

Wojciech Mróz
Zakład Bioróżnorodności
Instytut Ochrony Przyrody PAN
31–120 Kraków, Al. Mickiewicza 33
mroz@iop.krakow.pl

Received: 25.07.2006
Reviewed: 29.07.2006

ZRÓŻNICOWANIE SZATY ROŚLINNEJ PRZY GÓRNEJ GRANICY LASU W BIESZCZADACH WSCHODNICH I ZACHODNICH

The diversity of vegetation near the upper timberline
in the Eastern and the Western Bieszczady Mts.

Abstract: The paper is aimed to analyze *α-diversity* of vegetation along the upper timberline in sites with various management history. Three of these sites were localized in the Western Bieszczady Mts., not managed for more than 60 years to compare with 3 sites in the Eastern Carpathian in Ukraine. The mountain meadows above the treeline in the Ukrainian Carpathians were mostly abandoned in the last 20 years, and some of them are still extensively grazed and mowed. The vegetation of 180 study plots (5 x 10 m) was analyzed with use of DCA and indicator species analysis. It was showed that the subalpine vegetation of the Ukrainian sites is much more diverse. The vegetation in the early stages of succession (e.g. on Pikuj Mt. in Ukraine) has highest diversity, but it is mostly composed of common species connected with the traditional management of meadows (hay-making). The further succession leads to the displacement of such species and development of more stable grassland (e.g. with *Calamagrostis arundinacea*) and brush communities. In some cases the process of the regeneration was significantly retarded by the former intensive grazing and removal of subalpine brushes.

Wstęp

Dzisiejsza szata roślinna połonin w Karpatach Wschodnich ukształtowała się przede wszystkim w wyniku wielowiekowej gospodarki pasterskiej (Kral 1925; Kubijowicz 1926, 1937; Malinowskij 1984; Augustyn 1993; Nesteruk 2001). Bezpośredni wpływ na przekształcenie roślinności połonin miał wypas wołów, owiec i koni (zgryzanie, wydeptywanie, nawożenie), a także prace związane z organizacją wypasu – karczowanie lasu i zarośli, pozyskiwanie zimowej karmy przez koszenie oraz prowadzenie gospodarki szalaśniczej.

Intensywność gospodarki pasterskiej i kośnej w Karpatach, warunkującej utrzymanie wielu półnaturalnych zbiorowisk nieleśnych o dużej wartości przyrodniczej, znacznie w ostatnich latach zmalała lub też tradycyjne użytkowanie zostało całkowicie zarzucone. Z drugiej strony użytkowanie pasterskie terenów położonych ponad górną granicą lasu często prowadziło do zniszczenia cennych zbiorowisk zaroślowych i ziołoroślowych (Mróz, Olszańska 2004).

Nie ulega wątpliwości, że górna granica lasu na terenie badań została znacznie obniżona. Obecnie przeważa pogląd, że piętro połonin zostało ukształtowane przez czynniki naturalne, jednak jego zasięg oraz skład i struktura zbiorowisk roślinnych zostały zmienione w wyniku wypasu oraz poszerzania pastwisk przez wycinanie zarośli oraz wypalanie lasu, a także gospodarkę kośną (Zarzycki 1963; Winnicki 1999).

Obecnie na nieużytkowanych połoninach w Bieszczadach Zachodnich następuje proces regeneracji roślinności. Następują znaczne zmiany jakościowe i ilościowe w zbiorowiskach nieleśnych (rozprzestrzenianie się traworośli, ziołorośli oraz zarośli jarzębinowych i jarzębinowo-olchowych). Z drugiej strony należy podkreślić, że zmiana zasięgu lasów bukowych i bukowo-jaworowych postępuje bardzo powoli – średnia wysokość górnej granicy lasu w czasie ostatnich 150 lat podniosła się zaledwie o 10 m (Kucharzyk, Augustyn 2006).

Celem badań było porównanie zmienności roślinności wzdłuż górnej granicy lasu w różnych warunkach użytkowania. Porównano połoniny nieużytkowane od kilkudziesięciu lat (Bieszczady Zachodnie) oraz połoniny, na których intensywne użytkowanie pasterskie zostało w ostatnich 20 latach zarzucone lub znacznie ograniczone (ze względów społeczno-ekonomicznych).

Teren badań

Powierzchnie badawcze rozmieszczono bezpośrednio ponad górną granicą lasu na wybranych połoninach w zachodniej części Karpat Wschodnich w Polsce i na Ukrainie (Ryc. 1). Badania terenowe prowadzono na następujących połoninach:

- w Polsce: Mała Rawka (1 296 m n.p.m.), Bukowe Berdo (1 288 m), Połonina Caryńska (1 296 m);
- na Ukrainie: Pikuj (1 406 m; część wschodnia pasma – Połonina Szerdowska), Ostra Hora (1 405 m), Połonina Równa (1 479 m).

W związku z tym, że północne stoki opisanych połonin mają podobną rzeźbę terenu, a południowe stoki są znacznie zróżnicowane geomorfologicznie, wszystkie powierzchnie zlokalizowano od strony północnej.



Ryc. 1. Teren badań. Przedstawiono lokalizację odcinków górnej granicy lasu, wzdłuż których zlokalizowano powierzchnie badawcze.

Fig. 1. The research area. The study plots were distributed along the shown sections of the upper timberline.

Wybór terenu był podyktowany przede wszystkim podobieństwem roślinności – na wszystkich badanych połoninach górną granicę lasu tworzą buczyny (zbiorowiska: *Dentario glandulosae-Fagetum athyrietosum distentifoliae*, *Luzulo nemorosae-Fagetum luzuletosum sylvaticae*, *Luzulo nemorosae-Fagetum calamagrostietosum* lub jaworzyny (*Aceri-Fagetum*, *Sorbo-Aceretum carpaticum*) (Michalik, Szary 1997; Kucharzyk, Augustyn 2006) oraz przylegające do niego zarośla jarzębiny, olszy zielonej i wierzby śląskiej (Winnicki 1999) (zbiorowiska: *Salix silesiaca-Alnus viridis*, *Athyrio distentifoliae-Sorbetum*, *Calamagrostis arundinacea-Sorbus aucuparia*).

Ponad górną granicą lasu w polskiej części terenu badań występują przede wszystkim traworośla z dominacją trzcinnika leśnego i trzcinnika owłosionego (*Tanacetum-Calamagrostietum arundinaceae*, zb. *Calamagrostis villosa*), traworośla wiechlinowo śmiałkowe (*Poa chaixii-Deschampsietosum caespitosae*) i borówczyska (*Vaccinietum myrtilli*) (Winnicki 1999). Stopniowo zanikające na bieszczadzkich połoninach bliźniczyska (*Hypochoeridi uniflorae-Nardetum strictae*) występują częściej na badanych połoninach w ukraińskiej części Bieszczadów. Ponadto traworośla trzcinnikowe nie zajmują tak dużych powierzchni jak w Bieszczadach Zachodnich i obserwuje się większy udział zbiorowisk z *Agrostis capillaris*, *Festuca rubra* oraz borówczysk. Cechą wyróżniającą strefę ekotonalną na Pikuju i Ostrej Horze jest również, miejscowo dosyć liczne, występowanie jałowca halnego *Juniperus communis* subsp. *nana*.

