do szczytów różnice klimatyczne wyrównują się. Ta różnica znajduje odzwierciedlenie w ukształtowaniu zasięgu świerka, który naturalnie nie występował na południowo-zachodnich zboczach Karpat Wschodnich (Ryc. 5). Nie oznacza to jednak, że warunki środowiskowe na Zakarpaciu wykraczają poza zakres wymagań ekologicznych świerka. Według Golubca (1978) poza zasięgiem naturalnego występowania na południowych zbo-



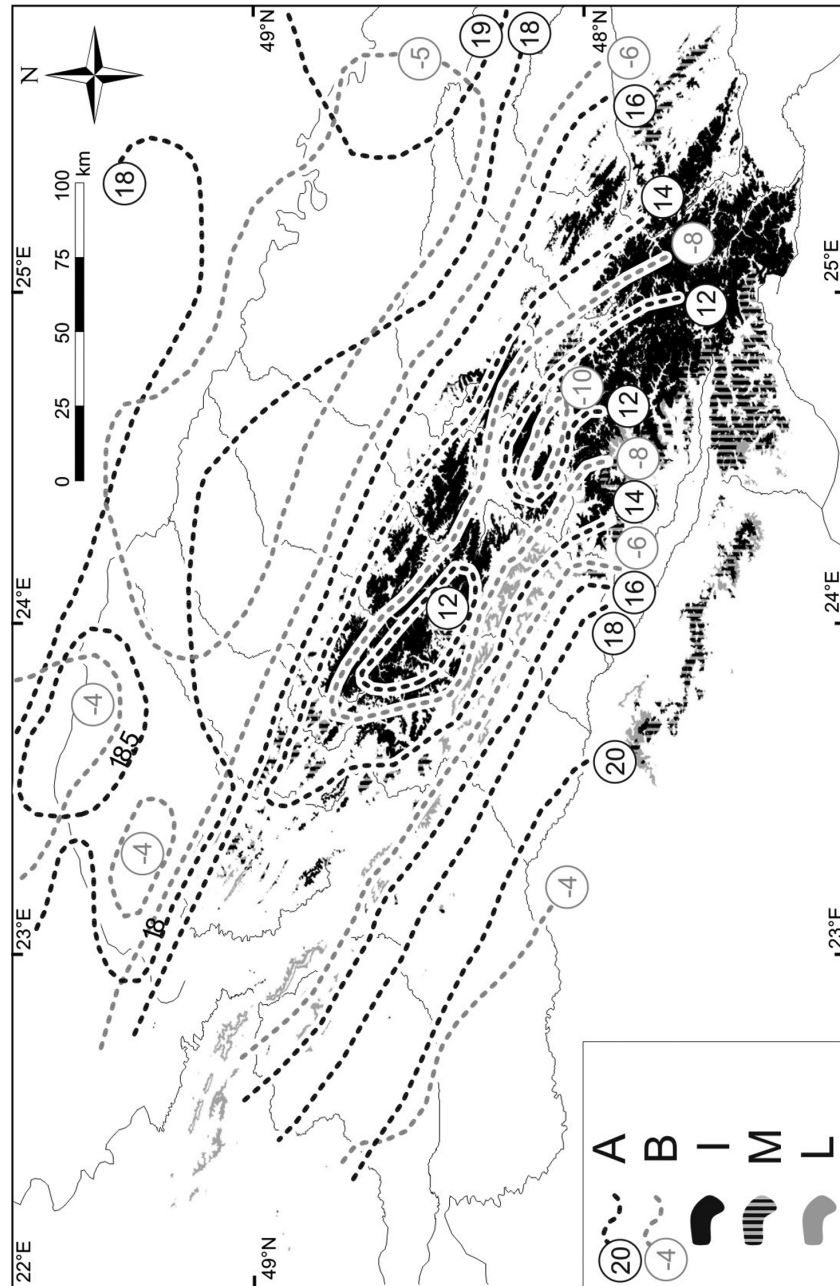
Ryc. 5. Zasięg buka i świerka w północnej części Karpat Wschodnich na tle pokrycia przez lasy w strefie powyżej 1 000 m n.p.m. Objaśnienia: W – przebieg głównego wododziału karpackiego, S – granica zasięgu świerka (Skroppa 2003), B – granica zasięgu buka (Magyari 2002), pozostałe objaśnienia patrz ryc. nr 4.

Fig. 5. Distribution of beech and spruce in northern part of the Eastern Carpathians on the background of forests cover in the zone above 1 000 m a.s.l. Explanations: W – main Carpathian watershed, S – range limit of spruce (Skroppa 2003), B – range limit of beech (Magyari 2002), other explanations see Fig. 4.

