

STRUKTURA ZGRUPOWAŃ BIEGACZOWATYCH  
(*COLEOPTERA*; *CARABIDAE*) NA TERENACH  
ZALEWOWYCH RZEK GÓRSKICH.

**Renata Kędzior**

Praca została wykonana na Wydziale Biologii i  
Nauk o Ziemi w Zakładzie Entomologii  
Uniwersytetu Jagiellońskiego  
pod kierunkiem prof. dr. hab. Bogusława Petryszaka

Kraków, 2010

## **Abstrakt:**

*Celem niniejszej pracy było ukazanie jak kształtuje się struktura zgrupowań chrząszczy z rodziny biegaczowatych (Coleoptera, Carabidae) zamieszkujących brzegi rzek o różnym stopniu przekształcenia. Badania prowadzono na brzegu potoku górskiego Porębianka oraz trzech rzek Kotliny Nowotarskiej: Czarnego Dunajca, Białego Dunajca i Białki. W trakcie dwóch sezonów wegetacyjnych 2007 i 2008 roku zebrano i oznaczono w sumie 10421 chrząszczy należących do 106 gatunków. Do określenia wpływu typu regulacji rzecznej na strukturę zgrupowań chrząszczy z rodziny Carabidae użyto metod wieloczynnikowych: beztrendowej analizy korespondencji (DCA) oraz kanonicznej analizy korespondencji (CCA) oraz analizy redundancji (RDA). Natomiast w celu wykazania czy gatunki rozmieszczone są przypadkowo czy też istnieje gradient kształtujący ich rozkład zastosowano analizę współwystępowania i zagnieżdżenia (Co-occurrence i Nestendness). Na podstawie analizy DCA wyróżniono grupy zgrupowań biegaczowatych korelujących z typem regulacji rzecznej i biomasa gatunków biegaczowatych. Natomiast analiza CCA wykazała grupy zgrupowań biegaczowatych korelujące z obecnością poszczególnych teras zalewowych i typem budowli geotechnicznych na brzegach. Analiza RDA wyróżniła parametry struktury zgrupowań biegaczowatych korelujące z typem regulacji i geomorfologią brzegu. Analiza współwystępowania wykazała iż rozkład biegaczowatych na badanych brzegach nie jest przypadkowy oraz że istnieją czynniki, które go determinują. Jedynie na brzegach silnie uregulowanych rozkład zgrupowań biegaczowatych jest przypadkowy. Analizy statystyczne wykazały że biomasa gatunków jest głównym parametrem struktury zgrupowań, który kształtuje rozkład biegaczowatych na brzegach rzek oraz koreluje z obecnością poszczególnych teras zalewowych. Zatem gatunki mniejsze, z dużą siłą dyspersji posiadają większy sukces reprodukcyjny w tych dynamicznych systemach. Również regulacje korytowe a w szczególności wzmocnienia betonowe mają wpływ na skład i strukturę chrząszczy z rodziny biegaczowatych i są zagrożeniem dla gatunków mieszczących się w najmniejszych klasach wielkości ciała. Przedyskutowano możliwe strategie ochrony dla bardzo rzadkich, najmniejszych nadbrzeżnych gatunków chrząszczy z rodziny Carabidae. Jedną z najlepszych wydaje się być utrzymywanie naturalnych odcinków biegu rzeki, które stanowią środowisko życia dla często bardzo rzadkich i zagrożonych gatunków chrząszczy z rodziny Carabidae.*

**Abstract:**

*The aim of this research was to indicate how the structure of riparian carabidae assemblages was shaped according to different kind of river bank regulations. Researches were conducted on bank of Porębianka mountain stream and on banks of three mountain rivers: the Czarny Dunajec, the Biały Dunajec and the Białka. During the whole two vegetation seasons 2007 and 2008, 10421 ground beetles belonging to 106 species were collected and identified. The multivariate analysis (Detrended Correspondence Analysis-DCA, Canonical Correspondence Analysis-CCA and Redundancy Analysis-RDA) were used to show the influence of different type of river regulation on the structure of ground beetles assemblages. However the Co-occurrence and Nestedness analysis were used to indicate if the species were distributed accidentally or if there were some gradients shaping species distribution on river banks. According to the DCA analysis the groups of carabid beetles assemblages correlated with type of river bank regulation and biomass of carabid species were isolated. While the CCA analysis ordered particular species into groups characteristic for different benches and different kind of geotechnical regulation of river banks. The RDA analysis separated this kind of parameters of carabid beetles assemblages which were correlated with different type of river regulation and geomorphology of the river bank. The Cooccurrence and Nestedness analysis showed that distribution of carabid beetles were not accidentally and there were some factors determining them. Only on river banks, which were strongly regulated, the distribution of carabid beetles assemblages was accidentally. Statistical analysis showed that biomass of carabid beetles species was the main parameter of the structure of carabid assemblages, which shaped the carabid beetles distribution on the river banks and also correlate with presence of benches. So, the smallest species with high dispersal power have higher reproductive power in such dynamic and disturbance environment. Moreover the river bank regulation especially the concrete regulation have the influence on composition and structure of carabid beetles assemblage and they are threaten for the smallest once. The strategy of very rare species protection and the smallest species of riparian carabid beetles were discussed. The most sufficient strategy for their protection is maintaining the natural section with down the river, which are necessary factors of occurrence and of very rare and threaten species of riparian carabid beetles.*

<b>Spis treści:</b>	<b>strony</b>
<b>1. Wstęp</b>	6
1.1 Różnorodność i dynamika krajobrazu rzecznego.	6
1.2 Różnorodność biologiczna w korytach rzecznych.	10
1.3 Zaburzenia środowisk nadrzecznych.	13
1.4. Biegaczowate ( <i>Coleoptera; Carabidae</i> ) środowisk brzegów rzek.	16
1.5. Hipotezy pracy doktorskiej.	21
<b>2. Materiał i metody</b>	23
<b>3. Teren badań</b>	32
3.1 Gorce	32
3.2 Kotlina Orawsko-Nowotarska	34
3.3 Charakterystyka badanych systemów rzecznych.	35
3.4 Porębianka	40
3.4.1 Ogólna charakterystyka zlewni potoku.	40
3.4.2 Opis powierzchni badawczych.	41
3.5 Czarny Dunajec	47
3.5.1. Ogólna charakterystyka zlewni Czarnego Dunajca.	47
3.5.2. Opis powierzchni badawczych.	48
3.6 Biały Dunajec	55
3.6.1. Ogólna charakterystyka zlewni Białego Dunajca.	55
3.6.2. Opis powierzchni badawczych.	56
3.7 Białka	63
3.7.1. Ogólna charakterystyka zlewni Białki.	63
3.7.2. Opis powierzchni badawczych.	64
<b>4. Wyniki</b>	69
4.1 Zróżnicowanie biegaczowatych w badanych systemach rzecznych.	69
4.2 Zróżnicowanie biegaczowatych na poszczególnych terasach zalewowych.	74
4.3 Czynniki środowiskowe wpływające na zróżnicowanie zgrupowań biegaczowatych.	83
4.4 Czynniki wpływające na zróżnicowanie zgrupowań biegaczowatych na terasie zalewowej pierwszej (A).	87
4.5 Czynniki środowiskowe wpływające na zróżnicowanie zgrupowań biegaczowatych na terasie zalewowej drugiej (B).	91
4.6 Czynniki środowiskowe wpływające na zróżnicowanie zgrupowań biegaczowatych na terasie zalewowej trzeciej (C).	96
4.7 Wpływ parametrów środowiskowych na różnorodność gatunkową zgrupowań biegaczowatych.	99
4.8 Zróżnicowanie parametrów historii życiowej biegaczowatych.	103
4.9 Determinacja struktury zgrupowań na podstawie analizy współwystępowania biegaczowatych.	119
4.10 Determinacja struktury zgrupowań na podstawie analizy współwystępowania gatunków biegaczowatych metodą analizy zagnieżdżeń (Nestedness).	126
4.11 Wpływ regulacji i przekształceń koryta rzeki na zgrupowania gatunków rzadkich i chronionych prawem.	132

<b>5. Dyskusja</b>	150
5.1 Wpływ przekształceń na skład gatunkowy i strukturę zgrupowań biegaczowatych zamieszkujących tereny nadrzeczne.	150
5.2 Parametry środowiskowe wpływające na zróżnicowanie składu gatunkowego i struktury nadbrzeżnych zgrupowań biegaczowatych.	155
5.3 Czynniki środowiskowe wpływające na zróżnicowanie zgrupowań biegaczowatych na poszczególnych rzecznych terasach zalewowych.	157
5.4 Zróżnicowanie czynników środowiskowych, a parametry struktury zgrupowań biegaczowatych.	159
5.5 Wpływ czynników środowiskowych na parametry historii życiowej biegaczowatych w badanych systemach rzek górskich.	161
5.6 Wpływ przekształceń na ochronę gatunków <i>Carabidae</i> .	168
<b>6. Literatura</b>	176
<b>7. Aneks 1</b>	201
<b>8. Aneks 2</b>	204

## **1. WSTĘP**

### **1.1 Różnorodność i dynamika krajobrazu rzecznego.**

Krajobraz nadrzeczny jest jedną z najbardziej zróżnicowanych form krajobrazów. Na jego strukturę i dynamikę wpływa wiele różnorodnych czynników. Dodatkowo niektóre z nich mogą ulegać zmianie na różnych poziomach organizacji w aspekcie czasowym i przestrzennym, na przykład zmiana struktury krajobrazu wraz ze zmianą biegu rzeki.

Tradycyjnie ekologia krajobrazu głównie skupia uwagę na ekosystemach lądowych, natomiast rzeki i potoki są rozważane w kategoriach elementów mozaiki krajobrazu, lub jako jednostki, które są połączone z krajobrazem lądowym w okresach, kiedy woda występuje z brzegów zalewając sąsiadujące środowiska lądowe (Wiens, 2002). Właśnie nagłe i duże przepływy rzeczne w znacznej mierze kształtują te środowiska. Ponadto zmieniający się poziom wody w rzekach, nierzadko kończący się zalaniem terenów nadrzecznych, wpływa silnie na strukturę i rolę tych ekosystemów, czyniąc je bardzo niestabilnymi (Stanford i in., 1996; Poff i in., 1997). Przepływ potokowy lub rzeczny kontroluje również kluczowe czynniki środowiskowe, głębokość i prędkość przepływu, oraz pojemność naturalnego siedliska. Często silna interakcja pomiędzy przepływem potokowym, zalewaniem doliny zalewowej i zmianami poziomu lustra wody wpływa na wymianę organizmów, cząsteczek materii organicznej i energii w czterech płaszczyznach systemów rzecznych: górny bieg-dolny bieg rzeki, koryto rzeki-woda gruntowa, koryto rzeki-dolina zalewowa, oraz w wymiarze czasowym (Amoros i Roux, 1988; Ward, 1989; Stanford i Ward, 1992; Ward i Stanford, 1995a). Przepływ jest także często silnie powiązany z innymi czynnikami środowiskowym, jak temperatura, morfologia koryta oraz różnorodność cząstek substratu rzeczno (Sparks, 1992; Allan,

1995; Ward i Stanford, 1995b; Richter i in., 1997). Pojęcie stanu i przepływu brzegowego jest dość często spotykane w literaturze. Według Lambora (1971) przepływ brzegowy ma bardzo silny wpływ na formowanie koryta rzecznego, a do jego wyznaczenia potrzebna jest krzywa konsumpcyjna i krzywa częstotliwości przepływów. Wołoszyn i Czamara (1994) definiowali przepływ brzegowy jako stan wody wypełniający główne koryto do krawędzi brzegów. Powyżej tego stanu woda występuje z koryta i zalewa teren doliny rzecznej. Podobną definicję przepływu podali w swoich pracach Woodyer (1968), Prins i Vries (1971) oraz Williams (1978). Inni badacze przy określaniu poziomu linii brzegowej i oparciu na względnej częstotliwości wylewu, wyróżniają co najmniej dwa różne typy obszarów zalewowych: „aktywny” i „nieaktywny” (Leopold i in, 1964; Marlette i Walker, 1968). Typ „aktywny” stanowi powierzchnię zalewową, która jest tworzona i niszczone przez rzekę i kształtuje się w stosunkowo krótkim czasie (około 10 lat). Natomiast typ „nieaktywny” terenu zalewowego jest zalewany tak rzadko, że przez dłuższy czas procesy aluwialne mają znikomy wpływ na jego kształt.

Zdaniem Nixona (1959) i Williamsa (1978) przepływ brzegowy nie ma wspólnej częstotliwości powtarzania się i powinien być wyznaczany do poziomu obejmującego „aktywny” obszar zalewowy. Teren „aktywny” może stanowić powierzchnia dna doliny lub względnie wysoka powierzchnia, która leży o kilka metrów od właściwej powierzchni doliny. Takich powierzchni może być kilka i rozmieszczone są one na różnych wysokościach, w zależności od położenia kolejnego punktu wyznaczenia brzegu, a nazywają się one terasami.

Istnieją dwie grupy metod określających przepływ brzegowy. Pierwszą grupę stanowią metody opisujące zmiany przepływu brzegowego w zależności od poziomu wody. Wśród nich jest metoda Schumma (1969) i Braya (1975), którzy obliczali przepływ brzegowy na podstawie wzoru Gaucklera-Manninga. Wzór ten uwzględnia powierzchnię

przekroju poprzecznego koryta, szerokość powierzchni wody i spadek powierzchni wody w przekroju. Nieco inaczej przedstawia to Wołoszyn, według którego równanie Gaucklera-Manninga powinno być zastosowane do najwyższej terasy w potoku, bo jest ona łatwo wyróżnialna w trakcie badań terenowych.