Wybrane połoniny do II wojny światowej były użytkowane w zbliżony sposób: wypasano głównie woły oraz, rzadziej, konie, a także prowadzono gospodarkę kośną. Przykładowo w 1913 roku na północnych zboczach Pikuja wypasano 750 wołów, na Połoninie Caryńskiej – 350, natomiast w kompleksie połonin Haliacza i Tarnicy, obejmującym także Bukowe Berdo, odnotowano ich 1 900 (Kubijowicz 1926). W roku 1935 na Połoninie Równej wypasano 1 390 wołów i 450 koni, na Ostrej Horze 380 wołów i 80 koni, natomiast w południowej części pasma Pikuja – 310 wołów i 130 koni (Kubijowicz 1937). Wypas owiec na większą skalę miał miejsce dopiero w paśmie Borżawy i dalej na wschód. W Bieszczadach natomiast owce trzymane poniżej połonin, w celu użytkowania wyżej położonych łąk (carynek).

Po II wojnie światowej w polskich Bieszczadach, po wysiedleniu miejscowej ludności, zarzucono gospodarkę kośno-pasterską. Jedynie w grupie Małej i Wielkiej Rawki, przez niedługi okres po wojnie, wykaszano tereny w pobliżu słowackiej granicy (Bural 1995). Połonina Caryńska oraz Bukowe Berdo zostały w roku 1973 roku włączone do Bieszczadzkiego Parku Narodowego, natomiast połonina Małej Rawki była objęta ochroną rezerwatową już w 1968 roku, a w roku 1989 została przyłączona do parku narodowego. Obecnie obserwujemy proces spontanicznej regeneracji szaty roślinnej (Winnicki 1999), a dominującym typem aktywności ludzkiej na tym terenie jest turystyka (Prędki 1996).

Na połoninach ukraińskich w okresie powojennym wprowadzono gospodarkę kołchozową (zarówno bydło, jak i owce). Po roku 1991, gdy upadły państwowe kołchozy, wypas i koszenie połonin prowadzone jest sporadycznie. Na Pikuju kosi się niewielkie powierzchnie (np. nad wsią Libuchora), ponadto w ciągu dnia wypasa się małe stada bydła (kilka-kilkanaście sztuk) oraz prowadzi się czasem wolny wypas koni. Brak gospodarki szałasniczej. Na Ostrej Horze zaobserwowano jedynie wolny wypas małych stad koni. Na Połoninie Równej nie zaobserwowano obecnie żadnych form gospodarki, poza kilkoma dawnymi próbami zalesienia połoniny, opisanymi przez Komendara i Fodora (1987). Należy zwrócić uwagę, że w przypadku Połoniny Równej dodatkowy wpływ na zaprzestanie wypasu, a także na silne przekształcenie roślinności w części przyszczytowej, miała budowa w latach 1980. bazy wojskowej (obecnie pozostały tylko ruiny, a teren jest ogólnie dostępny).

Metodyka badań terenowych

Badania terenowe przeprowadzono w miesiącu lipcu i sierpniu w latach 2004 i 2005. Na każdej z połonin wybrano 3 reprezentatywne fragmenty górnej granicy lasu o długości 450 metrów. Wzdłuż tych odcinków wyznaczono po 10 powierzchni badawczych, w sposób systematyczny, co 50 m. Prostokątne powierzchnie (10×5 m) przylegały dłuższym, dolnym bokiem do górnej granicy lasu. Wyznaczono po 30 powierzchni na każdej z 6 połonin, czyli w sumie 180 powierzchni (90 w Bieszczadach Zachodnich i 90 w Bieszczadach Wschodnich).

Górną granicę lasu wyznaczono w miejscu gdzie kończył się zwarty drzewostan bukowy lub bukowo-jaworowy, albo też zarośla bukowe. Nie brano pod uwagę kryterium wysokości drzew. Wynika to z faktu, że runo w niskich, zwartych zaroślach bukowych (nawet o wysokości 2–3 m) jest bardzo zbliżone do runa położonych poniżej buczyn. Z drugiej strony runo w zaroślach jarzębinowych (osiągających niekiedy nawet 4–5 m), na ogół jest zbliżone do roślinności zbiorowisk nieleśnych na połoninach. W przeważającej większości wypadków na badanych połoninach górna granica lasu wyodrębnia się w terenie bardzo wyraźnie, poza niektórymi miejscami na Małej Rawce, Bukowym Berdzie i Pikuju.

Na każdej ze 180 powierzchni badawczych wykonano spis gatunków roślin naczyniowych, określając ich ilościowość zgodnie z klasyczną metodą Braun-Blanqueta. Nazewnictwo roślin przyjęto za Zemankiem i Winnickim (1999).

Przygotowanie i struktura danych

Powierzchnie próbne potraktowano jako przypadki, natomiast ilościowość poszczególnych gatunków roślin naczyniowych jako zmienne. Ilościowość gatunków na powierzchniach próbnych była w terenie określana w 7-stopniowej skali Braun-Blanqueta. Wykorzystanie tych danych do analiz matematycznych jest możliwe tylko po ich odpowiedniej transformacji. Dyskusja przeprowadzona przez Van der Maarel (1998) wskazuje, że z powodzeniem można zastosować w tym przypadku transformację do skali porządkowej, która w rzeczywistości jest bardzo zbliżona do transformacji logarytmicznej danych o pokryciu procentowym. Obliczenia przedstawione przez tego autora dotyczą poszerzonej, 9-stopniowej skali Braun-Blanqueta, ale podobna transformacja logarytmiczna, w przypadku skali 7-stopniowej daje zbliżone wyniki.

Porównanie zmienności roślinności pomiędzy połoninami (*β -diversity*)

Wykonano analizę zróżnicowania składu gatunkowego powierzchni próbnych na poziomie, nazwanym przez Whittakera (1972) $\hat{\alpha}$ -różnorodnością (ang. *$\hat{\alpha}$ -diversity*), mierzoną pomiędzy powierzchniami próbnymi.