czach, w areale czystych lasów bukowych, świerk w młodym wieku odznacza się lepszym przyrostem niż w granicach zasięgu. W przeszłości na siedlisku lasów bukowych założono tu dziesiątki tysięcy hektarów monokultur świerkowych. W takich warunkach świerk charakteryzuje się szybkim wzrostem, wczesną dojrzałością, wczesnym tworzeniem drewna, niską odpornością na choroby grzybowe i pasożyty owadzie. Łagodny klimat sprzyja także nasileniu gradacji owadów i szybkiemu rozwojowi grzybów. Pod macierzystym drzewostanem brak jest najczęściej odnowień świerka, chociaż występują liczne odnowienia bukowe. Jako przyczynę Golubec (1978) wskazuje allelopatyczne działanie ścióły, drewna i kory buków oraz roślin runa lasów bukowych. Stwierdza też, że odnowienia świerka istotnie ogranicza ściółka lasów bukowych, która dobrze przepuszcza opady, ale szybko przesycha z wierzchu. Fakt ten nie ma większego znaczenia dla buka, którego nasiona są rozsiewane jesienią i przykrywane opadającymi liśćmi. W przypadku świerka nasiona są rozsiewane głównie w okresie wiosny i spadają na wierzchnią warstwę ściółki, która właśnie w tym okresie ma największą miąższość (9–12 ton/ha) (Golubec 1983). W takich warunkach nasiona są odizolowane od wilgotnych warstw gleby i narażone są na wysychanie (Golubec 1978). Buk – drzewo klimatu oceanicznego – odznacza się szybkim wzrostem w korzystnych warunkach termicznych i wilgotnościowych, jakie znajduje na średnich wysokościach południowych zboczy. W optymalnych warunkach ekologicznych dzięki odporności na czynniki patogeniczne, żywotności, przyrostom i łatwemu odnowieniu naturalnemu łatwo konkuruje ze świerkiem. Natomiast na zboczach północnych jest mniej ekspansywny i mniej konkurencyjny w stosunku do świerka (Golubec 1978).

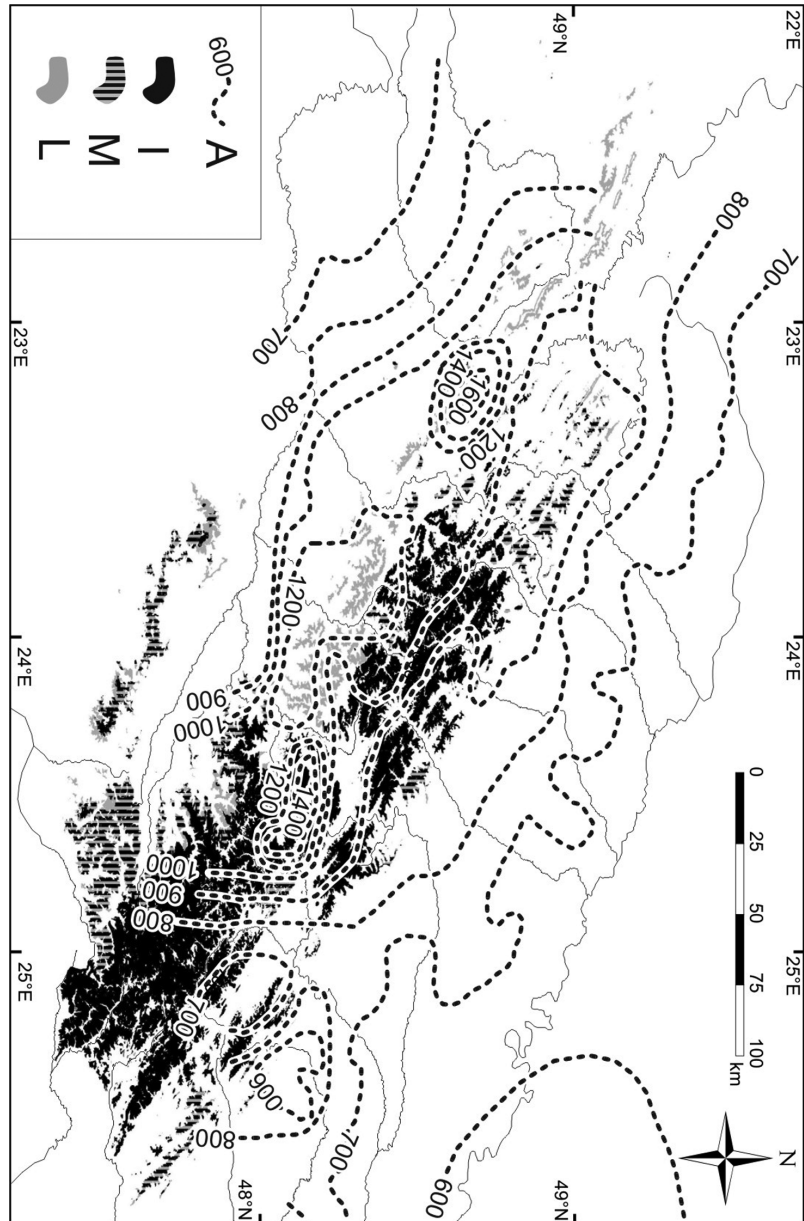
Trzeba przy tym pamiętać, że kształtowanie zasięgów drzew zachodzi w długim czasie a na tempo rozprzestrzeniania wpływają zmieniające się warunki klimatyczne i odległość od refugium. Według badań Magyariego (2002) na południowe zbocza Karpat buk dotarł bardzo wcześnie, bo już 9 000 lat temu, zaś na północne zbocza dopiero 4 000 lat później (Ralska-Jasiewiczowa 1980; 1983). Dzięki położeniu w obniżeniu śródkarpackim buk stosunkowo szybko zasiedlił także znaczną część Bieszczadów Zachodnich. Świerk wraz z wkraczaniem buka był wypierany z niższych położeń w wyższe partie zboczy oraz na specyficzne siedliska (ubogie gleby skaliste lub torfowe). Ta ekspansja lasów bukowych kosztem świerczyny trwa zresztą do chwili obecnej (Golubec 1978; Środoń 1990; Tretiak i Bojczuk 1997). Podobne zjawisko obserwowane jest także w Skandynawii (Björkman 1999). Według badań Kolësuka (1958) prowadzonych w strefie przejściowej między lasami bukowymi i świerkowymi na Świdowcu i Czarnohorze nie obserwuje się prawie odnowień świerka (5% z ogólnej liczby 30–40 tys. szt./ha) natomiast masowo wstępują naloty bukowe i jodłowe.