Drugą grupę stanowią metody obliczania przepływu brzegowego w zależności od geometrii i przekroju poprzecznego koryta. Wśród nich jest metoda Riley'a (1972), według której wartość liczbowa przepływu brzegowego, która wyznaczona jest na podstawie metody Wolmana, jest poprawna dla koryt o kształtach prostokątnych, ale niedostatecznie dokładna dla koryt z łagodnie pochyłymi brzegami. Zaproponował on zatem wprowadzenie indeksu terasowego, którego pierwsza wartość maksymalna odpowiada poziomowi wody.

Zatem przepływ brzegowy jest czynnikiem silnie oddziałującym szczególnie na koryto, które jest jednym z głównych elementów krajobrazu rzeczno-ekologicznego. Obecnie koryta są rozumiane jako zintegrowane ekologicznie systemy, a nie jako kanały biegnące pomiędzy podobnymi elementami krajobrazu lądowego. W swoim naturalnym stanie są charakteryzowane jako różnorodny układ elementów krajobrazu, włączając powierzchnię lustra wody, fluwialną warstwę wodonośną, systemy nadrzeczne (aluwialne lasy, łąki, bagna) oraz geomorfologiczne struktury, jak naturalne łachy, groble, wyspy, terasy czy dryfujące elementy materii na przykład kawałki drzew (Ward i in., 2002). Koryta rzeki z dwóch stron ograniczone są przez zbocza, z różnym nachyleniem opadające ku powierzchni wody, oraz często porośnięte przez roślinność nadbrzeżną. Natomiast powyżej rozciąga się szeroko dolina zalewowa, z głęboką warstwą osadów aluwialnych, na powierzchni której fluktuacje poziomu wody formują terasy zalewowe. Nanson i Croke (1992) wyróżnili trzy typy dolin zalewowych. Pierwsza grupa to doliny zalewowe cechujące się silną energią nurtu oraz brakiem spistości niesionego materiału, które



erodują podczas gwałtownych wezbrań rzeki. Charakteryzują one głównie górny bieg rzeki, gdzie doliny są bardzo wąskie a transport jest ograniczony przez twarde podłoże. Ten typ doliny zalewowej jest tworzony głównie przez pionowe gromadzenie różnych form, jak otoczaki, piasek, żwir. Do drugiej grupy zaliczane są doliny zalewowe charakteryzujące się średnią energią nurtu oraz brakiem spoiwości niesionego materiału. Tworzone są w trakcie regularnych wezbrań rzeki na obszarach, gdzie dolina szeroko się rozciąga. W okresie kiedy woda występuje z brzegów (np. powódź), niesiony materiał zostaje rozprowadzony na rozległej powierzchni doliny zalewowej. Powstają głównie poprzez boczny przyrost łach korytowych lub przez przyrost w krętych korytach, a charakterystyczne formy to głównie opuszczone zakola, łachy korytowe, wyspy czy meandry. Trzecim typem są natomiast doliny nisko-gradientowe o małej energii i spoiwości. Tworzone są one przez regularne zalewanie w szerokich dolinach, ale posiadają koryta stabilizowane bocznie przez brzegi odporne na erozję, z delikatnym spoiwym aluwium. Powstają głównie przez pionowe przyrastanie delikatnego złoża osadu. Wymienione wyżej trzy typy dolin zalewowych występują kolejno począwszy od źródła do ujścia rzeki, chociaż jest wiele czynników komplikujących ten układ jak na przykład działalność lodowcowa.

Rzeczna działalność (erozja, transport, osadzanie) jest głównym czynnikiem ewolucji sąsiedniego krajobrazu, ale również naturalny cykl zaburzeń odpowiada za utrzymywanie wysokiego poziomu różnorodności koryt rzecznych (Ward i in., 2002). Chociaż dynamika krajobrazu wewnątrz koryta jest bardziej intensywna podczas wezbrań, kiedy poziom wody w rzece przekracza granicę brzegów, to niemniej puls mniejszych przepływów, poniżej poziomu linii brzegowej również ma duże znaczenie (Tockner i in., 2000).

## **1.2 Różnorodność biologiczna w korytach rzecznych.**

Geomorfologiczne i hydrologiczne parametry brzegów rzek, a wśród nich niezwykle ważne wartości przepływu brzegowego kształtują bardzo specyficzne środowiska życia różnych organizmów. Rytm przepływowy jest wiodącą siłą w kształtowaniu ekosystemów nadrzecznych (Poff i in., 1997). Przepływ brzegowy kontroluje kluczowe parametry siedliskowe, natomiast silna zależność pomiędzy przepływem, zalewaniem doliny zalewowej, przemieszczaniem się aluwii oraz fluktuacjami poziomu lustra wody pośredniczą w wymianie organizmów (nie tylko w środowisku wodnym ale także zamieszkujących brzegi rzek, żyjących na granicy środowisk lądowych i wodnych.), cząsteczek materii i energii w płaszczyznach źródło-bieg dolny rzeki, koryto-dolina zalewowa, koryto-wody gruntowe. Zatem zgodnie z definicją ekosystemu podkreślającego interakcje między czynnikami abiotycznymi i biotycznymi, ekosystemy rzeczne są składnią trzech parametrów: fizycznego, chemicznego i biologicznego (Thoms, 2006). Nie da się wykluczyć wpływu działalności rzecznej związanej między innymi z częstymi fluktuacjami i działaniem erozyjnym na bioróżnorodność środowisk nadbrzeżnych, które są przecież zasiedlane przez wiele gatunków roślin i zwierząt. Nowsza koncepcja bioróżnorodności zwraca uwagę na wszystkie poziomy organizacji, które łączą abiotyczne i biotyczne procesy (Noss, 1990). Co zatem utrzymuje tak wysoką bioróżnorodność krajobrazów nadrzecznych? Nie budzi wątpliwości, iż to głównie naturalne rytmy przepływowe (Poff i in., 1997) i związane z nimi zmiany poziomu wody w rzekach, które powodują zalewanie doliny zalewowej i tym samym kształtują tak specyficzną różnorodność środowiskową. Poza tym ciągła wymiana materiału niesionego przez nurt rzeczny i jego osadzania na brzegach, oraz kształt i struktura przekroju koryta rzecznej mają bezpośredni związek i wpływ na rozkład i

utrzymanie nadrzecznej bioróżnorodności (Junk, 2000; Tockner i in., 2000). Fauna i flora środowisk nadrzecznych obejmuje szeroką rangę gatunkową od specjalistów wodnych po gatunki typowo lądowe (Ward i in., 1998). Ponadto fauna krajobrazu nadrzecznego jest różna w zależności od strefy klimatycznej Ziemi. Liczba gatunków ryb i bezkręgowców tych środowisk znajduje się w przedziale 100 do 10000 gatunków (Junk, 2000). Wissinger (1999) uszeregował ogromną liczbę gatunków lądowych i wodnych bezkręgowców (owady, skorupiaki, pierścienice i mięczaki) notowanych na wilgotnych terenach nadrzecznych Ameryki Północnej. Lądowa fauna zamieszkująca środowiska nadrzeczne jest klasyfikowana w dwie grupy: gatunki zbierane na drzewach (Adis, 1997; Adis i Junk, 2002) i gatunki związane z lądem. Obie grupy obejmują gatunki migrujące i nie migrujące, ale które bezpośrednio odpowiadają na zalewania poprzez różnorodne behawioralne i fizjologiczne adaptacje. Bezkręgowce ściśle związane z powierzchnią gleby jak na przykład mrówki są mniej wyspecjalizowane do zasiedlania zalewanych siedlisk. Jednakże niektóre gatunki tych owadów zakładają gniazda na drzewach, które stanowią swoiste refugia, w okresach trwania powodzi (Adis, 1992). Co więcej często ich gniazda stanowią schroniska dla innych bezkręgowców. Natomiast gatunki nie migrujące i lądowe zaliczone do drugiej grupy wykształciły jaja lub larwy, które przeczekują niekorzystny okres w spoczynku pod powierzchnią wody w czasie zalewania. Richards i in. (1997) wykazali, że cechy gatunkowe makrobezkręgowców, jak na przykład historia życiowa lub behavior odzwierciedlają lokalne środowisko, zatem w wielu przypadkach liczba gatunków jest podobna, ale może znacznie różnić się składem gatunkowym.

To, jak ważny dla utrzymania bioróżnorodności jest krajobraz nadrzeczny świadczy bardzo duża różnorodność gatunkowa roślin i zwierząt zasiedlających to środowisko. Na przykład Manderbach i Reich (1995) udokumentowali, że ponad 50% chrząszczy zbieranych w dolinie zalewowej rzeki Isar w Niemczech było wykazanych jako zagrożone,

podczas gdy mniej niż 5% z nich zbierano w przyległych terenach wyżynnych. Podobne badania prowadzili także Obrdlik i in. (1995). Wykazali oni, że 28-52% z regionalnej puli gatunkowej *Gastropoda* było związane z środowiskami nadrzecznymi, gdzie były szczególnie wyspecjalizowane siedliska w porównaniu z terenami bardziej oddalonymi od brzegu. Reich (1991) wskazał, iż rozkład i liczebność przedstawicieli rzędu *Orthoptera* w alpejskich dolinach zalewowych były związane ze skąpo porośniętymi żwirowymi brzegami rzek. Podobne badania i wyniki uzyskali Niemeier i in. (1997) w odniesieniu do chrząszczy. Zatem środowiska znajdujące się w bliskim, bądź bezpośrednim kontakcie z brzegiem rzeki mogą być zasiedlane przez bardzo różnorodne lądowe jak i wodne zwierzęta, zależnie od cykliów wezbrań wody w rzece. Na przykład sezonowo podtapiane doliny zalewowe dostarczają obfitej ilości i dobrej jakości pożywienia dla zwierząt lądowych, a dla wodnych miejsc do rozrodu.

Tak duża zmienność brzegów rzek i całej doliny zalewowej z jednej strony dostarcza wielu siedlisk bogatych w pożywienie, ale z drugiej strony wymusza na żyjących tam zwierzętach wykształcenie wielu przystosowań. Niektóre gatunki przemieszczają się oddalając się od lustra wody w czasie powodzi lub wspinają się na drzewa bądź krzewy, gdzie również są zabezpieczone przed zalaniem. Zdolność aktywnego lotu również wydaje się być użytecznym sposobem ewakuacji w okresach zalewania. Innym przystosowaniem w przypadku niektórych chrząszczy jest pozostawanie w stanie uspiionym pod powierzchnią wody. Ponadto cykl życia i okresy reprodukcji muszą być dostosowane do sezonowych zmian związanych z różnymi przepływami. Organizmy zamieszkujące brzegi rzek są świetnie zaadoptowane do eksploatawania przestrzenno-czasowej różnorodności powstającej w wyniku naturalnego rytmu zaburzeń (Junk i in., 1989). Naturalne zaburzenia są odpowiedzialne zarówno za tworzenie przestrzennej różnorodności jak i warunków, w których może występować zachodzenie niszy.

### **1.3 Zaburzenia środowisk nadrzecznych.**

Krajobraz nadrzeczny w swym naturalnym stanie jest postrzegany jako krajobraz utrzymujący wysokie bogactwo i różnorodność gatunkową ze względu na to, iż zawiera mozaikę siedliskową i wysoki gradient środowiskowy (Pinay i in., 1990; Hughes, 1997). Wiele badań pokazuje jednak, że różnorodność koryt oraz brzegów rzek jest sukcesywnie zmniejszana w wyniku działalności człowieka (regulacje przepływów, koryt i działalność na brzegach rzek) (Bravard i in., 1986; Large i in., 1994; Steiger i James, 1998). Różnorodność krajobrazów nadrzecznych i doliny zalewowej w dużej mierze zależy od naturalnie występujących zaburzeń na wskutek podnoszenia się poziomu wody (powodzi), erozji czy osadzania. Salo i in. (1986) zauważyli, iż fluwialna dynamika koryt rzecznych jest fundamentalnym czynnikiem w tworzeniu i utrzymywaniu wysokiej bioróżnorodności. Niewątpliwie naturalne powodzie są główną siłą kształtującą zarówno fizykochemiczne jak i biologiczne właściwości rzek. Z drugiej strony powódź powoduje zniszczenie siedlisk i zasobów, które są wykorzystywane przez organizmy żywe (Pickett i White, 1985; Lake, 2000). Powódź jest zaburzeniem „pulsowym” z wyraźnym rozpoczęciem, punktem szczytowym oraz powrotem do wcześniejszego stanu pierwotnego. Fizyczna natura powodzi jest różna, mogą być powodzie krótkie, o bardzo dużej energii w przypadku rzek górskich lub trwające długo ale spokojniej, jak w przypadku dolnego biegu. Zjawisko powodzi wymusza na organizmach odpowiedź w formie uodpornienia się na zaburzenie lub szybkiej zdolności do ponownego zasiedlenia terenów popowodziowych. Oczywiście odpowiedź na zaburzenie waha się w zależności od skali zalewania i typu cieków wodnych (Poff, 1992). Jak pokazano powyżej powódź jest naturalnym zaburzeniem ściśle związanym z korytem rzeczonym i środowiskiem nadrzeczonym. Należy jednak również zwrócić uwagę na fakt, iż zjawisko to jest różne w zależności od biegu rzeki. Górne

odcinki (źródła i potoki górskie) charakteryzują się gwałtownymi zmianami poziomu linii brzegowej, wysokimi wartościami przepływu brzegowego, wysoką energią niesionego materiału rzeczno-ego oraz gwałtowną reakcją organizmów w odpowiedzi na zalewanie, jak również zdolnością szybkiego, ponownego zasiedlenia tych środowisk. Środkowy bieg charakteryzuje się stopniowymi zmianami poziomu wody, mniejszymi wartościami przepływu brzegowego, mniejszą energią niesionego materiału, który może być transportowany z koryta w głąb doliny zalewowej oraz wolniejszą reakcją organizmów na powodzie i dłuższym czasem ich powrotu na te siedliska. Trzeci odcinek biegu rzeki często nazywany również doliną zalewową charakteryzuje się powolnymi stopniowymi zmianami poziomu linii brzegowej, niskimi wartościami przepływu brzegowego, niską energią niesionego materiału rzeczno-ego oraz silną odpowiedzią organizmów na zalewanie, które często pojawiają się i przemieszczają po rozległej dolinie (Lake i in., 2006). Jednak pomimo różnic pomiędzy poszczególnymi odcinkami rzek, niewątpliwym faktem jest, iż zarówno dla górskich potoków jak i szeroko rozlanych, meandrujących rzek to właśnie powodzie są główną siłą kształtującą tamtejsze zespoły i ekosystemy. To naturalne zaburzenia, nie tylko powodzie, ale także susze wywierają bardzo silny wpływ na organizmy żywe, które muszą wykształcać adaptacje na różnych poziomach: morfologicznym, funkcjonalnym, behawioralnym, pozwalające przeżyć, a co więcej stale funkcjonować w niestabilnych środowiskach (Lytle i Poff, 2004).