Porównanie wykonano wykorzystując nietendencyjną analizę zgodności (*detrended correspondence analysis*, DCA). Obliczenia przeprowadzono za pomocą programu CANOCO 4.5 (ter Braak, Šmilauer 2002). Zastosowano metodę wykorzystaną przez Dzwonko i Gawrońskiego (1994) za R landem (1986) oraz Eilertsenem i in. (1990) do analizy zmienności lasów na Pogórzu Wielickim. Metoda ta polega na porównaniu pomiędzy grupami (w tym przypadku połoninami) średnich oraz wariancji wyników DCA dla poszczególnych przypadków w jednostkach odchylenia standardowego. Porównanie takie wykonano dla pierwszych dwóch osi DCA. Hipotezę o braku różnic między średnimi odrzucono na podstawie wyników testu Kruskala-Wallisa, natomiast każdą z par średnich porównano testem U Manna-Whitney'a. Do sprawdzenia czy występują różnice między wariancjami wykorzystano test F. Obliczenia statystyczne wykonano za pomocą programu Statistica 5.1 (Statsoft 1997). Obliczenia powtórzono dla 6 grup po 30 powierzchni (połoniny) oraz dla dwóch grup (Bieszczady Wschodnie i Zachodnie).

Analiza gatunków wskaźnikowych

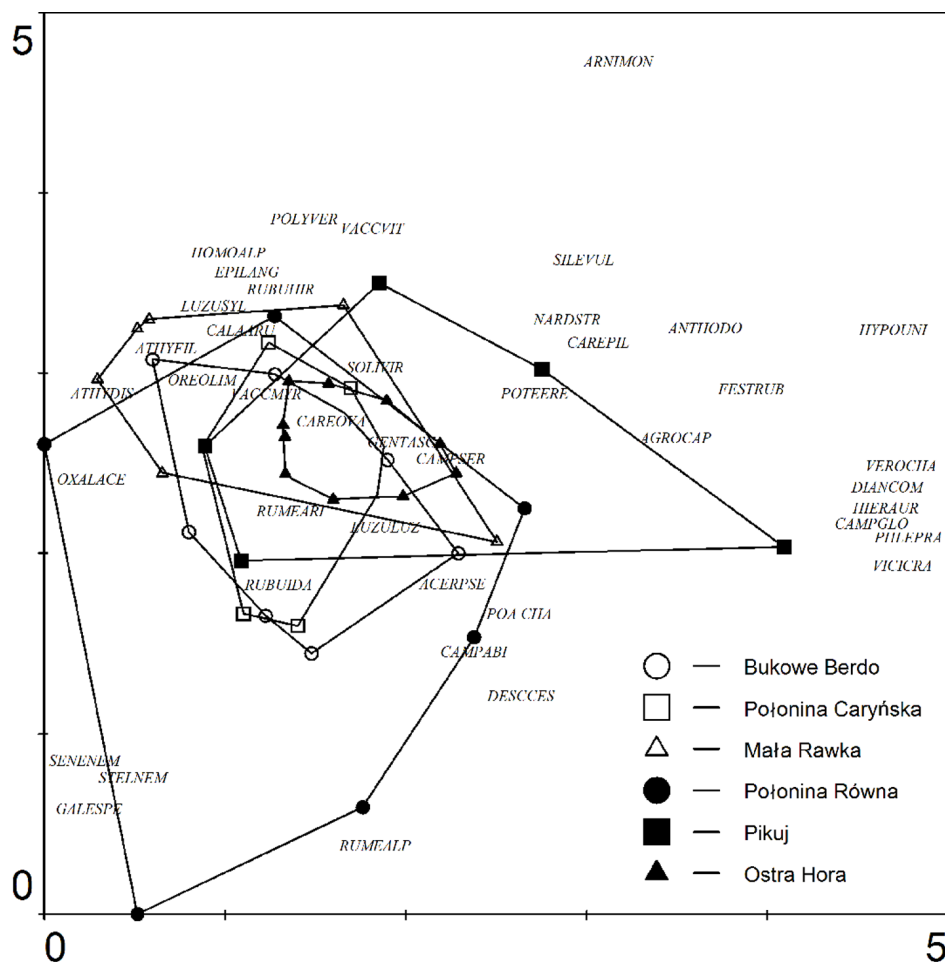
Wykorzystano program komputerowy PC-ORD for Windows 3.1 (McCune i Mefford 1997), w którym zastosowano metodę IndVal opisaną przez Dufrene i Legendre (1997). Analiza polega na poszukiwaniu gatunków wskaźnikowych dla dowolnie wydzielonych grup powierzchni próbnych. Wartość wskaźnikową (IndVal) danego gatunku dla danej grupy otrzymuje się poprzez pomnożenie względnej ilościowości oraz względnej częstości gatunku w danej grupie. Względną ilościowość otrzymano poprzez podzielenie sumy ilościowości (skala porządkowa od 1 do 7) danego gatunku dla wszystkich powierzchni w danej grupie przez sumę ilościowości danego gatunku na wszystkich powierzchniach. Natomiast względną częstość to % powierzchni w danej grupie, na których zaobserwowano dany gatunek (w taki sam sposób oblicza się stałość w fitosocjologii). Następnie przeprowadzono test Monte Carlo dla 1 000 powtórzeń, aby określić prawdopodobieństwo uzyskania danej wartości IndVal. Obliczenia przeprowadzono dwukrotnie:

- dla 2 grup po 90 powierzchni zlokalizowanych w Polsce i na Ukrainie
- dla 6 grup po 30 powierzchni zlokalizowanych na każdej z sześciu badanych połonin.

Wyniki

Wyniki analizy wskazują, że istnieją znaczące różnice zmienności roślinności na poszczególnych połoninach (Tab. 1, Ryc. 2). Największą zmiennością wzdłuż pierwszej z osi DCA charakteryzują się powierzchnie położone na Pikuju i Małej Rawce, natomiast najmniejszą – na Ostrej Horze i Połonie Caryńskiej. Wzdłuż drugiej z osi analizy najbardziej zróżnicowane są powierzchnie położone na Połonie Równej, a najmniej – na Ostrej Horze. Z kolei porównanie Bieszczadów Wschodnich i Zachodnich wskazało na wyraźnie większe zróżnicowanie powierzchni położonych na Ukrainie (wyniki istotne zarówno dla pierwszej, jak i drugiej osi DCA; Tab. 2, Ryc. 3).

Ponadto, poza różnicami ilościowymi (różna zmienność), na opisywanych połoninach możemy zaobserwować znaczne różnice jakościowe (odmienna flora). Średnie wyników DCA wzdłuż pierwszej osi wyraźnie wskazują na gradient prowadzący od połonin położonych w Polsce do połonin w Bieszczadach Wschodnich (Tab. 3). Najbardziej różni się flora strefy subalpejskiej na Małej Rawce i na Pikuju. Z kolei wzdłuż drugiej osi na jednym biegunie znajdują się połoniny Małej Rawki oraz Pikuja, a na drugim – Bukowego Berda i Połoniny Równej.



Ryc. 2. Wyniki nietendencji analizy korespondencji (DCA). Liniami ciągłymi połączono skrajne powierzchnie na poszczególnych połoninach. Wyniki przedstawiono w jednostkach odchylenia standardowego wymiany gatunków (SD-units of species turnover). Ponadto przedstawiono wybrane gatunki roślin naczyniowych.