Na południowe zbocza Karpat buk dotarł przed holoceniowym optimum klimatycznym i prawdopodobnie do schyłku okresu atlantyckiego zajął prawie cały



Ryc. 6. Zróżnicowanie warunków termicznych w ukraińskiej części Karpat Wschodnich (Marinić 1989–1993) na tle pokrycia przez lasy w strefie powyżej 1 000 m n.p.m. Objasnienia: A – izotermy lipca, B – izotermy stycznia, pozostałe objaśnienia patrz ryc. nr 4.

Fig. 6. Variability of thermal conditions in the Ukrainian part of the Eastern Carpathians (Marinić 1989–1993) on the background of forests cover in the zone above 1 000 m a.s.l. Explanations: A – isotherms of July, B – isotherms of January; other explanations see Fig. 4.



Ryc. 7. Zróżnicowanie ilości opadów w ukraińskiej części Karpat Wschodnich (Marinič 1989–1993) na tle pokrycia przez lasy w strefie powyżej 1 000 m n.p.m. Objaśnienia: A – izohiety, pozostałe objaśnienia patrz ryc. nr 4.

Fig. 7. Variability of precipitation in the Ukrainian part of the Eastern Carpathians (Marinič 1989–1993) on the background of forests cover in the zone above 1 000 m a.s.l. Explanations: A – isohyets; other explanations see Fig. 4.

obszar dzisiejszych połonin w południowo-zachodniej części regionu. Jedynie najwyższe szczyty o płytkiej, szkieletowej glebie często zwieńczone ostańcami i pokryte gorganami (gołoborzami) pozostały bezleśne. Tak więc była to wówczas orograficzna, a nie klimatyczna górna granica lasu. Świadczy o tym znaczny udział heliofilnych gatunków wysokogórskich, których bogactwo gatunkowe jest związane przede wszystkim z pasmami góorskimi o dużej ilości formacji skalnych. W Bieszczadach Zachodnich największą obfitość roślin alpejskich stwierdzić można na Kopie Bukowskiej, Krzemieniu i Bukowym Berdzie, których szczyty cechują się największą ilością skałek grzbietowych i ścianek skalnych. Na Wielkiej Rawce, która ma podobną wysokość (1 305 m n.p.m.) ale pozbawiona jest większych wychodni, udział roślin wysokogórskich jest skromny (Zemanek i Winnicki 1999). Świerk został wówczas całkowicie wyparty albo też utrzymał się w formie niewielkich grup zasiedlających niesprzyjające dla buka siedliska (skraj grechotów, wysokogórskie torfowiska wysokie). Potwierdzają to wyniki badań palinologicznych torfowisk wiszących z Krzemienia, na podstawie których stwierdzono, że świerk nie występował na bieszczadzskich połoninach już od okresu subborealnego (Mierzeńska i Ralska-Jasiewicz 2003).

Po oziębieniu klimatu górna granica lasu bukowego stopniowo się obniżała. Ostrzejsze zimy przyczyniały się do gwałtownego wymarzania buczyn przy górnej granicy, tak jak to miało miejsce w zimie 1928/29 (Kucharzyk 1999). Tereny opuszczone przez buki porastały przez zbiorowiska krzewiaste z jarzębiną i olszą zieloną, bądź zamieniały się w traworośla, borówczyska i ziołorośla tak charakterystyczne dla współczesnych połonin. Dlaczego jednak świerk nie zasiedlił otwartych na nowo obszarów połoninowych po ustąpieniu silniejszego konkurencyjnie, ale bardziej wymagającego buka? Doświadczenia nad sztucznym zalesianiem obszaru połonin poprzez wysadzanie świerka i innych gatunków prowadzone na Połoninie Wetlińskiej i Połoninie Równej wykazują, że współczesne warunki klimatyczne na tych wysokościach mieszczą się w granicach amplitudy ekologicznej tego drzewa (Komendar i Fiodor 1987; Rygiel 1988; 1996). Potwierdzają to także pojedyncze krzywulce świerkowe, które spontanicznie pojawiają się na połoninach (Dolecki 1984). Główną przyczyną wydają się tu trudności związane z rozmnażaniem generatywnym gatunku, a przede wszystkim brak dostatecznej ilości płodnych nasion. Trzeba pamiętać o tym, że szeroka strefa rozrzedzonego boru świerkowego utrzymuje się dzięki stałemu dostarczaniu nasion przez niżej położone bory górnoreglowe (Danielewicz i Pawlaczyk 1998). Osobniki pochodzące z obsiewu rozmnażają się następnie wegetatywnie tworząc rozległe wielopniowe klony, dzięki czemu zapewniona jest trwałość tych drzewostanów (Kolësuk 1958). Brak nasienników świerka w litych buczynach oraz znikomy urodzaj płodnych nasion ewentualnych pozostałości świerków na skrajnych siedliskach, spowalniał lub wręcz uniemożliwiał proces ponownego formowania świerczyn ponad pasem buczyn. Podobne zjawisko obserwujemy obecnie na