Życie ludzkie jest ściśle powiązane z wodą, a osadnictwo już od początków skupiało się w dolinach rzecznych. Jest zatem rzeczą oczywistą, iż już od bardzo dawna człowiek starał się tak regulować rzeki, aby zminimalizować ryzyko powodzi na zamieszkałych terenach i tym samym uzyskać jak najwięcej korzyści z bardzo urodzajnych terenów nadrzecznych. Organizmy zamieszkujące te środowiska są narażone na różne rodzaje zaburzeń spowodowanych działalnością człowieka. Są to: regulacje przepływów

brzegowych rzek, zanieczyszczenia oraz zagospodarowanie terenów nadrzecznych. Regulacja przepływów brzegowych prowadzi do zmiany warunków środowiskowych i do izolacji organizmów od rzeki, zanieczyszczenia uwalniają różne substancje, często trujące, na przykład kwaśne deszcze. Natomiast gospodarowanie terenami zalewowymi prowadzi często do zmiany składu gatunkowego i wypierania gatunków rodzimych przez gatunki inwazyjne. Typy regulacji rzecznych mogą być bardzo różne, na przykład tamy, wały ochronne, nawadnianie terenów zalewowych, przebudowa koryt rzecznych lub usuwanie roślinności z doliny zalewowej. Jedną z najczęstszych form regulacji intensywności zalewania jest budowa tam. Na świecie zbudowanych jest już 45-48 tys. dużych (15 m lub więcej od podstawy do szczytu tamy) oraz 800 tys. małych tam (Naiman i in., 2006). Powodów, dla których człowiek je buduje jest wiele, na przykład uzyskiwanie energii, kontrola i eliminacja powodzi, gromadzenie zapasów świeżej wody. Brak naturalnych powodzi może prowadzić do zmniejszenia lub braku osadzania materiału niesionego przez rzekę, braku transportu nutrientu, detrytusu oraz organizmów w kierunku ujścia. Często dochodzi do zachwiania lub nawet zatrzymania łączności biegu rzeki na odcinkach źródłowo-dolny bieg. Zmniejszenie naturalnego zalewania dolin w dolnych biegach jest wynikiem nie tylko obecności tam, w odcinkach górskich, ale jest także spowodowane przez budowanie wałów przeciwpowodziowych, zakładanie pól uprawnych na terenach żyznych, czy zmiana kierunku biegu rzeki w celu nawadniania pól uprawnych. Wszystkie te działania mają na celu zabezpieczyć przed ogromną, niszczącą siłą powodzi lub też uzyskać jak najwięcej korzyści dla rolnictwa. Ponadto w przypadku rzek górskich często można spotkać zapory, które są budowane w celu uzyskania siły hydroelektrycznej. Ekologicznym wpływem zarówno naturalnych powodzi jak i tych powstałych w wyniku działalności człowieka jest utrata siedlisk refugiowych dla wielu organizmów. Zmniejszenie intensywności naturalnych powodzi może także prowadzić do drastycznych

zmian w prawidłowym funkcjonowaniu, na przykład lasów na brzegach rzek, przyczyniając się często do zupełnej zmiany charakterystycznego składu gatunkowego. Tymi zagadnieniami zajmowało się wielu badaczy (Nilsson i in., 1991a; Nilsson i Jansson, 1995; Toner i Keddy, 1997; Englund i in., 1997).

Zaburzenia występujące na terenach nadrzecznych przyczyniają się z jednej strony do wytworzenia środowisk bardzo specyficznych i niestałych, wymuszających na żyjących tam organizmach wiele adaptacji, z drugiej strony rytm naturalnych zaburzeń zapewnia wysoką bioróżnorodność tych środowisk. Hipoteza średnich zaburzeń Connell'a (1978) przewiduje niską różnorodność zespołów w środowiskach narażonych na wysoki poziom zaburzenia, gdzie tylko gatunki z wysoką tolerancją na zmiany mogą występować. Podobnie jest w przypadku bardzo niskiego poziomu zaburzeń, gdzie największe gatunki konkurencyjne monopolizują zasoby. Nawiązując do modelu Connell'a (1978) różnorodność gatunkowa jest najwyższa, kiedy występuje średni poziom zaburzeń powodujący, iż konkurencyjne wykluczanie jest ograniczone, pozwalając tym samym na koegzystencję taksonów o różnych cechach gatunkowych i różnych strategiach adaptacyjnych.

#### **1.4. Biegaczowate (*Coleoptera; Carabidae*) środowisk brzegów rzek.**

Brzegi rzek są niezwykle wrażliwe na siły hydrologiczne, które oddziałują na nie (Malanson, 1995). Również dolina zalewowa rozciągająca się powyżej linii brzegowej ulega stałym zmianom związanym z procesami erozji i sedymentacji, będącymi rezultatem wylewania rzek (Junk i in., 1989). Zatem środowiska nadrzeczne, ulegając silnym oddziaływaniom, zarówno ze strony kinetyki wody jak i ze strony zjawisk powodziowych, maksymalizują nadbrzeżną bioróżnorodność (Sadler i in., 2004). Ten zespół interakcji



koryto rzeczne-dolina zalewowa pozwala na tworzenie wysokiej różnorodności gatunkowej w gradientach źródło-bieg dolny oraz w gradientach przebiegających w poprzek doliny (Bell i in., 1999; Bonn i Kleinwächter, 1999). Chrząszcze z rodziny biegaczowatych (*Coleoptera; Carabidae*) z powodzeniem opanowały te niestabilne środowiska. Hamond (1998) oszacował, iż 3.5 % całkowitej fauny chrząszczy Wielkiej Brytanii to nadbrzeżni specjaliści. Późniejsze badania Sadler'a i Bell (2000), Eyre i in. (2001) podkreśliły ważność siedlisk otwartych brzegów rzek dla fauny wielu gatunków chrząszczy. Shafigullina (2002) badał rolę fluktuacji w formowaniu zespołu lądowych chrząszczy w okresowych biotopach w Islandii, które są formowane na płytkich terenach po ustąpieniu wody. Zauważył on, że zmiany poziomu wody w okresie po powodziowym są sprzyjające dla zespołów biegaczy strefy płytkiej wody. Mielizny te, porośnięte lądową roślinnością mogą być rozważane jako specjalny typ środowiska, ze specyficznymi warunkami sprzyjającymi ze względu na bogactwo pokarmu, odpowiednią wilgotność i temperaturę oraz słabą konkurencję. Ponadto brzegowe biocenozy są ekotonami składającymi się z trzech środowisk: wody, powietrza i gleby, zatem zajmowanie siedlisk znajdujących się na granicy środowiska lądowego i wodnego przynosi wiele korzyści tym niewielkim zwierzętom, między innymi duże bogactwo pokarmu zarówno dla biegaczy żyjących na bujnie porośniętych terasach zalewowych, jak i dla małych osobników zamieszkujących odkryte brzegi rzek. Z drugiej strony chcąc zasiedlać niestabilne brzegi, biegaczowate musiały wykształcić wiele adaptacji w odpowiedzi na częste zmiany poziomu wody. Wysoka tolerancja na zatopienie (Palmén, 1945; Andersen, 1968), pionowa migracja po pniach drzew (Adis i in., 1997), wysoka zdolność migracji i aktywnego lotu (Den Boer i in., 1980; Aukema, 1995) to kilka ze sposobów w jaki te małe bezkręgowce radzą sobie w warunkach stresu. Wydaje się, że zdolność aktywnego lotu jest w tym przypadku kluczowa. W porównawczych badaniach Matalin (1996) pokazał, że

zwłaszcza gatunki z środowisk nadrzecznych były aktywnymi lotnikami w porównaniu z gatunkami zasiedlającymi inne stabilniejsze środowiska. Bonn (2000) w swoich badaniach udowodniła, że to właśnie lot jest ważną cechą dla przeżywalności biegaczowatych na brzegach rzek. Zwiększenie aktywności lotu pozwalało nie tylko na szybką ucieczkę przed niesprzyjającymi warunkami w czasie powodzi, ale także pomagało szybko rekolonizować bogate w pokarm środowiska po ustąpieniu wód. Również, szybka rekolonizacja za pomocą aktywnego lotu może zapewnić stałość populacji w tych okresowych i niestabilnych środowiskach.

Duże bogactwo gatunkowe i różnorodność gatunkowa chrząszczy z rodziny biegaczowatych na brzegach rzek i terasach zalewowych, pomimo często zmieniających się tam warunków środowiskowych uczyniła tę grupę bezkręgowców organizmami modelowymi w wielu badaniach biocenoz nadrzecznych. W literaturze naukowej termin „indykator” jest często spotykany, jak i również rozmaicie definiowany. Ogólnie indykatorem można określić gatunek lub grupę gatunków, które odzwierciedlają abiotyczny i biotyczny stan środowiska, ukazując wpływ zmian środowiskowych na siedliska, zespoły, ekosystemy lub wskazując różnorodność innych gatunków (McGeoch, 1998). Lindenmayer i in. (2000) bardziej szczegółowo definiuje siedem typów gatunków wskaźnikowych określanym mianem indykatorów:

1. Gatunki, których obecność w środowisku wskazuje współwystępowanie pewnych gatunków.
2. Gatunki kluczowe, których pojawienie lub eliminacja z ekosystemu prowadzi do poważnych zmian.
3. Gatunki, których obecność wskazuje na oddziaływanie przez człowieka na warunki abiotyczne, jak na przykład zanieczyszczenie powietrza lub wody.

4. Gatunki dominujące, które stanowią znaczny procent biomasy lub liczby osobników w środowisku.
5. Gatunki, które szczegółowo określają warunki środowiskowe jak na przykład typ gleby.
6. Gatunki wrażliwe, które wcześniej reagują i ostrzegają o zmianach środowiskowych (nazywane także bioindykatorami).
7. Gatunki odzwierciedlające efekty rytmu zaburzeń lub skuteczność prób zmniejszania ich rozmiarów.

Wyznaczone typy gatunków wskaźnikowych mogą być sklasyfikowane w trzech klasach bioindykatorów: bioróżnorodności, środowiskowych oraz ekologicznych. Bezkręgowce, a w szczególności chrząszcze z rodziny biegaczowatych (*Coleoptera; Carabidae*) były szeroko stosowane jako biowskaźniki w wielu badaniach naukowych (Duchesne i McAlpine, 1993; Niemelä i in., 1993; Butterfield i in., 1995; Beaudry i in., 1997; Duchesne i in., 1999; Bromham i in., 1999; Werner i Raffa, 2000; Dziock i in., 2006; Follner i Henle, 2006; Pearce i Venier, 2006). Posiadają one wiele cech predysponujących je do pełnienia funkcji organizmów modelowych. Chrząszcze z rodziny *Carabidae* odznaczają się bardzo dużą różnorodnością gatunkową oraz liczebnością. Dodatkowo ich systematyka i ekologia zostały już dobrze poznane. Biegaczowate wykazują także wąskie preferencje środowiskowe i duże zróżnicowanie w wielkości ciała. Występują w prawie każdym typie ekosystemów naziemnych, a metody ich polowu są proste i niedroge. Te owady są bardzo wrażliwe na zmiany środowiska (Eyre i Luff, 1990; Niemelä, 1990; Niemelä i in., 2000; Loreau, 1994; Lövei i Sunderland, 1996) i reagują szybciej niż rośliny (Gardner, 1991; McCracken, 1994), stąd ich rolę jaką odgrywają w różnego typu badaniach. W przypadku środowisk nadrzecznych również z powodzeniem są wykorzystywane jako organizmy wskaźnikowe. Te małe bezkręgowce

cechuje duża liczebność i różnorodność w niestabilnych środowiskach nadrzecznych. Ze względu na zdolności rozpraszania i aktywnego lotu szybko reagują na wszelkie fluktuacje poziomu wody, a ponadto mogą także łatwo rekolonizować pionierskie środowiska po ustąpieniu wód powodziowych (Meijer, 1977; Duffey, 1978; Bonn, 2000).