Fig. 2. The results of DCA. The solid lines show the ranges of study plots in each of sites. The graph is given in standard deviation units of species turnover. Moreover the selected species of vascular plants are presented.

ACERPSE – *Acer pseudoplatanus* (warstwa C; C layer), AGROCAP – *Agrostis capillaris*, ANTHODO – *Anthoxanthum odoratum*, ARNIMON – *Arnica montana*, ATHFIL – *Athyrium filix-femina*, ATHYDIS – *Athyrium distentifolium*, CALAARU – *Calamagrostis arundinacea*, CAMPABI – *Campanula abietina*, CAMPGLO – *Campanula glomerata*, CAMSER – *Campanula serrata*, CAREOVA – *Carex leporina*, CAREPIL – *Carex pilulifera*, DESCES – *Deschampsia caespitosa*, DIANCOM – *Dianthus compactus*, FESTRUB – *Festuca rubra*, GELESPE – *Galeopsis speciosa*, GENTASC – *Gentiana asclepiadea*, HIERAUR – *Hieracium aurantiacum*, HOMOALP – *Homogyne alpine*, HYPOUNI – *Hypochoeris uniflora*, LUZULUZ – *Luzula luzuloides*, LUZUSYL – *Luzula sylvatica*, NARDSTR – *Nardus stricta*, OREOLIM – *Oreopteris limbosperma*, OXALACE – *Oxalis acetosella*, PHLEPRA – *Phleum pratense*, POACHA – *Poa chaixii*, POLYVER – *Polygonatum verticillatum*, POTERE – *Potentilla erecta*, RUBUHIR – *Rubus hirtus*, RUBUIDA – *Rubus idaeus*, RUMEALP – *Rumex alpina*, RUMEARI – *Rumex alpestris*, SENENEM – *Senecio nemorensis* s.l., SILEVUL – *Silene vulgaris*, SOLVIR – *Solidago virgaurea*, STELNEM – *Stellaria nemorum*, VACCMYR – *Vaccinium myrtillus*, VACCVT – *Vaccinium vitis-idaea*, VEROCHA – *Veronica chamaedrys*, VICICRA – *Vicia cracca*.

Tabela 1. Zróżnicowanie roślinności na sześciu połoninach o różnej historii użytkowania. Porównano wariancję wyników nietendencyjnej analizy zgodności (DCA) wzdłuż pierwszej i drugiej osi dla 30 powierzchni próbnych z każdej połoniny. W kolumnach 5–10 podano poziom istotności testu F na różnice między wariancjami, gdzie: ns – wynik nieistotny ($p > 0,05$); * – $p < 0,05$; ** – $p < 0,01$; *** – $p < 0,001$.

Table 1. The diversity of vegetation on 6 sites with different management history. The variance of results of Detrended Correspondence Analysis (DCA) along axis 1 and axis 2 was compared for 30 study plots in each group. Columns 5–10 contain the probability level for the F-test for variances, where: ns – insignificant; ($p > 0,05$); * – $p < 0,05$; ** – $p < 0,01$; *** – $p < 0,001$.

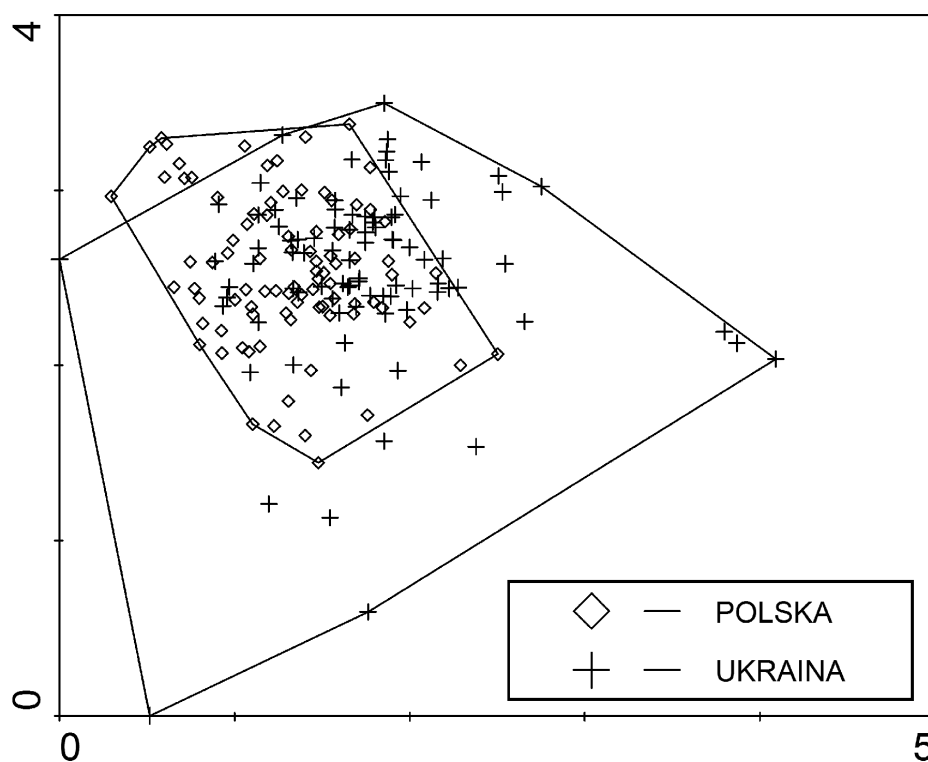
		Wariancja <i>Variance</i>	Zakres <i>Range</i>	PK	MR	PR	BB	OH	PC
DCA Oś 1 <i>Axis 1</i>	Pikuj	0,62	3,20	-	*	*	***	***	***
	Mała Rawka	0,30	2,21	*	-	ns	ns	**	***
	Połonina Równa	0,29	2,66	*	ns	-	ns	**	***
	Bukowe Berdo	0,17	1,69	***	ns	ns	-	ns	*
	Ostra Hora	0,09	0,96	***	**	**	ns	-	ns
	Połonina Caryńska	0,06	1,01	***	***	***	*	*	-
		Wariancja <i>Variance</i>	Zakres <i>Range</i>	PR	PK	BB	PC	MR	OH
DCA Oś 2 <i>Axis 2</i>	Połonina Równa	0,54	3,32	-	**	**	***	***	***
	Pikuj	0,16	1,54	**	-	ns	ns	ns	***
	Bukowe Berdo	0,15	1,63	**	ns	-	ns	ns	***
	Połonina Caryńska	0,13	1,57	***	ns	ns	-	ns	**
	Mała Rawka	0,12	1,31	***	ns	ns	ns	-	**
	Ostra Hora	0,04	0,66	***	***	***	**	**	-

Tabela 2. Zróżnicowanie roślinności pomiędzy powierzchniami badawczymi w Bieszczadach Zachodnich w Polsce i Bieszczadach Wschodnich na Ukrainie. Porównano wariancję wyników nietendencyjnej analizy zgodności (DCA) wzdłuż pierwszej i drugiej osi dla 90 powierzchni próbnych z każdej grupy. W kolumnie 5 przedstawiono wyniki testu F na różnice między wariancjami.