połoninach bieszczadzkich. Tam gdzie w pobliżu połonin brak jest większych kompleksów obradzających świerczyn ilość krzywulców świerkowych ponad górną granicą jest niewielka. Natomiast tam gdzie w odległości kilkuset metrów (maksymalnie 1–2 km) znajdują się drzewostany ze znacznym udziałem starszego świerka (Połonina Bukowska) zagęszczenie krzywulców jest znacznie większe (Kucharzyk npbl). Dużo trudniejsze jest przy tym zasiedlanie terenów otwartych, gdzie macierzyste drzewa nie tworzą chociażby przejściowej osłony, a surowy klimat uniemożliwia szybki wzrost. Dla tempa regeneracji borów górnoreglowych duże znaczenie ma także obecność lub brak odpowiednich grzybów mikoryzowych (Maryshevych i Shpakivska 2000). Wszystkie te czynniki spowodowały, że od czasów historycznych najwyższe położone szczyty w południowo-zachodniej części Karpat Wschodnich pozostały bezleśne.

Od wieków średnich w procesy zachodzące na połoninach zaczął ingerować człowiek, który prowadząc działalność pasterską doprowadził do niszczenia formacji zaroślowych i dalszego obniżenia górnej granicy lasu. Obecnie wiele obszarów powyżej 1 000 metrów n.p.m. objęto ochroną (Ryc. 1). Na tych obszarach wpływ antropopresji zmniejszył się lub ustał i tam obserwuje się stopniową regenerację naturalnych układów.

Wnioski

Typ bukowej górnej granicy lasu w północnej części Karpat Wschodnich nie jest izolowanym fenomenem właściwym dla jednego czy kilku pasm, lecz reprezentuje większy areal. Z tego też względu zjawisko należy rozpatrywać analizując nie tylko specyfikę warunków lokalnych, lecz również stosunki geobotaniczne w całym regionie. Współczesne rozmieszczenie dwóch typów górnej granicy lasu prawdopodobnie wynika z dynamiki kształtowania się zasięgów buka i świerka w holocenie, modyfikowanej przez zmieniające się w czasie i zróżnicowane przestrzennie warunki klimatyczne.

Właściwości biologiczne drzew powodują, że świerczyny w strefie górnej granicy lasu cechuje znaczna elastyczność, a mniejsza odporność na czynniki stresowe. Drzewostany bukowe są bardziej odporne na wpływ czynników zewnętrznych niż świerczyny, cechuje je jednak mniejsza elastyczność.

Z uwagi na specyficzny charakter oraz istotne znaczenie dla zachowania różnorodności gatunkowej i biocenotycznej Karpat, a także ogromne znaczenie dla kształtowania środowisk, wysoko położone drzewostany bukowe i świerkowe powinny być w znacznej mierze wyłączone z użytkowania. Zrębowy sposób zagospodarowania powinien być bezwzględnie wykluczony. Najlepszym sposobem regeneracji zbiorowisk w strefie górnej granicy lasu jest ochrona ścisła.

Metody analiz przestrzennych GIS dają nowe możliwości prowadzenia dalszych badań nad wyodrębnieniem głównych czynników wpływających na rozmieszczenie buka i świerka w Karpatach Wschodnich.