Rzeki oraz tereny nadrzeczne ulegają współcześnie silnym modyfikacjom, które mają na celu zabezpieczyć człowieka przed powodzią (między innymi tamy, groble, wały powodziowe) lub zapewnić żyzne tereny dla celów gospodarczych (na przykład osuszanie lub nawadnianie, usuwanie materiałów naniesionych przez rzekę, budowa dróg, kanalizacji). Jednakże te zmiany nie pozostają bez wpływu na organizmy zamieszkujące omawiane tereny. Andersen i Hanssen (2005) w swoich badaniach wykazali, iż ze względu na działalność człowieka nadrzeczne biegaczowate stają się bardzo rzadkimi, wręcz zagrożonymi gatunkami wśród fauny Skandynawii. W konsekwencji takich działań fauna brzegowa obejmuje liczne owady, znajdujące się na czerwonej liście gatunków zagrożonych w wielu krajach Europy (Binot i in., 1998; Hyman i Parsons, 1992, 1994; Gärdenfors, 2000; Rassi i in., 2001). Regulacje koryt rzecznych i przekształcenia środowisk teras zalewowych powodują powstanie zupełnie nowych środowisk życia i w rezultacie doprowadzają do zmiany składu gatunkowego. Wycinanie lasów w obrębie doliny zalewowej prowadzi do wyparcia żyjących tam gatunków leśnych, przez gatunki środowisk otwartych (Plachter, 1986; Andersen, 2000). Istnieje oczywiście możliwość, że takie miejsca mogłyby funkcjonować jako refugia (podobnie jak lasy w środowisku niezmiennym) i być ważne dla rozprzestrzeniania się i utrzymania populacji (Andersen, 1983). Wrażliwość biegaczowatych na zmieniające się warunki hydrologiczne związane z przepływami brzegowymi badali także Andersen (1985), Luff i in. (1989), Rushton i in. (1991), Sanderson i in. (1995). Bonn i in. (2002) pokazała, że redukcja naturalnego rytmu powodziowego przez różnego typu regulacje ma wpływ na skład gatunkowy

nadrzecznych biegaczowatych. Udokumentowała, iż proporcja gatunków stenotopowych, hygrofilnych jest wówczas redukowana, a wzrasta liczba gatunków eurytopowych z otaczających terenów uprawianych, w porównaniu do rzek naturalnych, nie regulowanych. Najwięcej rzadkich gatunków stenotopowych (zwłaszcza z rodzaju *Bembidion* jak pokazali także Andersen, 1983 i Gerken i in., 1991) zanotowała w niezmiennych środowiskach piaszczysto-żwirowych i erodujących brzegach koryt rzecznych. Stelter i in. (1997) zasugerowali na podstawie badań nad stenotopowymi nadrzeczными owadami z rzędu *Orthoptera* (*Bryodema tuberculata*), iż zlikwidowanie naturalnej dynamiki rzeki może prowadzić do wymarcia populacji. Jak wspomniano powyżej chrząszcze z rodziny biegaczowatych były z sukcesem wykorzystywane jako bioindykatory. Nikt jednak do tej pory nie pokusił się o stworzenie biotycznych indeksów określających dany typ terasy zalewowej w oparciu o te owady. Na podstawie literatury można przyjąć, że określone grupy biegaczy są ściśle powiązane z określonymi frekwencjami zalewów, co daje szansę na stworzenie uniwersalnych wskaźników umożliwiających określenie zmian poziomu lustra wody.

### **1.5. Hipotezy pracy doktorskiej.**

W niniejszej pracy testowane zostały następujące hipotezy:

1. Zjawiska towarzyszące intensywnemu przepływowi brzegowemu są podstawowym czynnikiem kształtującym strukturę zgrupowań nadbrzeżnych chrząszczy z rodziny biegaczowatych (*Coleoptera; Carabidae*).
2. Zaburzenia przepływu brzegowego związane z regulacją koryt rzecznych przyczyniają się do zubożenia fauny charakterystycznej dla terenów nadbrzeżnych.

3. Przekształcenia linii brzegowej spowodowane działalnością człowieka, jak na przykład karczowanie lasów, które stanowią naturalne siedliska życia, powoduje wypieranie gatunków przystosowanych do tego typu siedlisk i ich wymianę na gatunki ubikwistyczne, występujące w wielu miejscach o charakterze zaburzonym.
4. Frekwencja zalewów terenów nadbrzeżnych wpływa na zmniejszenie wielkości ciała i biomasy zgrupowania, a także na inne elementy historii życiowej biegaczowatych takie jak siła dyspersji, sezon rozrodczy czy specjalizacja pokarmowa.
5. Regulacje betonowe w najbardziej drastyczny sposób wpływają na eliminację wielu populacji gatunków związanych z brzegami rzek.
6. Przekształcenia, które naśladują naturalne procesy sedymentacyjne w korytach rzek znacznie poprawiają kondycję populacji gatunków charakterystycznych dla koryt rzecznych.
7. W systemach rzek nieregulowanych powtarzające się zaburzenia są czynnikiem decydującym o strukturze zespołów bezkręgowców lądowych zamieszkujących środowiska nadrzeczne.
8. Silna korelacja pomiędzy procesami fizycznymi związanymi z fluktuacją poziomu wód, a parametrami historii życiowej bezkręgowców stwarza możliwość wykorzystania biegaczowatych jako indykatorów przepływu brzegowego i zastosowania tej metody w praktyce.

## 2. MATERIAŁ I METODY

Badania ilościowe prowadzono w ciągu dwóch lat 2007 i 2008. Pierwszego roku chrząszcze zbierano na powierzchniach badawczych założonych na brzegu potoku Porębianka na odcinku Podobin-Poręba Wielka (Gorce). Rok później materiał odławiano na powierzchniach umiejscowionych na brzegach trzech rzek górskich: Czarny Dunajec, Biały Dunajec i Białka, na odcinku Nowy Targ-Zakopane (Kotlina Nowotarska). Materiał zbierano w odstępach około jednego miesiąca. Ze względu na dużą ilość powierzchni badawczych zastosowano metodę zbierania zaproponowaną przez Duelliego i in. (1999). Zakłada ona, że wystarczy zbierać próby w okresie intensywnego pojawu gatunków, aby uzyskać reprezentatywne dla całego sezonu spektrum gatunkowe. Ze względu na możliwość letnich podtopień, badania prowadzono w okresie wiosennym, gdzie występują postacie imaginalne zarówno biegaczowatych o wiosennym, jak i jesiennym typie rozrodu. W sumie na powierzchniach badawczych potoku Porębianka zebrano pięć prób, natomiast na powierzchniach badawczych Czarnego Dunajca, Białego Dunajca i Białki zebrano trzy próby.

Chrząszcze z rodziny *Carabidae* odławiano przy pomocy pułapek ziemnych (Greenslade, 1964; Luff, 1975; Baars, 1979a, b; Thiele, 1977; Desender i Maelfait, 1986; Desender i Polet, 1988), zawierających roztwór glikolu etylowego, który wymieniano przy każdym opróżnianiu pułapek. Jako pułapki zastosowano kubki z przezroczystego plastiku, które wkopano równo z powierzchnią ziemi. W sumie na brzegu potoku Porębianka założono 60, natomiast w przypadku Czarnego Dunajca, Białego Dunajca i Białki w Kotlinie Nowotarskiej 45 powierzchni badawczych. Nad Porębianką, która jest silnie przekształcona przez człowieka wybrano dziesięć przekrojów poprzecznych koryta różniących się typem regulacji. Były to zatem przekroje o regulacji korytowej, terasowej

świeżej i sukcesyjnej, betonowej oraz odcinki naturalne. W każdym przekroju badawczym założono 12 rzędów pułapek ułożonych w linii, biegnących wzdłuż koryta, po sześć rzędów na obu brzegach potoku. Każdy rząd składał się z pięciu pułapek wkopanych w linię prostej w odstępach pięciometrowych, równoległe do linii brzegowej. Podobnie umiejscowione były pułapki w przypadku Czarnego Dunajca, Białego Dunajca i Białki, przy czym znajdowały się one zawsze na jednym brzegu. Wymienione powyżej rzeki zostały wybrane do badań ze względu na wyraźne różnice w stopniu zanieczyszczenia i uregulowania. Białka jest ciekim zdecydowanie najmniej przekształconym i zanieczyszczonym, do badań wybranych zostało pięć przekrojów odcinków referencyjnych. Czarny Dunajec jest rzeką o znacznym stopniu przekształcenia koryta i linii brzegowej, do badania wybrano dziesięć przekrojów rzecznych, większość przekształconych w postaci regulacji betonowych, terasowych lub korytowych. Natomiast w dolinie Białego Dunajca wykonano dziesięć przekrojów rzecznych, zarówno uregulowanych wzmocnieniami betonowymi jak i korytowymi. Jest to rzeka odznaczająca się dużym stopniem zanieczyszczenia.

We wszystkich badanych przekrojach schemat ułożenia rzędów pułapek był taki sam. Poszczególne rzędy zlokalizowane były na powierzchniach różniących się właściwościami fizycznymi i odległością od lustra wody. Pozwoliło to na wyodrębnienie teras zalewowych w zależności od poziomu wody w korycie i częstości zalewów.

Pierwszy rząd pułapek znajdował się na terasie zalewowej pierwszej (A). Występuje ona wzdłuż brzegu i ze względu na bezpośredni kontakt lub niewielką odległość od lustra wody stanowi terasę najbardziej dynamiczną i często zalewaną podczas okresów wezbrań rzeki. Cechą charakterystyczną rozwijających się tutaj zbiorowisk roślinnych jest strefowość, wynikająca z rodzaju podłoża i z odbywającego się procesu sukcesji, wskutek czego można zaobserwować na niektórych powierzchniach kolejne



stadia zarastania żwirowisk. Jednak w większości przypadków terasę zalewową pierwszą (A) stanowią kamieńce pozbawione lub porośnięte bardzo skąpo przez roślinność. Wybrano także powierzchnie tej terasy porośnięte przez ziołorośla lub bujną roślinność trawiastą.

Kolejny rząd pułapek założono w obrębie terasy zalewowej drugiej (B). Porastającą ją roślinność przeważnie o słabym zwarciu, składa się głównie z roślin zielnych z towarzyszącymi gatunkami drzewiastymi: wierzbą, olchą i innymi krzewami rosnącymi pojedynczo lub grupowo. Oddalona i oddzielona od linii brzegowej kamieńcami, jest elewacją rzadziej zalewaną podczas wahań poziomu wody.

Natomiast trzeci rząd pułapek założono na powierzchniach najbardziej oddalonych od brzegu rzeki i w związku z tym najmniej zagrożonych zalaniem podczas wezbrań wody. Terasa zalewowa trzecia (C) obejmuje łąkę, brzeg lasu oraz las, gdzie roślinność jest bogata i dobrze rozwinięta. Ponadto jest często silnie przekształcona przez człowieka w różnego rodzaju pola uprawne, pastwiska, a w wielu przypadkach jest zagospodarowana i zabudowana budynkami mieszkalno-usługowymi.

Badania prowadzono na chrząszczach z rodziny biegaczowatych (*Coleptera; Carabidae*). Chrząszcze te charakteryzują się dużą różnorodnością gatunkową, jak również różnym stopniem specjalizacji środowiskowej (Thiele, 1977; Crowson, 1981). Do oznaczenia zebranych biegaczy posłużono się kluczami Pawłowskiego (1974) i Hurki (1996).

Wskaźniki struktury zgrupowań, które brano pod uwagę to:

- Wskaźniki nieparametryczne (wskaźnik Shannon-Wiener, Simpson's D, względna liczebność, wskaźnik Margalef D, wskaźnik dominacji Berger-Parker, wskaźnik McIntosh D, Brillouin D, Fisher Alpha i Q statistic).

Różnorodność gatunkową chrząszczy na poszczególnych stanowiskach określono na podstawie ogólnej liczby gatunków i osobników używając:

- wskaźnika Shannona-Wienera:

$$H = - \sum_{i=1}^S p_i \log_2 p_i$$

gdzie:

H – współczynnik różnorodności gatunkowej;

S – liczba gatunków;

$p_i$  – udział  $i$ -tego gatunku w próbie;

- współczynnika równomierności:

$$e = \frac{H}{\log_2 S}$$

gdzie:

H' – współczynnik różnorodności gatunkowej;

S – liczba gatunków;

- wskaźnik Simpsona:

$$S = \sum p_i^2,$$

gdzie:

$p_i$  - stosunek osobników  $i$ -tych gatunków;

- wskaźnik Margalef'a:

$$D = \frac{(S-1)}{\ln N}$$

gdzie:

S- liczba gatunków;

LnN- logarytm naturalny całkowitej liczby osobników N;

- wskaźnik dominacji Bergera–Parkera:

$$d = N_{\max} / N$$

gdzie:

N max – liczba osobników gatunku najliczniejszego w zgrupowaniu;

N – całkowita liczba osobników w zgrupowaniu;

- wskaźnik McIntosh'a:

$$D = \frac{N - U}{N - \sqrt{N}}$$

gdzie:

N- całkowita liczba osobników w badanej próbie

$$U = \sqrt{\sum n_i^2}, \text{ gdzie } n(i) \text{ jest liczbą osobników } i\text{-tych gatunków;}$$

- wskaźnik Brillouin'a:

$$H = \frac{\ln N! - \sum \ln n_i!}{N};$$

gdzie:

N- całkowita liczba osobników w badanej próbie,

n<sub>i</sub>-liczba osobników i-tych gatunków;

- wskaźnik Alpha Fishera:

$$\alpha_x, \frac{\alpha x^2}{2}, \frac{\alpha x^3}{3}, \dots, \frac{\alpha x^n}{n},$$

gdzie odpowiednio każdy element równania odpowiada liczbie gatunków posiadających 1,2,3,...n osobników w badanej próbie;

- wskaźnik Q

$$Q = \frac{\frac{1}{2}n_{R1} + \sum n_r + \frac{1}{2}n_{R2}}{\log(R2/R1)},$$

gdzie:

n<sub>r</sub>-całkowita liczba gatunków z bogactwem R,

R1 i R2-25% i 75% krzywej skumulowanej,

n<sub>R1</sub>- liczba osobników w klasie kiedy R1 obniża się,

n<sub>R2</sub>-liczba osobników w klasie kiedy R2 obniża się,

Dane dotyczące średniej długości ciała zaczerpnięto z Hurki (1996). Średnia biomasa zgrupowań stanowi iloczyn liczebności poszczególnych gatunków i średniej biomasy osobnika dzielony przez liczbę wszystkich osobników. Wskaźnik biomasy (B) określano w oparciu o formułę zaproponowaną przez Jarosika (1989).

$$B = 0,03069 a^{2,63885},$$

gdzie:

B- biomasa w mg poszczególnych gatunków,

a- średnia długość ciała charakterystyczna dla danego gatunku;

Biomasa zgrupowań była sumą arytmetyczną poszczególnych osobników o danej dla gatunku biomasy B.