Table 2. The diversity of vegetation between study plots in the Western Bieszczady Mts. in Poland and the Eastern Bieszczady Mts. in Ukraine. The variance of results of Detrended Correspondence Analysis (DCA) along axis 1 and axis 2 was compared for 90 study plots in each group. Column 5 contains the results of F-test for variances.

		Wariancja <i>Variance</i>	Zakres <i>Range</i>	Wynik testu F <i>F-test result</i>
DCA Oś 1 <i>Axis 1</i>	Bieszczady Zachodnie Western Bieszczady	0,17	1,93	istotny $p = 0,0004$ <i>significant</i>
	Bieszczady Wschodnie Eastern Bieszczady	0,37	3,50	

DCA Oś 2 <i>Axis 2</i>		Wariancja <i>Variance</i>	Zakres <i>Range</i>	Wynik testu F <i>F-test result</i>
	Bieszczady Zachodnie Western Bieszczady	0,18	2,21	istotny $p=0,0184$ <i>significant</i>
	Bieszczady Wschodnie Eastern Bieszczady	0,29	4,09	



Ryc. 3. Wyniki nietendencyjnej analizy korespondencji (DCA). Liniami ciągłymi połączono skrajne powierzchnie w dwóch grupach: Bieszczady Zachodnie (Polska) i Bieszczady Wschodnie (Ukraina). Wyniki przedstawiono w jednostkach odchylenia standardowego wymiany gatunków (*SD-units of species turnover*).

Fig. 3. The results of DCA. The solid lines show the ranges of study plots in 2 groups: Western Bieszczady (Poland) and Eastern Bieszczady (Ukraine). The graph is given in standard deviation units of species turnover.

Tabela 3. Porównanie roślinności sześciu połonin o różnej historii użytkowania. Porównano średnie wyników nietendancyjnej analizy zgodności (DCA) wzdłuż pierwszej i drugiej osi dla 30 powierzchni próbnych z każdej połoniny. Hipotezę o braku różnic między średnimi odrzucono na podstawie wyników testu Kruskala-Wallisa. W kolumnach 4–9 podano poziom istotności testu *U* Manna-Whitney’a, gdzie: ns – wynik nieistotny ($p > 0,05$); * – $p < 0,05$; ** – $p < 0,01$; *** – $p < 0,001$.

Table 3. The comparison of vegetation on 6 sites with the different management history. The mean results of Detrended Correspondence Analysis (DCA) along ax 1 and ax 2 was compared for 30 study plots in each group. The hypothesis on the lack of difference between the means was rejected on the basis of the Kruskal-Wallis test. Columns 4–9 contain the probability level for the *U* Mann-Whitney test, where: ns – in-significant; ($p > 0,05$); * – $p < 0,05$; ** – $p < 0,01$; *** – $p < 0,001$.

		Średnia	PK	OH	PR	PC	BB	MR
		Mean						
DCA Oś 1 <i>Ax 1</i>	Pikuj	2,01	-	ns	**	***	***	***
	Ostra Hora	1,72	ns	-	ns	***	***	***
	Połonina Równa	1,48	**	ns	-	ns	ns	ns
	Połonina Caryńska	1,35	***	***	ns	-	ns	ns
	Bukowe Berdo	1,33	***	***	ns	ns	-	ns
	Mała Rawka	1,26	***	***	ns	ns	ns	-
Test Kruskala-Wallisa <i>Kruskal-Wallis test</i>		H = 39,05, df = 5, N = 180, $p < 0,0001$						
		Średnia	MR	PK	OH	PC	BB	PR
		Mean						
DCA Oś 2 <i>Ax 2</i>	Mała Rawka	2,83	-	ns	**	***	***	***
	Pikuj	2,76	ns	-	*	**	***	**
	Ostra Hora	2,60	**	*	-	ns	**	*
	Połonina Caryńska	2,47	***	**	ns	-	ns	ns
	Bukowe Berdo	2,34	***	***	**	ns	-	ns
	Połonina Równa	2,22	***	**	*	ns	ns	-
Test Kruskala-Wallisa <i>Kruskal-Wallis test</i>		H = 36,32, df = 5, N = 180, $p < 0,0001$						

Analiza danych umożliwiła wyróżnienie 17 gatunków wskaźnikowych dla strefy subalpejskiej w Bieszczadach Zachodnich i 17 gatunków dla Bieszczadów Wschodnich (Tab. 4). Gatunki wskaźnikowe dla polskich połonin to m.in. jarzębina, gatunki traworoślowe i ziołoroślowe (*Calamagrostis arundinacea*, *Calamagrostis villosa*, *Athyrium distentifolium*, *Poa chaixii*, *Senecio nemorensis* s.l., *Solidago virgaurea*), a także gatunki nawiązujące do flory leśnej (*Luzula sylvatica*, *Lysimachia nemorum*, *Rubus hirtus*, *Stellaria nemorum*). Połoniny ukraińskie wyróżniają się m.in. występowaniem jawora i buka w warstwie C oraz licznymi gatunkami łąkowymi i związanymi z wypasem (n.p. *Agrostis capillaris*, *Anthoxanthum odoratum*, *Dianthus compactus*, *Festuca rubra*, *Hypochoeris uniflora*, *Nardus stricta*).

Ponadto duże różnice wykazało porównanie flory poszczególnych połonin (Tab. 5). Przykładowo Małą Rawkę głównie wyróżniają gatunki leśne, jeżyny, *Poa chaixii*, *Rumex alpestris*. Na Połoninie Równej uwagę zwracają przede wszystkim gatunki związane z szałśnictwem – *Rumex alpinus* oraz *Urtica dioica*, a na Ostrej Horze – duży udział *Nardus stricta* oraz buka i jawora w warstwie C. Szczególnie dużą liczbą gatunków wskaźnikowych (21) charakteryzują się powierzchnie położone na Pikuju, w większości są to pospolite gatunki związane z gospodarką kośną.

Tabela 4. Gatunki roślin naczyniowych różnicujące roślinność powierzchni próbných położonych bezpośrednio przy górnej granicy lasu w Bieszczadach Zachodnich i Wschodnich. Gatunki wyróżniono na podstawie analizy wartości wskaźnika *IndVal* przedstawionych w kolumnach 4 i 5. Obliczenia wykonano dla 180 powierzchni badawczych. W kolumnie 3 przedstawiono wyniki testu permutacyjnego Monte Carlo dla 1000 powtórzeń. Przedstawiono tylko gatunki odnotowane w warstwie C, dla których poziom istotności testu, dla maksymalnej wartości *IndVal*, był mniejszy od 0,05.