Literatura

- Andrianov M. S. 1968. Klĭmat. W: Priroda Ukraĭs'kih Karpat (red. Polubiĭko B. V.). Vidavniĭstvo L'vivs'kogo universitetu, L'viv, ss. 87–101.
- Björkman L. 1999. The establishment of *Fagus sylvatica* at the stand-scale in southern Sweden. The Holocene 9 (2): 237–245.
- Bolliger J., Kienast F., Zimmermann N. E. 2000. Risk of global warming on montane and subalpine forests in Switzerland – a modeling study. Reg Environ Change 1: 99–111.
- Brasier C. M., Beales P. A., Kirk S. A., Denman S., Rose J. 2005. *Phytophthora kernoviae* sp. nov., an invasive pathogen causing bleeding stem lesions on forest trees and foliar necrosis of ornamentals in the UK. Mycol Res. 109 (8): 853–859.
- Brockmann-Jerosch H. 1919. Baumgrenze und Klimacharakter. W: Pflanzen geographische Kommission der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft, Beiträge zur geobotanischen Ladesaufnahme. 6. Rascher & Cie, Zürich.
- Buĭčinskij Ė. 1963. Klimat Ukraĭn'ĕv prošlom, nastoĭsam i budusem. Gos. izdatel'stvo sel'hozliteratur'ĕ Ukr.SSR, Kiev, 307 ss.
- Bugmann H., Pfister Ch. 2000. Impacts of interannual climate variability on past and future forest composition. Reg Environ Change 1: 112–125.
- Čarik J. V. 1993. Vĕkova struktura avtotrofnih komponentĕv bĕogeocenozeĕ ĕ ĕi konsortivna organizacĕĕ. W: Struktura visokogĕrnikh cenozeĕ Ukraĭs'kih Karpat. Naukova Dumka, Kiĕv, ss. 29–39.
- Coldea G. H. 1991. Prodrôme des associations végétales des Carpates du sud-est (Carpates Roumaines). Documents Phytosociologiques (Camerino) 13: 317–539.
- Crawford R. M. M. 1989. Studies in Plant Survival. Ecological case histories of plant adaptation to adversity. Studies in Ecology 11 Blackwell Scientific Publications. Oxford, London, Edinburgh, Boston.
- Danielewicz W., Pawlaczyk P. 1998. Rola świerka w strukturze i funkcjonowaniu fitocenozy. W: Biologia świerka pospolitego (red. Boratyński A., Bugała W.). Bogucki Wydawnictwo Naukowe, Poznań, ss. 359–426.
- Deyl M. 1940. Plants, soil and climate of Pop Ivan: Synecological study from Carpathian Ukraine. Opera bot. cehica 2: 1–290.
- Dolecki L. 1971. Najwyższe podpiętra reglowe w paśmie połoninowym Bieszczadów Zachodnich w świetle statystycznej analizy średnich przyrostów buka. Ann. UMCS Sect. B. 26: 253–263.
- Dolecki L. 1984. Karły świerkowe na połoninach Bieszczadów Zachodnich. Chrońmy Przyr. Ojcz. 3: 13–20.
- Dolecki L., Szwaczko A. 1969. Drzewa sztandarowe jako wskaźnik stosunków anemometrycznych na połoninach bieszczadzkich. Ann. UMCS Sect. B. 24: 296–312.
- Dolecki L., Szwaczko A. 1970. Górna granica lasów w Bieszczadach Zachodnich. W: Streszczenie referatów i przewodnik wycieczkowy zjazdu regionalnego PTG w Rzeszowie 26–28 VI 1970 (red. A. Dolecki). Pol. Tow. Geograf. Oddział Lubel. i Rzesz., Lublin, ss. 33–35.
- Domin K. 1932. The Beech Forest of Czechoslovakia. W: Die Buchenwälder Europa (red. E. Rübel). Vlg. Hans Huber, Bern-Berlin, ss. 63–165.