W celu przetestowania czy gatunki, które występują w systemie rzeczonym są rozmieszczone przypadkowo, czy też posiadają określoną strukturę i gradient zastosowano analizę współwystępowania, Co-occurrence (program Ecosim). Program ten pozwala na prowadzenie symulacji przypadkowego rozmieszczenia gatunków na podstawie danych empirycznych i porównania ich z wartościami rzeczywistymi otrzymanymi dla danego zbioru zgrupowań. W analizach wykorzystano wskaźniki współwystępowania Stone'a i Roberts'a (1990), czyli wskaźnik C- score, którego wzór i liczbę par współwystępujących zaproponował Diamond (1975). Istotność statystyczną różnic pomiędzy wartościami symulowanymi a otrzymanymi określano za pomocą testu permutacji Monte Carlo.

Drugą z metod analizy przestrzennego zorganizowania zgrupowań na podstawie matrycy 0-1 jest metoda zagnieżdżeń (Nestedness). Dla każdego z systemów rzecznych oraz poszczególnych teras przygotowano oddzielne matryce 0-1. Każdą z nich uporządkowano według malejącej liczby taksonów, oraz malejącej frekwencji występowania gatunku na stanowiskach. Stopień zagnieżdżenia określano przy użyciu kalkulatora zagnieżdżeń zaproponowanego przez Atmar'a i Pattersona (1993). Kalkulator ten mierzy temperaturę układów uporządkowanych odzwierciedlających entropię układu. Układ całkowicie zagnieżdżony będzie posiadał temperaturę równą zero, natomiast układ całkowicie przypadkowy będzie miał temperaturę równą sto stopni. Poza oszacowaniem temperatury uporządkowania danego układu kalkulator generuje takie układy występowania gatunków, w których brak jest uporządkowania i porównuje przy pomocy testu Monte Carlo różnicę temperatury dla średniego modelu zerowego i układu otrzymanego empirycznie. W każdej w wykonywanych analiz zastosowano tysiąc permutacji dla modelu zerowego. Jeśli temperatura układu była istotnie statystycznie niższa niż temperatura modelu zerowego przyjmowano, że zgrupowania w badanym układzie mają charakter uporządkowany. W celu przetestowania zależności pomiędzy

gradientem maksymalnego uporządkowania zgrupowań na stanowiskach a czynnikami środowiskowymi, użyto wskaźnika korelacji rang Spaermana. Istotność statystyczną tych zależności obliczano przy pomocy programu STATISTICA 9.0.

W celu wykazania podobieństwa gatunkowego pomiędzy zgrupowaniami zastosowano Beztrendową Analizę Korespondencji (DCA). Analiza ta pozwala określić a posteriori (na podstawie różnic gatunkowych), jakie czynniki mają główny wpływ na formowanie zgrupowań, a dystans pomiędzy zgrupowaniami odzwierciedla ich zróżnicowanie (Lepš i Šmilauer, 2003). Uporządkowanie na podstawie Beztrendowej Analizy Korespondencji wykonywano w oparciu o program CANOCO dla Windows wersja 4.2. W każdym przypadku liczebności gatunków były transformowane jako  $\log(n+1)$ .

W celu wykazania jakie parametry struktury zgrupowań korelują z badanymi zmiennymi czynnikami środowiskowymi (Tab. 1) zastosowano Kanoniczną Analizę Korespondencji (CCA) (Ter Braak i Prentice, 1988). Analiza ta pozwala wyodrębnić grupy gatunków lub zgrupowania leżące w gradientach zmiennych środowiskowych, jak na przykład odległość od lustra wody lub wartość przepływu brzegowego. Dla zbadania relatywnej ważności poszczególnych wskaźników środowiskowych dla różnorodności zgrupowań zastosowano Kanoniczną Analizę Korespondencji z metodą selekcji postępującej (pCCA). Ranking czynników środowiskowych przeprowadzono w oparciu o wskaźnik lambda opisujący procent wariancji, w jaki dany czynnik opisuje zróżnicowanie gatunkowe. Istotność statystyczną danego czynnika środowiskowego testowano przy pomocy testu Monte Carlo. Całość analiz wykonywano w oparciu o pakiet CANOCO dla Windows (Ter Braak i Šmilauer, 2003).

Tab. 1

Opis parametrów środowiskowych badanych systemów rzecznych.

Parametry środowiskowe		
wysokość roślin [m]	%roślin wys. rośl	Średnie pokrycie przez rośliny na 1m <sup>2</sup> powierzchni (0-100%) Średnia wysokość roślin dominujących na stanowisku (m)
piach	piach	Kąt nachylenia stoku do płaszczyzny lustra wody (°) Występowanie aluwii piaszczystych na danej powierzchni (0-1)

W celu przetestowania, które czynniki środowiskowe opisują parametry historii życiowych biegaczowatych oraz parametry struktury zgrupowań zastosowano selekcję postępującą Analizy Redundancji. Zakłada ona występowanie zależności liniowej pomiędzy czynnikami środowiskowymi, a zmiennymi zależnymi. Jak w poprzedniej metodzie, zastosowano podobne kryteria rankingu czynników i ich istotności statystycznej. Metody tej użyto do określania zależności dla tych parametrów, gdyż opisywały większy stopień wariacji zmiennych zależnych.

### 3. TEREN BADAŃ

#### 3.1 Gorce

Gorce stanowią zwarte, dobrze wyodrębnione pasmo Beskidów Zachodnich, o generalnie równoleżnikowym układzie grzbietów. Jego granice wyznaczają: dolny odcinek Lepietnicy, przełęcz Sieniawska i górny bieg rzeki Raby (na zachodzie), górny bieg Raby (do ujścia Mszanki), rzeka Mszanka, przełęcz Przysłop oraz środkowy i dolny bieg rzeki Kamienicy (na północy); na wschodzie Dunajec od ujścia Kamienicy do Krośnicy; na południu zaś Dunajec, od ujścia Lepietnicy do ujścia Kluszkowianki, przełęcz Snozka oraz środkowy i dolny bieg potoku Krośnica. Obszar ten o powierzchni około 540 km<sup>2</sup> dzieli się na dwa masywy oddzielone przełęczą Knurową i doliną Ochotnicy: masyw Turbacza oraz powierzchniowo prawie trzykrotnie mniejszy masyw Lubania.

Najwyższym wzniesieniem Gorców jest Turbacz (1311 m n.p.m.). Innymi ważniejszymi szczytami w masywie Turbacza są: Jaworzyna Kamienicka (1288 m n.p.m.), Kiczora (1282 m n.p.m.), Kudłoń (1276 m n.p.m.) oraz Gorc (1228 m n.p.m.). W topograficznie bardziej jednolitym masywie Lubania wyróżnia się jego główny szczyt, Lubań (1210 m n.p.m.).

Gorce należą do Karpat Zewnętrznych, które są zbudowane z fliszu. Z uwagi na różnice litologiczno-facjalne oraz czas fałdowań w Karpatach Zewnętrznych, wyróżnia się kilka allochtonicznych jednostek tektonicznych (płaszczowin). Masyw Gorców leży w obrębie płaszczowiny magurskiej zróżnicowanej na dwie strefy facjalno-tektoniczne: krynicką i sądecką. Płaszczowina magurska została uformowana ostatecznie po dolnym oligocenie, a przed dolnym mioceniem. W inwersyjnej rzeźbie Gorców ważną rolę pełnią gruboławicowe piaskowce formacji magurskiej, z których są utworzone partie szczytowe.



Na wschód od Dunajca płaszczowina magurska ma głównie budowę łuskową, na zachód-fałdową z rozległymi synklinami (Oszczypko, 1995).

Gleby badanych powierzchni należą w większości do gleb brunatnych kwaśnych (regiel dolny i pogórze), skrytobelicowych (przejściowych między brunatnymi, a bielicowymi), bielicowych oraz madów (w dolinach rzek). Gleby bagienne i torfowe występują na małych skrawkach terenu, na śródleśnych mokradłach i w pobliżu wysięków wodnych (młaki) (Michalik, 1989).

W Gorcach można wyróżnić trzy piętra klimatyczne:

- umiarkowanie ciepłe, rozciągające się do wysokości ok. 750 m n.p.m.
- umiarkowane chłodne (750 – 1100 m n.p.m.)
- chłodne (powyżej 1100 m n.p.m.)

Średnie temperatury roczne są stosunkowo niskie i wynoszą: dla Nowego Targu +5,6° C, dla Turbacza +2° C, przy czym najzimniejszym obszarem jest górna, zalesiona i głęboko wcięta dolina rzeki Kamienicy. Najcieplejsze są północne i północno-wschodnie obrzeża, gdzie średnie temperatury roczne dla Rabki i Kamienicy wynoszą odpowiednio +6,4 ° C i +6,6° C.

Opady atmosferyczne są tu częste i dość obfite, ich roczna suma wzrasta mniej więcej proporcjonalnie do wysokości nad poziom morza. U podnóża wynosi ona 750–800 mm, w strefie grzbietów przekracza nieco 1000 mm, a na Turbaczu osiąga wielkość 1200 mm. Masyw Lubania wraz z przyległą doliną Ochotnicy jest generalnie uboższe w opady (deszczonośne są głównie wiatry zachodnie i północno-zachodnie), toteż głównie tu występują biotopy o charakterze kserotermicznym (Michalik, 1989).

Sieć wodna jest bogata, tworzą ją liczne, choć przeważnie krótkie potoki płynące południkowo, natomiast trzy najdłuższe w Gorcach rzeki wpadające do Dunajca (Kamienica, Ochotnica, Lepietnica) posiadają w większości przebieg równoleżnikowy.

Bardzo liczne są młaki, zarówno na terenach zalesionych, jak i odkrytych, nie ma natomiast większych zbiorników wodnych.

### **3.2 Kotlina Orawsko-Nowotarska**

Najniżej położona część tektonicznego obniżenia Podhala obejmująca rozległą kotlinę śródgórską, położoną między najwyższym masywem Karpat z Tatrami a Gorcami, pasmem Beskidów Zachodnich (490 m n.p.m.). Trwające co najmniej od miocenu wginanie dna i sedymentacja osadów uwarunkowały równinny charakter regionu. Dno kotliny wyścielają trzy poziomy plejstocenijskich stożków glacialfluwialnych. Zachodnią część regionu odwadnia Orawa (zlewisko Morza Czarnego), wschodnią Dunajec (zlewisko Bałtyku). Warunki klimatyczne okolic Nowego Targu odznaczają się znaczą surowością, właściwą dla dużych kotlin śródgórskich, położonych w sąsiedztwie wysokich masywów górskich. Średnia roczna temperatura powietrza w Nowym Targu wynosi  $+5,5^{\circ}\text{C}$ . Najzimniejszym miesiącem w roku jest luty (średnia miesięczna temperatura  $-6^{\circ}\text{C}$ ), a najcieplejszym jest lipiec (średnia temp. Miesięczna  $+16^{\circ}\text{C}$ ). Wiatry są częste i silne, głównie z kierunków zachodnich i południowo-zachodnich. Zaznacza się wyraźnie wpływ wiatru halnego, powodującego ocieplenie i szybkie tajanie śniegu. Wysokość opadów ma ścisły związek z ukształtowaniem terenu i wysokością nad poziomem morza. W samym Nowym Targu średnia roczna suma opadów nie jest wysoka i wynosi 815 mm. W latach wilgotnych wartość ta może wzrosnąć do 1170 mm, zaś w latach suchych spada do około 620 mm. Na Kowańcu opady są nieco wyższe, średnio 944 mm zaś w regionie Turbacza wzrastają do około 1220 mm. Maksimum opadów przypada na miesiące letnie, zwłaszcza lipiec, średnio 131 mm. Minimum występuje w zimie, w styczniu średnio 42 mm. W ciągu roku jest przeciętnie 155 dni z opadami. Opad w postaci śniegu stanowi 25% całej rocznej

sumy opadów. W okresie zimowym występują często inwersje, typowe są zamglenia i silne mrozy. Region jest uznawany za jeden z najzimniejszych w południowej Polsce. Pod względem geobotanicznym obszar należy do okręgu Bory Nowotarskie (Staszkiewicz, 1958), z charakterystycznymi torfowiskami wysokimi (rezerwat „Bór na Czerwonym”) i lasami świerkowo-sosnowymi na stożkach napływowych (Warszyńska, 1995).