Table 4. The vascular plant species that are indicative for the vegetation of study plots placed just near the upper timberline in the Western and the Eastern Bieszczady Mts. The species were grouped basing on the indicator value (*IndVal*) analysis results, shown in column 4 and 5. The calculation was done for 180 study plots. Column 3 contains the results of Monte Carlo permutation test for 1000 iterations. Only the species of layer C with the probability level $p < 0,05$ (for maximal *IndVal*) where shown in the table.

PASMO GÓRSKIE <i>Mountain ridge</i>	GATUNEK <i>Species</i>	p	IndVal	
			POLSKA <i>Poland</i>	UKRAINA <i>Ukraine</i>
Bieszczady Zachodnie (Polska): ▪ Mała Rawka ▪ Bukowe Berdo ▪ Połonina Caryńska N = 90	<i>Athyrium distentifolium</i>	0,017	39	21
	<i>Calamagrostis arundinacea</i>	<0,001	59	13
	<i>Calamagrostis villosa</i>	0,001	14	0
	<i>Campanula serrata</i>	0,008	12	1
	<i>Dryopteris austriaca</i>	<0,001	31	3
	<i>Luzula luzuloides</i>	0,001	42	18
	<i>Luzula sylvatica</i>	<0,001	39	4
	<i>Lysimachia nemorum</i>	0,001	15	0
	<i>Poa chaixii</i>	<0,001	36	4
	<i>Rubus hirtus</i>	<0,001	32	1
	<i>Rubus idaeus</i>	<0,001	56	14
	<i>Senecio nemorensis</i> s.l.	<0,001	33	6
	<i>Solidago virgaurea</i>	0,001	42	17
	<i>Sorbus aucuparia</i> (C)	0,009	26	7
	<i>Stellaria holostea</i>	0,009	11	0
	<i>Stellaria nemorum</i>	0,006	25	6
	<i>Trientalis europea</i>	<0,001	20	0

Bieszczady Wschodnie (Ukraina): ▪ Pikuj ▪ Ostra Hora ▪ Połonina Równa N = 90	<i>Acer pseudoplatanus</i> (C)	<0,001	5	29
	<i>Agrostis capillaris</i>	0,005	9	30
	<i>Anthoxanthum</i> <i>odoratum</i>	<0,001	0	17
	<i>Cardaminopsis halleri</i>	0,042	0	8
	<i>Chamaenerion</i> <i>angustifolium</i>	0,025	1	12
	<i>Dianthus compactus</i>	0,03	0	6
	<i>Fagus sylvatica</i> (C)	0,002	3	22
	<i>Festuca rubra</i>	<0,001	2	22
	<i>Gentiana asclepiadea</i>	0,009	37	51
	<i>Hieracium lachenalii</i>	0,003	0	11
	<i>Hypochoeris uniflora</i>	0,03	0	7
	<i>Melampyrum herbichii</i>	0,01	0	9
	<i>Nardus stricta</i>	<0,001	2	53
	<i>Potentilla erecta</i>	0,022	21	38
	<i>Silene vulgaris</i>	0,001	0	17
	<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	0,001	4	24
	<i>Veratrum album</i>	<0,001	0	18

Tabela 5. Gatunki roślin naczyniowych różnicujące roślinność powierzchni próbných położonych bezpośrednio przy górnej granicy lasu na sześciu badanych połoninach. Gatunki wyróżniono na podstawie analizy wartości *IndVal* przedstawionej w kolumnach 4-9. Obliczenia wykonano dla 180 powierzchni (N=30 dla każdej z połonin). W kolumnie 3 przedstawiono wyniki testu permutacyjnego Monte Carlo dla 1000 powtórzeń. Przedstawiono tylko gatunki odnotowane w warstwie C, dla których poziom istotności testu, dla maksymalnej wartości *IndVal*, był mniejszy od 0,05.

Table 5. The vascular plant species that are indicative for the vegetation of study plots placed just near the upper timberline on the 6 sites. The species were grouped basing on the *IndVal* analysis results, shown in columns 4-9. The calculation was done for 180 study plots (N=30 in each group). Column 3 contains the results of Monte Carlo permutation test for 1000 iterations. Only the species of layer C with the probability level $p < 0,05$ (for maximal *IndVal*) where shown in the table.

POŁONINA	GATUNEK	P	IndVal					
<i>Polonina</i>	<i>Species</i>		MR	BB	PC	PK	PR	OH
Mała Rawka	<i>Campanula abietina</i>	0,01	11	0	0	0	1	2
	<i>Galeopsis speciosa</i>	0,005	15	0	4	4	2	0
	<i>Leucanthemum waldsteinii</i>	0,028	8	1	0	0	0	0
	<i>Lysimachia nummularia</i>	0,006	14	0	9	0	0	1
	<i>Oxalis acetosella</i>	<0,001	24	6	2	4	2	8
	<i>Poa chaixii</i>	0,001	21	4	15	2	4	0
	<i>Rubus hirtus</i>	0,017	14	11	8	3	0	0
	<i>Rubus idaeus</i>	0,004	21	16	19	7	14	0
	<i>Rumex alpestris</i>	0,021	20	8	17	8	12	14