- European Commission DG Environment 2003. Interpretation manual of European Union habitats (version EUR25). European Commission DG Environment, Nature and biodiversity, Brussels.
- Fabijanowski J. 1955. Zagadnienia gospodarki wodnej w terenach górskich z punktu widzenia ochrony przyrody. Sylwan 99 (3): 231–239.
- Fanta J. 1981. *Fagus silvatica* L. und das *Aceri-Fagetum* an der Alpenen Waldgrenze in Mitteleuropäischen Gebirgen. Vegetatio 44: 13–24.
- Fekete L., Blattny T. 1913. Die Verbreitung der forstlich wichtigen Bäume und Sträucher im ungarischen Starte. A. Joerges Witwe & Sohn, Selmechánya, 150 ss.
- Galinić T. 2004. <http://arcscripsts.esri.com/details.asp?dbid=13976> oraz <http://www.esa-purpan.fr/fr/lgt/>.
- Golubec M. A. 1978. El'niki Ukrainskih Karpat: Naukova Dumka, Kiev, 263 ss.
- Golubec M. A. 2005. Épidemiâ „raka kornâ” mo•et uničto•it' vse eli v ukrainskih Karpatah. <http://www.ictv.ua>.
- Golubec M. A. (red) 1983. Biogeocenotičeskij pokrov Beskid i ego dinamičeskie tendencii. Naukova Dumka, Kiev, 239 ss.
- Google Earth 2006. <http://earth.google.com/>
- Grebensikov M. A. 1957. Vertikal'naâ poâsnost' v gorah vostočnoj časti Zapadnoj Evropy. Botan. ŗurn. 42 (6): 824–854.
- Holeksa J. 1998. Rozpad drzewostanu i odnowienie świerka a struktura i dynamika karpackiego boru górnoregłowego. Monographiae Botanicae 82: 209.
- Hołowkiewicz E. 1885. Lasy i pastwiska górskie. Sylwan 3: 207–247.
- Jakób M. L. 1937. Uwagi nad górną granicą lasu w Gorganach Centralnych. Sylwan 55 (2–3): 89–101 i 55 (4): 125–140.
- Janowski C. 1939. Kilka uwag na temat wartości użytkowej zmarzniętych buczyn w Karpatach. Sylwan 57 (3): 120–129.
- Jobbágy E. G., Jackson R. B. 2000. Global controls of forest line elevation in the northern and southern hemispheres. Global Ecology & Biogeography 9: 253–268.
- Kolčuk V. G. 1958. Sučasna verhnâ me•a lšu v Ukrađis'kih Karpatah. AN URSS, Kiđ, 46 ss.
- Komendar V. I. 1966. Forposty gornyh lesov. Ukr. botan. žurn. 20 (4): 204.
- Komendar V. I., Fiodor S. S. 1987. Study of the restoration of the upper forest limit in the Carpathians Ukrainian SSR USSR. Tiscia 22: 55–60.
- Kondracki J. 1989. Karpaty. WSiP, Warszawa, 262 ss.
- Körner Ch. 1998. A re-assessment of high elevation treeline positions and their explanation. Oecologia 115 (4): 445–459.
- Krebs C. J. 1997. Ekologia. Eksperymentalna analiza rozmieszczenia i liczebności. PWN, Warszawa, 735 ss.
- Krčfalušđ V. 2003. Pripoloninnělši Karpat četalij rozvitok. PracěNaukovogo Tovaristva ŗn. Ševčenko 12. W: Ekologčnij Zbčnik. Ekologčněproblemi Karpats'kogo regčonu: Naukove Tovaristvo ŗn. Ševčenko. Ekologčna komčšč, L'včv, ss. 309–315.
- Krinić'kij G., Treták P. 2003. Stan lščv Ukrađiskih Karpat, ekologčněproblemi ta perpektivi. PracěNaukovogo Tovaristva ŗn. Ševčenko 12. W: Ekologčnij Zbčnik. Ekologčněproblemi Karpats'kogo regčonu: Naukove Tovaristvo ŗn. Ševčenko. Ekologčna komčšč, L'včv, ss. 54–65.
- Kucharzyk (npbl.) Czynniki wpływające na rozmieszczenie świerka powyżej górnej granicy lasu w Bieszczadzkim Parku Narodowym.
- Kucharzyk S. 1999. Wpływ mrozów w zimie 1928/1929 na rozwój drzewostanów w Bieszczadach i w Bieszczadzkim Parku Narodowym. Sylwan 143 (8): 25–47.
- Kucharzyk S. 2003. Struktura i dynamika drzewostanów w strefie górnej granicy lasu w Bieszczadzkim Parku Narodowym. W: Praca doktorska wykonana w Katedrze Urządzania Lasu na Wydziale Leśnym Akademii Rolniczej w Krakowie.