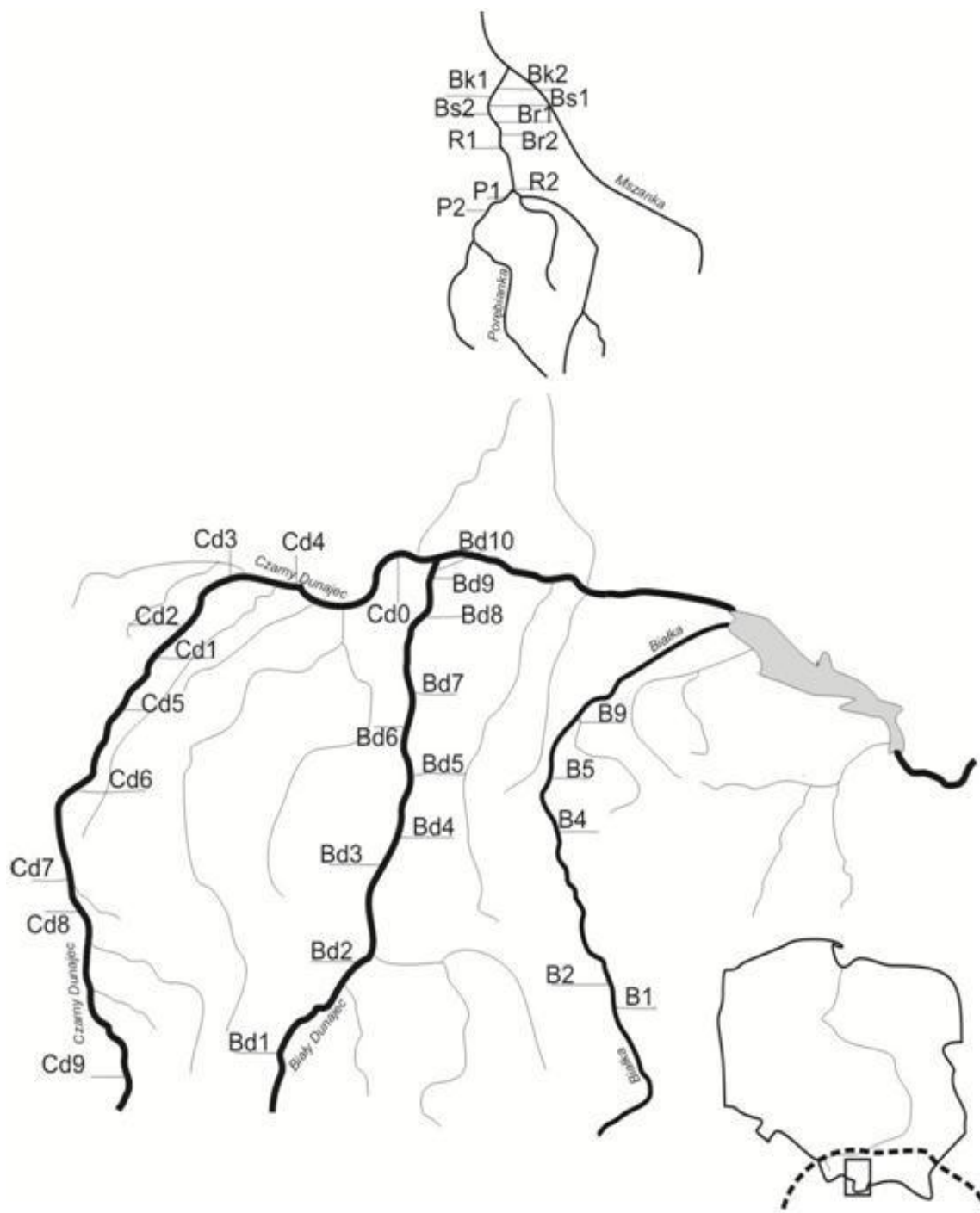
### **3.3 Charakterystyka badanych systemów rzecznych.**

Układ sieci rzecznej w rejonie Kotliny Nowotarskiej i sąsiadujących z nią łańcuchów górskich należą do najstarszych układów sieci w Polsce. Jego główne zarysy ukształtowały się już w pliocenie i pozostały nie zmienione w ciągu całego plejstocenu, aż do czasów współczesnych. Biegi rzek są na ogół konsekwentne, to znaczy zgodne z nachyleniem pierwotnej powierzchni z południa na północ. Rzeki są zasilane z opadów letnich i zimowych oraz z drenażu wód podziemnych. Na odpływ całkowity składa się spływ powierzchniowy, podpowierzchniowy i odpływ podziemny. Wezbrania w Karpatach formują się w dwóch porach roku: na wiosnę, z topnienia pokrywy śnieżnej, oraz latem z deszczy. Zaznacza się wyraźne regionalne zróżnicowanie wezbrań w zależności od rodzaju zasilania. Wezbrania pochodzące z topnienia pokrywy śnieżnej na ogół nie są gwałtowne, ponieważ proces topnienia przebiega stopniowo. Najpierw topnieje pokrywa w kotlinach, następnie na pogórzach, na końcu w szczytowych partiach gór. Roztopy są zatem rozciągnięte w czasie, i mimo że ilość wody może być duża, nie obserwuje się gwałtownych wezbrań. Te dwa okresy wzmożonego odpływu, wiosną i latem, są oddzielone okresem mniejszego odpływu w maju. Wyjątek stanowi Dunajec, ponieważ w Tatrach roztopy rozpoczynają się później niż w Beskidach, tak że wzmożony odpływ z roztopów łączy się niemal z dużym odpływem spowodowanym deszczami.

Współcześnie bardzo wiele rzek górskich cechuje się znacznym stopniem przekształcenia. Naturalne zmiany są powolne, a koryta ulegają jedynie niewielkim przemianom w skali stulecia. Jednakże od XIX wieku rozpoczęła się również silna ingerencja człowieka w strukturę i dynamikę rzek. Działalność człowieka głównie polegała na stabilizacji i prostowaniu koryta, zmniejszenia jego szerokości, obudowie brzegów zapobiegających meandrowaniu nurtu i podmywaniu brzegów, oraz stabilizacji pionowej koryta za pomocą progów. Stabilizacji żwirowisk dokonywano przez budowę poprzeczek oddzielających terasę regulacyjną od stoku i ich obsadzenie wikliną w celu uzyskania nowych gruntów rolnych. Prowadzono też prace mające na celu stabilizację i ochronę brzegów przed erozją. W celu ochrony dróg biegnących w pobliżu rzeki, brzegi koryta stabilizowano za pomocą kamiennych i betonowych murów oporowych. Dodatkowo zmiana użytkowania ziemi w zlewniach wpływała pośrednio na funkcjonowanie systemów korytowych. Struktura użytkowania ziemi w polskich Karpatach zmieniała się szczególnie wyraźnie od początku II połowy XX wieku. Polegała ona na stopniowym przekształcaniu gruntów ornych na użytki zielone. Zmniejszenie powierzchni gruntów ornych oraz zadarnianie stoków zwiększyło zdolności retencyjne zlewni, ponieważ obniżył się poziom spływających do koryta wód opadowych i roztopowych oraz nastąpiła redukcja splukiwania materiału zwietrzelinowego do koryt. Prawdopodobnie największe przekształcenia koryt wywołały eksploatacja rumowiska i prace hydrotechniczne, a zatem bezpośrednie ingerencje w systemy korytowe. Eksploatacja żwiru z koryt rzek górskich jest prowadzona w celu pozyskania materiału stosowanego w budownictwie oraz w ramach ochrony przeciwpowodziowej i jest zjawiskiem powszechnie stosowanym. Żwir pobierany jest zarówno z łach jak i dna koryta. Gruboziarniste aluwia pozyskuje się także z równiny aluwialnej w bliskim sąsiedztwie koryta. Masowe i długotrwałe wydobycie rumowiska prowadzi do szybkiego pogłębiania koryta i w efekcie może spowodować

odsłonięcie jego skalnego podłoża. W odróżnieniu od procesów naturalnych, zdolnych do znacznych przekształceń koryta, eksploatacja rumowiska zachodzi stosunkowo szybko i może być kontynuowana przez wiele lat. Zerwanie opancerzenia dna koryta i transport rumowiska dennego o dużej frakcji zachodzi w warunkach naturalnych jedynie w trakcie katastrofalnych wezbrań, które cechują się długim okresem powtarzalności. Taka intensywna eksploatacja materiału dennego, zwłaszcza w warunkach ograniczonej jego dostawy, może prowadzić do trwałego przekształcenia odcinka koryta aluwialnego w koryto skalane o odmiennej funkcji morfodynamicznej.

Jak już wcześniej wspomniano powierzchnie badawcze założone zostały na brzegach potoku Porębianka (Gorce) oraz trzech rzek Kotliny Nowotarskiej: Białego Dunajca, Czarnego Dunajca i Białki. Rycina 1 przedstawia ogólną mapę sytuacyjną zlewni rzecznych, gdzie prowadzone były badania terenowe. W sumie wyróżniono 35 przekrojów badawczych o zróżnicowanych parametrach środowiskowych i stopniu przekształcenia (Tab. 2).



Ryc. 1 Mapa sytuacyjna terenu badań z zaznaczonymi powierzchniami badawczymi.

**Tab. 2**  
**Charakterystyka przekrojów w badanych systemach rzecznych. Dla każdego z przekroju**  
**wyznaczono trzy terasy zalewowe A, B i C.**

Skróty powierzchni	Opis przekroju
<b>Porebianka</b>	
BK1	Regulacja dna potoku polegająca na usunięciu materiału skalnego
BK2	Regulacja dna potoku polegająca na usunięciu materiału skalnego
BR1	Regulacja brzegu potoku za pomocą rumoszu żwirowego świeżego
BR2	Regulacja brzegu potoku za pomocą rumoszu żwirowego świeżego
BS1	Regulacja brzegu potoku za pomocą rumoszu żwirowego z sukcesją roślin
BS2	Regulacja brzegu potoku za pomocą rumoszu żwirowego z sukcesją roślin
P1	Regulacja brzegu przy pomocy elementów betonowych
P2	Regulacja brzegu przy pomocy elementów betonowych
R1	Odcinek referencyjny o stromych brzegach
R2	Odcinek referencyjny o stromych brzegach
<b>Białka</b>	
B1	Przekrój naturalny rzeki z dobrze wyróżnionym podłożem aluwialnym
B2	Przekrój naturalny rzeki z dobrze wyróżnionym podłożem aluwialnym
B4	Przekrój naturalny rzeki bez strefy aluwialnej
B5	Przekrój naturalny rzeki z dobrze wyróżnionym podłożem aluwialnym
B9	Przekrój z regulacją kamienną powyżej mostu
<b>Biały Dunajec</b>	
BD1	Przekrój z głęboko wcinanym korytem bez strefy aluwialnej
BD2	Przekrój z regulacją betonową, głęboko wcinanym korytem
BD3	Przekrój z głęboko wcinanym korytem bez strefy aluwialnej
BD4	Przekrój z głęboko wcinanym korytem i regulacją korytową
BD5	Przekrój o charakterze naturalnym
BD6	Przekrój z regulacją kamienistą
BD7	Przekrój z regulacją kamienistą
BD8	Przekrój z głęboko wcinanym korytem i regulacją korytową
BD9	Przekrój z regulacją betonową i korytową
BD10	Przekrój z regulacją betonową i korytową
<b>Czarny Dunajec</b>	
CD0	Przekrój naturalny rzeki ze strefą aluwialną
CD1	Przekrój z regulacją betonową
CD2	Przekrój naturalny rzeki ze strefą aluwialną
CD3	Przekrój naturalny rzeki ze strefą aluwialną
CD4	Przekrój naturalny rzeki ze strefą aluwialną
CD5	Przekrój z regulacją betonową
CD6	Przekrój z regulacją kamienistą i korytową
CD7	Przekrój naturalny rzeki z regulacją korytową
CD8	Przekrój naturalny rzeki z regulacją korytową
CD9	Przekrój naturalny rzeki z regulacją korytową