	<i>Scrophularia scopolii</i>	0,024	10	0	0	0	0	0
	<i>Senecio nemorensis</i> s.l.	0,01	16	12	6	3	6	0
	<i>Stellaria nemorosa</i>	0,029	14	3	10	5	2	0
Bukowe Berdo	<i>Campanula serrata</i>	0,004	4	13	0	2	0	0
	<i>Homogyne alpina</i>	<0,001	13	23	5	8	6	19
	<i>Luzula sylvatica</i>	<0,001	5	30	9	1	1	4
Połonina Caryńska	<i>Athyrium distentifolium</i>	0,002	21	3	21	18	5	2
	<i>Calamagrostis arundinacea</i>	<0,001	14	21	24	12	6	0
	<i>Dryopteris austriaca</i>	0,017	10	7	15	3	2	0
	<i>Luzula luzuloides</i>	0,028	13	11	18	6	13	2
	<i>Stellaria holostea</i>	0,007	0	3	12	0	0	0
	<i>Trientalis europaea</i>	0,001	0	10	18	0	0	0
Pikuj	<i>Anthoxanthum odoratum</i>	0,004	0	0	0	13	0	9
	<i>Arnica montana</i>	<0,001	0	0	0	17	0	0
	<i>Briza media</i>	0,022	0	0	0	10	0	0
	<i>Campanula glomerata</i>	0,022	0	0	0	10	0	0
	<i>Carex pillulifera</i>	0,029	1	1	1	11	0	6
	<i>Cruciata glabra</i>	0,022	0	0	0	9	0	0
	<i>Chamaenerion angustifolium</i>	<0,001	0	0	2	17	2	0
	<i>Festuca rubra</i>	<0,001	1	0	1	24	7	0
	<i>Hieracium aurantiacum</i>	0,046	1	0	0	8	1	0
	<i>Hieracium umbellatum</i>	<0,001	1	0	0	13	0	0
	<i>Hieracium lachenalii</i>	0,045	0	0	0	8	0	5
	<i>Hypochoeris uniflora</i>	<0,001	0	0	0	20	0	0
	<i>Maianthemum bifolium</i>	0,004	6	4	1	14	0	0
	<i>Melampyrum herbichii</i>	<0,001	0	0	0	28	0	0
	<i>Phleum pratense</i>	0,046	0	0	0	8	0	1
	<i>Polygonatum verticillatum</i>	0,001	0	3	0	14	1	0
	<i>Silene vulgaris</i>	<0,001	0	0	1	44	0	0
	<i>Solidago virgaurea</i>	<0,001	16	8	19	26	1	1
	<i>Veratrum album</i>	<0,001	0	0	0	30	2	0
	<i>Veronica chamaedrys</i>	0,022	0	0	0	10	0	0
	<i>Vicia cracca</i>	0,022	0	0	0	10	0	0
Połonina Równa	<i>Carduus personata</i>	0,017	0	0	0	0	10	0
	<i>Rumex alpinus</i>	0,001	7	0	5	0	16	6
	<i>Thymus pulegioides</i>	0,023	0	0	0	1	10	0
	<i>Urtica dioica</i>	0,021	0	0	3	0	9	0
Ostra Hora	<i>Acer pseudoplatanus</i> (C)	<0,001	7	0	2	1	13	21
	<i>Athyrium filix –femina</i>	<0,001	13	5	12	1	7	26
	<i>Carex leporina</i>	0,002	2	0	7	2	2	18
	<i>Deschampsia caespitosa</i>	0,001	15	1	11	6	12	22
	<i>Fagus sylvatica</i> (C)	<0,001	3	0	1	0	4	29
	<i>Gentiana asclepiadea</i>	0,032	12	13	12	18	14	19
	<i>Nardus stricta</i>	<0,001	2	1	0	19	4	40
	<i>Oreopteris limbosperma</i>	<0,001	11	1	12	0	5	20
	<i>Vaccinium myrtillus</i>	<0,001	12	16	13	12	16	22

Wnioski

1. Roślinność subalpejska w Bieszczadach Wschodnich charakteryzuje się znacznie większą zmiennością (β -diversity) niż roślinność przy górnej granicy lasu w polskich Bieszczadach. Różnica ta wynika z odmiennej historii użytkowania badanych połonin w okresie powojennym. Trwający od ponad 60 lat proces regeneracji roślinności połonin w Polsce doprowadził do wytworzenia trwałych zbiorowisk o charakterze zbliżonym do naturalnego. Z kolei na badanych połoninach ukraińskich, w pierwszych kilkunastu latach po zaprzestaniu użytkowania, obserwujemy wczesne, niestabilne stadia sukcesji, charakteryzujące się dużą wrażliwością na zaburzenia.
2. Połoniny, na których nie ma strefy zarośli subalpejskich (Połonina Caryńska, Ostra Hora), charakteryzują się podobną, niewielką zmiennością. Istnieją jednak różnice w składzie gatunkowym strefy subalpejskiej tych połonin. Na Połoninie Caryńskiej dominują traworośla trzcinnikowe, natomiast na Ostrej Horze – borówczyska i murawy bliźniczkowe. Na Ostrej Horze zwraca uwagę duży udział w runie nalotu buka i jawora – może to wskazywać na to, że w początkowych stadiach sukcesji, po zaprzestaniu wypasu istnieją dogodne warunki dla ekspansji tych gatunków.
3. Dawny intensywny wypas połonin wywarł trwały wpływ na roślinność połonin (trwałe zbiorowisko szczawiu alpejskiego *Rumex alpinus* w miejscach dawnego szałasów na Połoninie Równiej, brak zarośli subalpejskich na Ostrej Horze i Połoninie Caryńskiej). Natomiast prowadzony obecnie wolny wypas koni na Ostrej Horze i na Pikuju nie wpływa istotnie na zmienność roślinności.
4. Największe zróżnicowanie roślinności zaobserwowano na Pikuju, gdzie przy górnej granicy lasu występuje mozaika płatów użytkowanych z różną częstotliwością oraz porzuconych w ostatnich latach. Prowadzona tak sporadycznie gospodarka kośna bardzo istotnie zwiększa zmienność roślinności. Jest to związane z rozprzestrzenianiem się pospolitych gatunków łąkowych, występujących również w niższych położeniach (Tab. 5, Ryc. 2). Wśród powierzchni koszonych na Pikuju szczególną uwagę warto zwrócić na płaty muraw bliźniczkowych z bardzo licznie występującą arniką górską *Arnica montana*.
5. W późniejszych stadiach sukcesji (np. na Małej Rawce) zwiększa się udział gatunków leśnych i zaroślowych. Wynika z tego, że przy sztucznie obniżonej przez pasterstwo granicy lasu panują dogodne warunki do ekspansji zbiorowisk leśnych.

Podsumowując można stwierdzić, że sukcesja wtórna na połoninach prowadzi do ujednolicania się roślinności (konwergencji) i wypierania gatunków związanych z użytkowaniem kośno-pasterskim. Z drugiej strony okresowe, nawet bardzo sporadyczne, przywrócenie użytkowania kośnego we wczesnym stadium regeneracji roślinności znacznie wpływa na zwiększenie zmienności i zmianę tempa oraz kierunku sukcesji. Ponadto brak lub zniszczenie zarośli subalpejskich znacznie i trwale zmniejsza zmienność roślinności i ogranicza lub też znacznie opóźnia regenerację roślinności połonin.

Praca naukowa finansowana ze środków Komitetu Badań Naukowych w latach 2004–2005, jako projekt badawczy nr 2 P04G 044 26.

Podzikowania

Serdeczne podzikowania za udział w pracach terenowych dla: Joanny Korzeniak, Joanny Perzanowskiej, Magdaleny Zarzyki-Ryszy, Andrzeja Kalemby, Macieja Kozaka, Przemysawa Naksa, Przemysawa Ryszy i Michała Węgrzyna.