- Kucharzyk S. 2004. Zmiany przebiegu górnej granicy lasu w paśmie Szerokiego Wierchu w Bieszczadzkim Parku Narodowym. *Roczniki Bieszczadzkie* 12: 81–102.
- Kucharzyk S., Augustyn M. 2006. Dynamika górnej granicy lasu w Bieszczadach Zachodnich – zmiany w ciągu półtora wieku. *Studia Naturae* (w druku).
- Kucharzyk S., Przybylska K. 1997. Skład gatunkowy i struktura drzewostanów w Bieszczadzkim Parku Narodowym oraz monitoring tendencji dynamicznych. *Roczniki Bieszczadzkie* 6: 147–175.
- Kulig L. 1955. Zagospodarowanie zlewni potoków i dorzeczy rzek górskich pod kątem regulacji spływu wód. *Sylwan* 99 (3): 215–224.
- Kullman L. 1998. Tree-limits and montane forests in the Swedish Scandes: sensitive biomonitors of climate change and variability. *Ambio* 27 (4): 312–321.
- Kullman L. 2001. 20th Century Climate Warming and Tree-limit Rise in the Southern Scandes of Sweden. *Ambio* 30 (2): 72–80.
- Listopad O. 2001. Zakarpat'e – paru let spustâ. *Lesnoj büllen' 17–18*, <http://www.forest.ru/rus/bulletin/17-18/7.html>
- Loch J. 1992. Regeneracja drzewostanu górnoregłowego boru świerkowego *Piceeteum tatricum subnormale* zniszczonego przez zasnującą wysokogórską *Cephalcia falleni* (Dalm.) w Gorczańskim Parku Narodowym. *Parki Narodowe i Rez. Przyr.* 11 (4): 39–50.
- Magyar E. 2002. Holocene biogeography of *Fagus sylvatica* L. and *Carpinus betulus* L. in the Carpathian-Alpine Region. *Folia Historico-Naturalia Musei Matrensis* 26: 15–35.
- Malicki A., Dolecki L., Szwaczko A. 1967/68. Górna granica lasów w Bieszczadach Polskich. *Biul. Lubel. Tow. Nauk. Geografów. Sek. D* 7/8: 27–31.
- Malinovskyj A., Bdonoga V. 2003. Roslinnšt' ekotonŭ prirodnih ta antropogennozmŭnenih teritorŭ. *Vŭnik L'vŭv. UN-TU. Serŭa bŭlogŭčna* 33: 73–79.
- Malinovskyj K. A. 1980. Roslinnšt' visokogŭr'â Ukraŭs'kih Karpat. *Naukova Dumka, Kiŭ*, 277 ss.
- Malinovskyj K. A. 1984. Digresiâ biogeocenotičeskogo pokrova na kontakte lesnogo i subal'pijskogo poâsov Ukrainskih Karpat. *Naukova Dumka, Kiev*, 208 ss.
- Malinovskyj K. A. 2003. Sučasnij stan verhnod'meŭ lŭsu ta pripoloninnod'roslinnosti. *Pracŭ Naukovogo Tovaristva ŭn. Ŗevčenska* 12. W: *Ekologŭčnij Zbŭnik. Ekologŭčnŭ problemi Karpats'kogo regŭnu: Naukove Tovaristvo ŭn. Ŗevčenska. Ekologŭčna komŭšŭa, L'vŭv*, ss. 66–80.
- Maloch M. 1931. Borŭavskŭe poloniny v Podkarpatskŭi Rusi. *Agrobotan. studie -S. vyzk. ŭstavŭ zemŭdŭl* 67: 1–200.
- Marinič O. M. (red), 1989–1993. *Geografŭčna enciklopedŭa Ukraŭi. Tomy 1–3. W: Ukraŭs'ka Radŭns'ka Enciklopedŭa/ Ukraŭs'ka Enciklopedŭa. URE ŭn. M. Baŭana, Kiŭ*, 416+480+480 ss.
- Maryskewych O., Shpakivska I. 2000. Rola gleby w procesie renaturalizacji zbiorowisk górnej granicy lasu, na przykładzie Czarnohory. *Roczniki Bieszczadzkie* 9: 197–211.
- Michalik S., Szary A. 1997. Zbiorowiska leŭne Bieszczadzkiego Parku Narodowego. W: *Monografie Bieszczadzkie. Tom I. Oŭrodek Naukowo-Dydaktyczny BŭPN, Ustrzyki Dolne*, 175 ss.
- Mierzeńska M., Ralska-Jasiewicz M. 2003. Geneza pochodzenia piętra subalpejskiego w Bieszczadach Zachodnich na podstawie wystŭpowania borealnych i wysokogŭrskich wŭtrobowcŭw (*Hepatica*) w Miŭdzynarodowym Rezerwacie Biosfery „Karpaty Wschodnie”. *Baza badaŭ naukowych SYNABA II identyfikikator rekordu: sn105565*, <http://bazy.opi.org.pl/raporty/opisy/synaba/105000/sn105565.htm>
- Mitscherlich G. 1971. *Wald, Wachstum und Umwelt, Eine Einfŭhrung in die űkologischen Grundlagen des Waldwachstums, II. Band: Waldklima und Wasserhaushalt. J. D. Sauerlŭnder's Verlag, Frankfurt am Main*, 365 ss.
- Modrzyŭski J. 1998a. Dendrometryczna i morfologiczna charakterystyka drzewostanŭw ŭwierkowych poŭoŭzonych na rŭwnych wysokoŭciach nad poziomem morza w Tatrach. *Zesz. Nauk AR w Krakowie, Sesja Naukowa* 56: 97–109.
- Modrzyŭski J. 1998b. *Zarys ekologii ŭwierka. W: Biologia ŭwierka pospolitego (red. Boratyŭski A.,*