### **3.4 Porębianka**

#### **3.4.1 Ogólna charakterystyka zlewni potoku.**

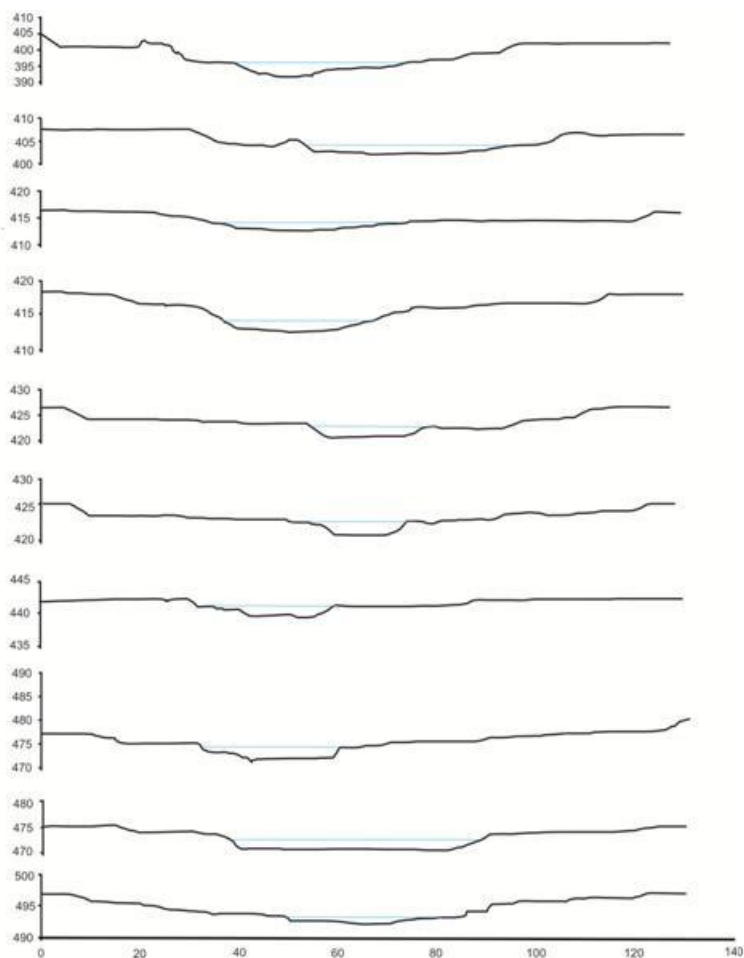
Porębianka jest zwirodennym potokiem górskim należącym do sieci rzecznej dorzecza rzeki Raby. Ma długość 15.4 km, biegnie poprzez Beskid Wyspowy oraz Gorce, które stanowią część zachodniego fliszu karpackiego. Są uformowane głównie ze skał osadowych, zwłaszcza z piaskowców, łupków i margli (Korpak, 2007). Erozja wgłębna jest głównym procesem kształtującym koryta wszystkich karpackich rzek górskich (Soja, 1984). Jednakże zjawisko erozji, jak i jego rozmiar i stopień wahają się w przypadku poszczególnych rzek Karpat (Soja, 1977). Porębianka jest systematycznie poddawana regulacjom i przekształceniom w obrębie koryta i brzegu już od 50 lat.

W badanym odcinku Porębianki występowały koryta erozyjne uformowane na skutek działania erozji wgłębnej. Charakteryzują się one dużą liczbą progów skalnych, co wskazuje właśnie na występowanie procesu erozji wgłębnej. Natomiast liczba wcinanych brzegów i łąch piaszczystych jest niewielka, podobnie jak i stopień rozgałęzienia potoku, co wskazuje na niewielki udział erozji bocznej i redepozycji dla jego formowania. Powierzchnie badawcze zakładano także w odcinkach, gdzie było mniej skalnych progów, natomiast udział erozji bocznej był widoczny w postaci wcinanych brzegów. Skutki redepozycji rumoszu skalnego w korycie Porębianki uwidaczniały się w postaci dużej liczby dobrze wyodrębnionych łąch piaszczystych. Obecnie koryto i brzeg potoku Porębianka jest silnie przekształcony przez człowieka w wielu odcinkach. Jednym z głównych jest eksploatacja żwiru z koryta i jego regulowanie za pomocą różnego rodzaju wzmocnień. Przyczynia się to do pogłębiania jego dna i odsłonięcia warstwy skalnej, co wpływa także na zubożenie środowisk życia dla wielu organizmów zarówno wodnych jak i brzegowych.



### 3.4.2 Opis powierzchni badawczych.

Materiał do badań zbierano na brzegach potoku Porębianka w odcinku od Podobina do Poręby Wielkiej. Przekroje badawcze wybierano w zależności od rodzaju regulacji koryta i brzegu badanego potoku (Ryc. 2).



Ryc. 2 Przekroje poprzeczne badanych powierzchni badawczych potoku Porębianka.

1. Stanowiska odcinków z regulacjami korytowymi (BK1 i BK2) cechowały się bardzo silną regulacją zwłaszcza dna koryta potoku, które spowodowało odsłonięcie jego warstwy skalnej, co przedstawiono na fotografii 1 i 2. Ponadto na lewym brzegu Porębianki w obrębie tych powierzchni badawczych były wzmocnienia kamienne, natomiast na prawym brzegu potoku występowała dobrze wyodrębniona łacha zwirowiskowa. W korycie występowała jeszcze niewielka łacha środkowa powstała za

wzmocnieniem betonowymi. Jak widać na fotografii 1 i 2 roślinność była dobrze wykształcona na wszystkich trzech terasach zalewowych, stwarzając dogodne środowisko życia dla nadbrzeżnych organizmów żywych.



**Fot.1** Widok na powierzchnię badawczą z regulacją korytową (BK1) brzegów potoku Porębianki.



**Fot. 2** Widok na powierzchnię badawczą z regulacją korytową (BK2) brzegów potoku Porębianki.

2. Powierzchnie odcinków z regulacjami terasowymi (BR1, BR2) wybrane zostały ze względu na przekształcenie brzegu Porębianki, na wskutek nawiezienia żwiru i otoczków na terasie zalewowej pierwszej (A). Jednak w przypadku tych przekrojów

sztuczne żwirowiska na skutek sukcesji porośnięte były już roślinnością, co pokazują fotografia 3 i 4.



**Fot. 3 Widok na odcinki z regulacjami terasowymi sukcesyjnymi (BR1, BR2) brzegu potoku Porębianki.**



**Fot. 4 Widok na powierzchnie badawcze przekrojów z regulacjami terasowymi sukcesyjnymi (BR1, BR2) potoku Porębianka.**

3. Kolejne stanowiska założone zostały w przekrojach, gdzie brzegi koryta usypane zostały sztucznie żwirem i drobnymi kamieniami. Żwirowiska nie były porośnięte roślinnością i wyraźnie wyodrębniały się od pozostałych teras zalewowych, których

pokrycie przez rośliny było większe. Tutaj także w obrębie koryta potoku występowały łachy żwirowiskowe (Fot. 5 i 6).



**Fot. 5 Widok na sztuczne żwirowisko terasy zalewowej pierwszej powierzchni badawczej odcinków z regulacją terasową świeżą (BS1).**



**Fot. 6 Widok na prawy brzeg potoku Porębianki z wyraźnie wyodrębnionym sztucznym żwirowiskiem ( BS2).**

4. Powierzchnie badawcze założone zostały także w odcinkach z regulacjami betonowymi (P1 i P2). Koryto w badanych przekrojach praktycznie pozbawione było

rumoszu skalnego i żwirowisk, a wysokie betonowe brzegi stanowiły nieprzekraczalną barierę dla organizmów zamieszkujących środowiska linii brzegowej (Fot. 7 i 8).



**Fot. 7 Widok na wzmocnienia betonowe brzegu potoku Porębianki w badanym odcinku P2.**



**Fot. 8 Widok na betonową regulację brzegu Porębianki z powierzchniami badawczymi P1.**

5. Do badania wybrano także odcinki referencyjne (R1, R2), gdzie koryto i brzegi potoku Porębianki nie były przekształcone przez człowieka. Wybrane przekroje cechowały bardzo strome i wysokie brzegi przypominające przekroje z regulacjami betonowymi

(Fot. 9 i 10). W przypadku przekroju R1 w korycie występowała duża łacha środkowa, na której założono pułapki stanowiące terasę zalewową pierwszą (Fot. 9).



**Fot. 9** Widok na odcinek referencyjny potoku Porębianki (R1) z wyraźną łachą środkową.



**Fot.10** Widok na odcinek referencyjny potoku Porębianki (R2).

### **3.5 Czarny Dunajec**

#### **3.5.1. Ogólna charakterystyka zlewni Czarnego Dunajca.**

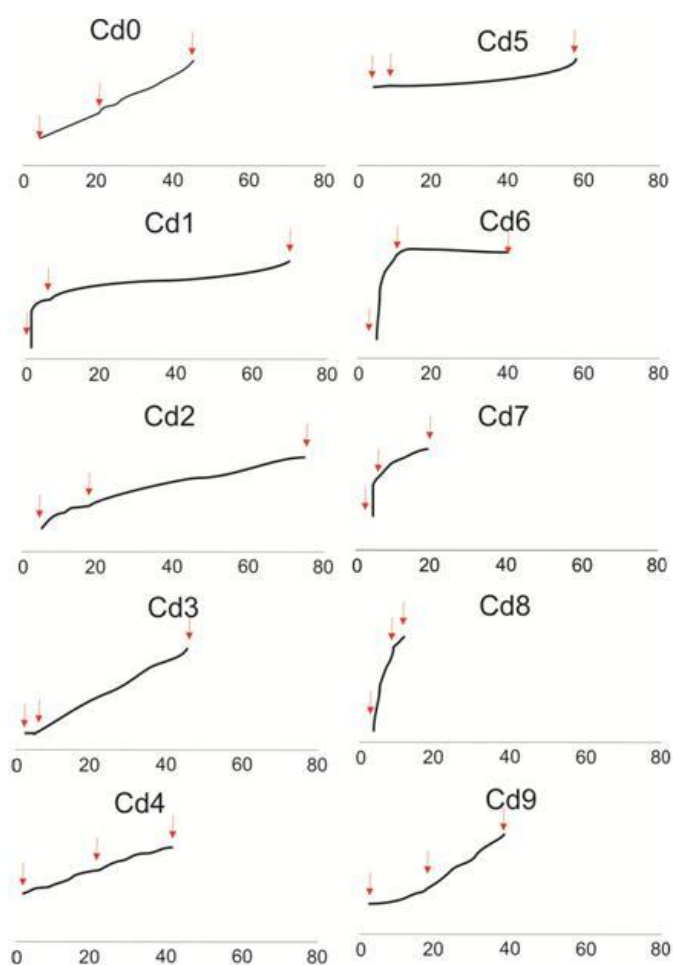
Czarny Dunajec jest zwirodennym ciekim, stanowiącym najwyżej położony odcinek Dunajca. Jego zlewnia cechuje się bardzo zróżnicowaną budową geologiczną, a jego źródła znajdują się w Tatrach na wysokości 1540 m n.p.m. Długość Czarnego Dunajca wynosi 48 km, zaś powierzchnia zlewni 456 km<sup>2</sup>. Na przedpolu Tatr przecina on Rów Podtatrzański i Pogórze Gubałowskie, a następnie płynie przez Kotlinę Orawsko-Nowotarską, łącząc się z Białym Dunajcem w Nowym Targu na wysokości 578 m n.p.m. W drugiej połowie XX wieku Czarny Dunajec został poddany silnej, choć zróżnicowanej przestrzennie antropopresji (Krzemień, 2003; Zawiejska i Krzemień, 2004; Zawiejska, Wyźga, 2008). W latach 50-tych i 60-tych w kilku miejscach w dolinie rzeki prowadzono przemysłową eksploatację żwirów z koryta (Dudziak, 1965), a w kolejnych dziesięcioleciach powszechnym procederem był nielegalny pobór z koryta rzeki dużych otoczków wykorzystywanych w lokalnym budownictwie (Krzemień, 2003; Wyźga i in., 2008). Działania te spowodowały znaczny niedobór rumowiska dostępnego do transportu fluwialnego i w rezultacie w odcinku Czarnego Dunajca na przedpolu Tatr doszło do szybkiego obniżania się dna rzeki (które sięgnęło 3,5 m w Chochołowie) i transformacji aluwialnego koryta w koryto skalne (Zawiejska i Wyźga, 2008). Od drugiej połowy XX wieku wzrasta liczba odcinków uregulowanych, to znaczy zwężonych z obudowanymi brzegami (regulacja podłużna), ze stopniami betonowymi (regulacja poprzeczna). Za naturalny stan Czarnego Dunajca, reprezentującego tu typową rzekę górską w obrębie kotliny śródgórskiej, uznano występowanie aluwialnego, wielonurtowego koryta z dużym udziałem kęp (por. Gurnell i Petts, 2002; Kaczka i Wyźga, 2008). Charakterystyczną cechą takiej rzeki jest obecność wielu koryt małej wody (roztok), spośród których przy niskich i

średnich stanach tylko część charakteryzuje się szybkim prądem, prowadząc większość przepływu, natomiast pozostałe, o wolnym prądzie, prowadzą niewielkie ilości wody i często zasilane są przez wypływy wód hyporeicznych. Obszar budują skały krystaliczne, węglanowe, flisz podhalański i utwory fluwioglacjalne. Poszczególne roztoki mogą mieć odmienną głębokość i szerokość oraz spadek i uziarnienie dna, przy czym oprócz dna żwirowego, występują także partie dna pokryte piaskiem lub mułem. Roztoki rozdzielone są łąkami żwirowymi i kępami, przy czym te drugie zajmują znaczną część wynurzonych powierzchni w obrębie rzeki. Zarówno w obrębie kęp, jak i w obszarze nadbrzeżnym występują naturalne, zróżnicowane zbiorowiska roślinne reprezentujące kolejne stadia sukcesyjne, od zbiorowisk pionierskich poprzez zarośla wrześni pobrażnej i zarośla wierzbowe do dojrzałego łągu wierzbowo-olchowego (Koczur, 1999). W obrębie rzeki występują liczne formy depozycyjne grubego rumoszu drzewnego, przy czym oprócz zwałów drewna znaczny udział mają także powalone całe drzewa i krzewy (Wyźga, Zawiejska, 2005; Wyźga, 2007). Rzeka pozostaje w stanie równowagi dynamicznej, czego przejawem są niezbyt wysokie, naturalne brzegi, w badanym odcinku mające wysokość 0,7-1,2 m. Obszar zalewowy jest porośnięty łągiem olchowym, tak zwaną olszynką karpacką, a w jego obrębie występują starorzecza i suche paleokoryta.