Literatura

- Augustyn M. 1993. Połoniny w Bieszczadach Zachodnich. Mater. Muz. Budow. Lud. w Sanoku 31: 88–98.
- Bural M. 1995. Zróżnicowana, aktywna ochrona różnorodności biologicznej zbiorowisk łąkowych w słowackiej części Międzynarodowego Rezerwatu Biosfery „Karpaty Wschodnie”. Roczniki Bieszczadzkie 4: 45–51.
- Dufrene M., Legendre P. 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. Ecological Monographs 67: 345–366.
- Dzwonko Z., Gawroński S. 1994. The role of woodland fragments, soil types, and dominant species in secondary succession on the western Carpathian foothills. Vegetatio 111: 149–160.
- Eilertsen O., Rikland R.H., Rikland T., Pedersen O. 1990. Data manipulation and gradient length estimation in DCA ordination. J. Veg. Sci. 1: 261–270.
- Komendar W. I., Fodor S. S. 1987. Widnowlennja werchnjoji mezi lisu w Karpatach. Ukr. Botan. Żurn. 1.
- Kral J. 1925. Polonina Rivna v Podkarpatske Rusi. Spisy přír. fak. Kar. Univ. 48.
- Kubijowicz W. 1926. Życie pasterskie w Beskidach Wschodnich. Prace Instytutu Geograficznego UJ 5, Kraków, 138 ss.
- Kubijowicz W. 1937. Pastýřský •ivot v Podkarpatské Rusi. Díl II. Tabulky, mapy, wyobrazení. Zeměpisné práce 10. Bratislava.
- Kucharzyk S., Augustyn M. 2006. Dynamika górnej granicy lasu w Bieszczadach Zachodnich – zmiany w ciągu półtora wieku. Studia Naturae (w druku).
- Malinowski A. K. 1984. Dygressyja biogeocenotyczeskoho pokrowa na kontakte lesnoho i subalpyjskoho pojasow w Czernohore. Naukowa Dumka, Kijów.
- McCune B., Mefford M. J. 1997. Multivariate Analysis of Ecological Data. Version 3.19. MjM Software, Gleneden Beach, Oregon, USA.
- Michalik S., Szary A. 1997. Zbiorowiska leśne Bieszczadzkiego Parku Narodowego. Monografie Bieszczadzkie 1: 1–175.

- Mróz W., Olszańska A. 2004. Traditional pastoralism and biodiversity in the Western and the Eastern Carpathians. In: R.G.H. Bunce et al. (eds.). Transhumance and biodiversity in European Mountains. IALE publication series nr 1, pp. 321.
- Nesteruk J. 2001. Szata roślinna wschodniokarpackich połonin i ochrona strefy wysokogórskiej. W: Pasterstwo na Huculszczyźnie. Gospodarka – kultura – obyczaj (red. J. Gudowski). Dialog, Warszawa, ss. 63–78.
- Říkl R. H. 1986. Rescaling of ecological gradients. I. Calculation of ecological distance between vegetation stands by means of their floristic composition. Nord. J. Bot. 6: 651–660.
- Prędko R. 1996. Ocena stopnia zniszczeń środowiska przyrodniczego wzdłuż szlaków turystycznych Bieszczadzkiego Parku Narodowego. Roczniki Bieszczadzkie 4: 292–294.
- Statsoft Inc. 1997. Statistica PL. Instrukcja. Tom I: Ogólne konwencje i statystyki. Kraków.
- ter Braak C. J. F., Šmilauer P. 2002. CANOCO Reference manual and CanoDraw for Windows User's guide: Software for Canonical Community Ordination (version 4.5). Microcomputer Power, Ithaca. 500 pp.
- Van der Maarel E. 1998. Multivariate analysis in plant ecology. W: Metody numeryczne w badaniach struktury i funkcjonowania szaty roślinnej (materiały pokonferencyjne) (Red. E. Kaźmierczak). V Szkoła i XLVI Seminarium Geobotaniczne Polskiego Towarzystwa Botanicznego. UMK, Toruń.
- Whittaker R. H. 1972. Evolution and measurements of species diversity. Taxon 21: 213–251.
- Winnicki T. 1999. Zbiorowiska roślinne połonin Bieszczadzkiego Parku Narodowego. Monografie Bieszczadzkie 4: 1–215.
- Zarzycki K. 1963. Lasy Bieszczadów Zachodnich. Acta Agr. Silv., Ser. silv. 3, 132 ss.
- Zemanek B., Winnicki T. 1999. Rośliny naczyniowe Bieszczadzkiego Parku Narodowego. Monografie Bieszczadzkie 3: 1–249.

Summary

The paper is aimed to analyze β -diversity of vegetation along the upper timberline in sites with various management history (Fig. 1). Three of these sites were localized in the Western Bieszczady Mts. (Mała Rawka – 1 296 m a.s.l., Połonica Caryńska – 1 296 m, Bukowe Berdo – 1 288 m), not managed for more than 60 years. The other 3 are situated in the Ukrainian Carpathians: Pikuj – 1 406 m, Ostra Hora – 1 405 m, Połonina Równa – 1 479 m). The mountain meadows above the treeline in the Ukrainian Carpathians were mostly abandoned in the last 20 years, and some of them are still extensively grazed and mowed. Nowadays in Poland we can observe the spontaneous succession of grassland and brush communities. Due to the lack of management also the mean altitude of the upper treeline is increasing, but it is a much slower process.

Thirty study plots were designed in each of the sites (total number of plots – 180). The vascular plant species composition (Braun-Blanquet scale) was noted and analyzed. The plots (5 × 10 m) were situated just near the upper timberline (each 50 sq. m) in 18 transects (10 plots per transect; three transects in each of the mentioned sites).

The vegetation was analyzed with CANOCO programme – detrended correspondence analysis and with use of PC-ORD – indicator species analysis.

The DCA showed that the subalpine vegetation of the Ukrainian sites is much more diverse (Tab. 1, Fig. 2). Moreover there are significant differences between the sites (Tab. 2, Fig. 3). The highest diversity along the first DCA axis was observed in Pikuj and in Mała Rawka, and the lowest – in Ostra Hora and Połonina Caryńska. There are also significant qualitative differences in flora of the investigated sites. There is a clear gradient from partly managed Ukrainian sites to the almost natural vegetation of Mała Rawka in Poland (Fig. 3).

The indicator species analysis enabled to present the species that are indicative for Polish and Ukrainian timberline vegetation (Tab. 4) and for each of the sites (Tab. 5). The Polish sites are distinguished with e.g. *Sorbus aucuparia*, *Calamagrostis arundinacea*, *Calamagrostis villosa*, *Athyrium distentifolium*, *Poa chaixii*, *Senecio nemorensis* s.l., *Solidago virgaurea*, *Luzula sylvatica*, *Lysimachia nemorum*, *Rubus hirtus*, *Stellaria nemorum*. On the other hand in the Eastern Bieszczady Mts. the following species are more common: *Agrostis capillaris*, *Anthoxanthum odoratum*, *Dianthus compactus*, *Festuca rubra*, *Hypochoeris uniflora*, *Nardus stricta* and others.

The vegetation in the early stages of succession (e.g. on Pikuj Mt. in Ukraine) has the highest diversity, but it is mostly composed of the common species connected with the traditional management of meadows (hay-making). The further succession leads to the displacement of such species and development more stable grassland (e.g. with *Calamagrostis arundinacea*) and brush communities. In some cases the process of the regeneration was significantly retarded by the former intensive grazing and removal of subalpine brushes.