- Bugała W.). Bogucki Wydawnictwo Naukowe, Poznań, ss. 303–358.
- Myczkowski S. 1955. Ekologia zespołów leśnych Tatr Polskich ze szczególnym uwzględnieniem jej związku z pokrywą śnieżną. *Ochrona Przyrody* 23: 112–203.
- Olszański M., Rymanowicz L. 1993. Powroty w Czarnohorę. Rewasz, Pruszków.
- Pawłowski B. 1948. Ogólna charakterystyka geobotaniczna Gór Czywczyńskich. *Rozpr. Spraw. Wydz. mat.-przyr. AU* 72: 1–75.
- Puchalski T., Prusinkiewicz Z. 1990. Ekologiczne podstawy siedliskoznawstwa leśnego. PWRiL, Warszawa, 619 ss.
- Ralska-Jasiewiczowa M. 1980. Late-Glacial and Holocene vegetation of the Bieszczady Mts. (Polish Eastern Carpathians). PWN, Warszawa-Kraków, 202 ss.
- Ralska-Jasiewiczowa M. 1983. Isopollen maps for Poland: 0-11 000 years B. P. *New Phytol.* 94: 133–175.
- Rehman A. 1895. Ziemia dawnej Polski. Cz. I. Karpaty. Lwów, 657 ss.
- Rivoli J. 1884. O geograficznym rozsiadleniu świerka. *Sylvan* 2 (1–7): 47–54; 101–105.
- Różański W. 1998. Struktura górnoreglowych borów świerkowych na szczycie Turbacz w Górcach i problemy ich ochrony. *Zesz. Nauk AR w Krakowie, Sesja Naukowa*, 56: 135–159.
- Rubenko S. H. 1960. K poznaniu krivolesij Karpat. W: *Problemy botaniki. T. 5. Materiały po izuczeniu flory i rostitelnosti vysokogorij. AN SSSR, Kiŕ*, ss. 97–103.
- Rygiel Z. 1988. Zalesienia nad górną granicą lasu Połoniny Wetlińskiej. *Las Polski* 1: 8–11.
- Rygiel Z. 1996. Zalesienia nad górną granicą lasu Połoniny Wetlińskiej. *Las Polski* 5: 12–13.
- Schmidt-Vogt H. 1991. Die Fichte. Band II/3. Waldbau – Ökosysteme – Urwald – Wirtschaftswald – Ernährung – Düngung – Ausblick. Verlagsbuchhandlung Paul Parey, Hamburg, 804 ss.
- Shuttle Radar Topography Mission 2004. <http://srtm.usgs.gov/>
- Skroppa T. 2003. EUFORGEN Technical Guidelines for genetic conservations and use for Norway spruce (*Picea abies*). International Plant Genetics Resources Institute, Rome. Italy: 6
- Sokołowski M. 1928. O górnej granicy lasu w Tatrach. Zakłady Kórnickie, Zakład Badania Drzew i Lasu, Kraków, 188 ss.
- Sulma T. 1929. Kosodrzewina i jej zespoły w Gorganach. *Acta Soc. Bot. Pol.* 6 (2): 105–137.
- Sveinbjörnsson B. 2000. North American and European Treelines: External Forces and Internal Processes Controlling Position. *Ambio* 7: 381–387.
- Szymański S. 2000. Ekologiczne podstawy hodowli lasu. PWRiL, Warszawa, 479 ss.
- Środoń A. 1948. Górna granica lasu na Czarnohorze i w Górach Czywczyńskich. *Rozpr. Wydz. Mat.-Przyr. PAU. Dz.B.* 72 (7): 513–606.
- Środoń A. 1990. Postglacial history of the common spruce (*Picea excelsa* (Lam.) Lk.) in the Low Beskids separating the east from the west Carpathians. *Acta Paleobotanica* 30 (1–2): 221–239.
- Tranquillini W. 1979. Physiological Ecology of the Alpine Timberline; Tree Existence at High Altitudes with Special Reference to the European Alps. *Ecol. Stud.* 31. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 119 ss.
- Tretiak P., Bojczuk I. 1997. Antropogeniczne i naturalne przemiany lasów w Gorganach. *Roczniki Bieszczadzkie* 6: 177–184.
- Webster R., Holt. S., Samec E. 2001. The Status of the Carpathians. A report developed as a part of The Carpathian Ecoregion Initiative. WWF.
- Wierdak Sz. 1927. Rozsiadlenie świerka, jodły i buka w Małopolsce. *Sylvan* 45: 347–370.
- Zapałowicz H. 1885. Roślinna szata gór pokucko-marmaroskich. *Spraw. Kom. Fizjogr. AU* 24.
- Zarzycki K. 1963. Lasy Bieszczadów Zachodnich. *Acta Agr. et Silv.* 3: 132 ss.
- Zemanek B., Winnicki T. 1999. Rośliny naczyniowe Bieszczadzkiego Parku Narodowego. *Monografie Bieszczadzkie Tom III. Ośrodek Naukowo-Dydaktyczny BdPN. Ustrzyki Dolne*, 249 ss.
- Zientarski J. 1985. Wpływ wzniesienia oraz wielkości masywu górskiego na kształtowanie się górnej granicy lasu w Polsce. W: *Praca doktorska Katedra Hodowli Lasu AR Poznań*.

Zlatník A. 1935. Vývoj a složení přirozených lesů na Podkarpatské Rusi a jejich vztah ke stanovišti. Sborn. Výsk. ustavů zemed. 127, 10. Studie o statních lesích na Podkarpatské Rusi. Díl 3. Praha, ss. 67–135.

Summary

Upper forest limit in northern part of the Eastern Carpathians is formed by two types of stands: needle forests predominated by spruce and deciduous woods predominated by beech. These two types differ in the altitude of upper limit of forest (spruce forest reach 200–300 m higher than beech) and physiognomy (Fig. 1).

Studies cover the area above 1 000 m a.s.l. (Fig. 2) using satellite images and numerical model of Earth surface SRTM-3. It was found, that studied areas above 1 000 m a.s.l. cover 7 588 km² (8% – deciduous woods with beech, 15% – mixed forests, 57% – spruce forests, and 20% – non-forest communities (Fig. 3). Beech predominates on south-western side of the main Carpathian watershed while spruce grows in north-eastern part of the range (Figs. 3 and 4). Distribution of two types of upper forest limit results probably from dynamics of development of beech and spruce ranges in Holocene (Fig. 5). Migrations of those trees were modified by changing in time and space climatic conditions (Figs. 6 and 7).

Basing on literature data and own studies it was found that forests at the upper limit show very high species and biocoenotic diversity. They are also very important for ruling habitat conditions both locally and in vast territories in lower parts of catchments (water retention, protection against floods and soil erosion).

The sensitivity of both types of forest stands in upper forest limit zone to natural and anthropogenic factors is different (Tab. 1).

Because of great ecological importance high situated forest stands should be protected in larger scale and excluded from utilization. Management with clear cuts should be abandoned definitely.