### **3.5.2. Charakterystyka powierzchni badawczych.**

Badania ilościowe chrząszczy prowadzono na brzegach rzeki Czarny Dunajec na odcinku, Nowy Targ–Zakopane. Przekroje badawcze wybrane zostały ze względu na różny stopień regulacji koryta i brzegu (Ryc. 3).





Ryc. 3 Przekroje poprzeczne brzegów Czarnego Dunajca w badanych odcinkach.

1. Fotografia 11 przedstawia powierzchnię badawczą CD0, gdzie na prawym brzegu rzeki założone zostały pułapki ziemne (Fot.11). Powierzchnię tą cechowało dobrze wykształcone żwirowisko sztucznie nawiezione w obrębie terasy zalewowej pierwszej (A), która w niewielkim stopniu pokryta była przez roślinność. Natomiast w większej odległości od lustra wody (terasa B i C) roślinność gęsto porastała brzeg rzeki.



**Fot.11 Widok na kamieńce nadrzeczne pierwszej terasy zalewowej powierzchni badawczej CD0 w systemie rzeki Czarny Dunajec.**

2. Powierzchnia badawcza CD1 znajdowała się na odcinku Czarnego Dunajca, poniżej wzmocnienia batonowego (Fot.12). Stanowisko charakteryzowało się dobrze wykształconym żwirowiskiem, w niewielkim stopniu porośniętym przez roślinność, obecnością łachy środkowej oraz terasy zalewowej drugiej (B) i trzeciej (C) porośniętej przez roślinność naturalną.



**Fot.12 Widok na powierzchnię badawczą CD1 w badanym odcinku Czarnego Dunajca.**

3. Powierzchnia badawcza CD2 założona została w naturalnym odcinku badanego systemu rzeki Czarny Dunajec, co przedstawia fotografia 13. Naturalne żwirowisko dobrze wykształcone porośnięte było przez roślinność naturalną, podobnie jak terasy zalewowe B i C.



**Fot. 13** Widok na powierzchnię badawczą CD2 rzeki Czarny Dunajec.

4. Stanowisko CD3 założono w odcinku Czarnego Dunajca, gdzie roślinność brzegu rzeki przekształcona była silnie przez człowieka, zwłaszcza na terasie zalewowej trzeciej (C), gdzie znajdowała się łąka koszona i pastwisko. Żwirowisko dobrze wykształcone, nie porośnięte przez roślinność (Fot.14).



**Fot.14 Widok na kamieńce nadrzeczne terasy zalewowej pierwszej powierzchni badawczej CD3 Czarnego Dunajca.**

5. Powierzchnia badawcza CD4 odznacza się praktycznie brakiem żwirowiska (Fot.15), terasa zalewowa pierwsza (A) gęsto porośnięta była przez zarośla wierzbowe, podobnie jak terasa B. Natomiast w korycie występowała łacha środkowa, porośnięta także przez roślinność.



**Fot.15 Widok na powierzchnię badawczą CD4 badanego odcinka Czarnego Dunajca.**

6. Stanowisko badawcze CD5 założono poniżej wzmocnień betonowych. Przekrój cechował się bardzo stromym lewym brzegiem na którym założono pułapki ziemne, co przedstawia fotografia 16.



**Fot. 16** Widok na powierzchnię badawczą CD5 na brzegu Czarnego Dunajca.

7. Powierzchnię badawczą CD6 zlokalizowano w odcinku, gdzie koryto poddane było silnej regulacji kamienistej, zwłaszcza w obrębie pierwszej terasy zalewowej (A) (fotografia 17). Roślinność terasy zalewowej drugiej (B) i trzeciej (C) dobrze wykształcona.



**Fot.17** Widok na powierzchnię badawczą CD6 Czarnego Dunajca.

8. Stanowisko badawcze CD7 założone zostało w naturalnym odcinku, z dobrze wykształconym żwirowiskiem (Fot.18). Tylko obszar terasy zalewowej trzeciej (C) uległ degradacji związanej z zabudową.



**Fot.18** Widok na powierzchnię badawczą CD7 na brzegu rzeki Czarny Dunajec.

9. Powierzchnię badawczą CD8 zlokalizowano w naturalnym odcinku biegu rzeki, gdzie żwirowiska były słabo wykształcone, natomiast cały brzeg bardzo bujnie porośnięty przez roślinność, co można zobaczyć na fotografii 19.



**Fot.19** Widok na powierzchnię badawczą CD8 na brzegu Czarnego Dunajca.

10. Powierzchnię badawczą CD9 umiejscowiono w odcinku Czarnego Dunajca, gdzie zarówno koryto jak i brzegi były w stanie naturalnym, gęsto porośnięte przez roślinność (Fot. 20).



Fot.20 Widok na powierzchnię badawczą CD9 na brzegu rzeki Czarny Dunajec.

### **3.6 Biały Dunajec**

#### **3.6.1. Ogólna charakterystyka zlewni Białego Dunajca.**

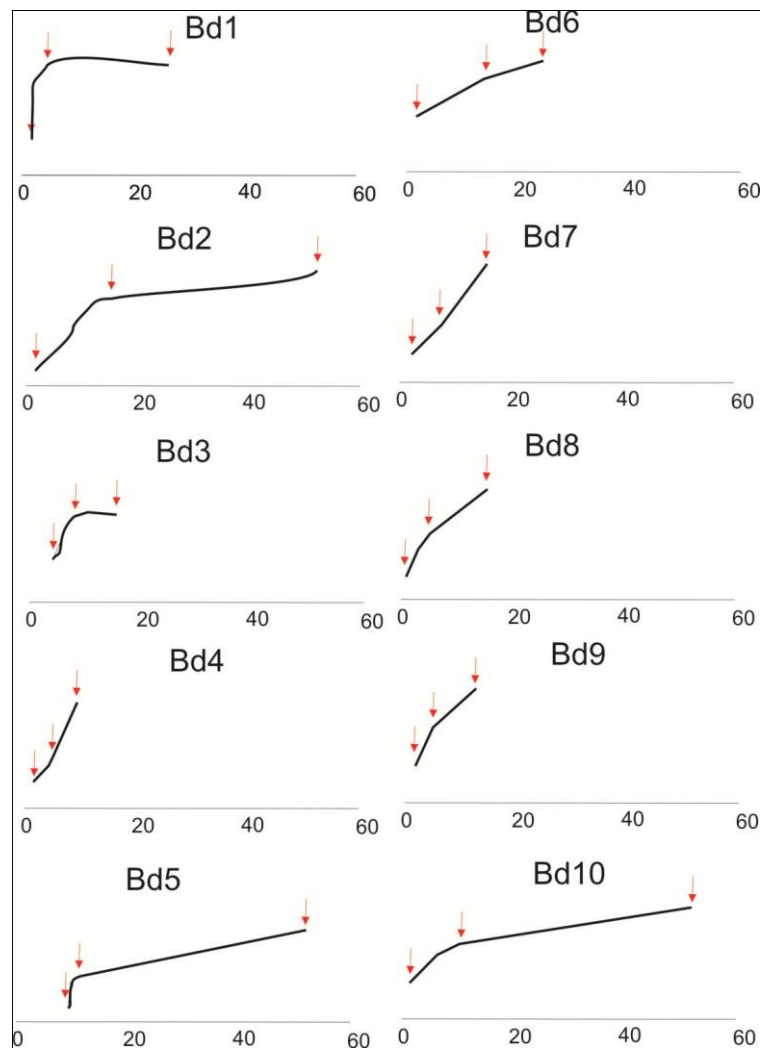
Biały Dunajec liczy 31 km długości i 224 km<sup>2</sup> powierzchni zlewni, która leży obrębie makroregionów Tatr i Podhala. Rzeka wypływa w Tatrach Wysokich i przepływa przez następujące jednostki geomorfologiczne: Rów Podtatrzański, Pogórze Gubałowskie, Pas Skalicowy i Kotlinę Orawsko-Nowotarską (Klimaszewski, 1972). Budowa geologiczna zlewni jest zróżnicowana, w postaci skał krystalicznych, węglanowych, fliszu podhalańskiego i utworów fluwioglacjalnych. Biały Dunajec jest rzeką silnie uregulowaną. Prace regulacyjne sięgają wczesnych lat 60-tych XX wieku. Na początku XX wieku rzeka ta była typu roztokowego o bardzo szerokim korycie. Współcześnie koryto jest

jednodzielne, wąskie i kręte. Współcześnie wiele odcinków jest przekształconych przez procesy erozji bocznej i redepozycji. Spośród budowli regulacyjnych spotyka się: stopnie betonowe, jazy (budowle poprzeczne) oraz ostrogi, kierownice mające na celu zwęzić koryto i wytworzyć jednolitą terasę regulacyjną. Dodatkowo umocnienia brzegowe w postaci opasek z narzutu kamiennego lub faszynowych, jak i płyt betonowych mających na celu zabezpieczyć koryto przed skutkami erozji bocznej. Dodatkowymi wzmocnieniami są także wały przeciwpowodziowe. Celem regulacji było głównie zabezpieczenie Nowego Targu przed powodzią i ograniczenie transportu rumowiska celem ochrony zapory w Czorsztynie przed zamuleniem (Kościelniak, 2005).

### **3.6.2. Opis powierzchni badawczych.**

W przypadku Białego Dunajca powierzchnie badawcze założone zostały na odcinku Nowy Targ-Zakopane, które cechowały się różnym stopniem przekształcenia i zanieczyszczenia. Na rycinie 4 przedstawiono przekroje poprzeczne brzegów w badanych odcinkach Białego Dunajca.





Ryc. 4 Przekroje poprzeczne brzegów Białego Dunajca w badanych odcinkach.

1. Powierzchnia badawcza BD1 założona została w miejscu pozbawionym żwirowiska naturalnego, gęsto porośniętym przez roślinność. Dodatkowo odcinek ten cechował się brakiem rumoszu skalnego w korycie (Fot. 21).



**Fot. 21** Widok na powierzchnię badawczą BD1 Białego Dunajca.

2. Stanowisko badawcze BD2 znajdowało się w odcinku regulowanym przez wzmocnienia betonowe i korytowe brzegów. Pomimo tych umocnień roślinność bujnie występowała na wszystkich terasach zalewowych (Fot. 22).



**Fot. 22** Widok na powierzchnię badawczą BD2 na brzegu Białego Dunajca.

3. Powierzchnia badawcza BD3 zlokalizowana została w odcinku, gdzie rzeka poddana została regulacji korytowej, która doprowadziła do wyeliminowania rumoszu i odsłonięcia podłoża skalnego w korycie (Fot. 23).



**Fot. 23** Widok na koryto i brzeg rzeki Biały Dunajec w przekroju gdzie założona została powierzchnia badawcza BD3.

4. Stanowisko BD4 założono w miejscu, gdzie koryto rzeki poddawane było silnej eksploatacji rumoszu skalnego doprowadzając do odsłonięcia skalnego podłoża (Fot.24)



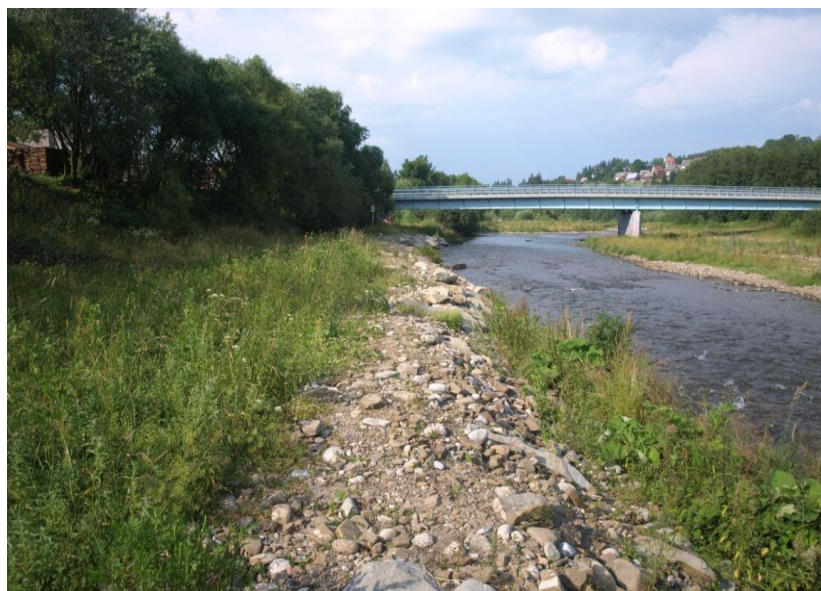
**Fot. 24** Widok na powierzchnię badawczą BD4 na brzegu Białego Dunajca.

5. Powierzchnia badawcza BD5 założona została we fragmencie, gdzie koryto i brzegi były w stanie naturalnym. Terasę zalewową pierwszą (A) stanowiło zwirowisko porośnięte przez roślinność (Fot. 25).



**Fot. 25** Widok na powierzchnię badawczą BD5 na brzegu Białego Dunajca.

6. Stanowisko badawcze BD6 zlokalizowano w miejscu, gdzie przeprowadzono regulację korytowa. Brzegi wzmocnione zostały dodatkowo sztucznym żwirowiskiem. Roślinność brzegowa była przekształcona, ponadto regularnie wypasano tam owce (Fot. 26).



**Fot. 26** Widok na powierzchnię badawczą BD6 na brzegu Białego Dunajca.

7. Powierzchnia badawcza BD7 założona została w odcinku, gdzie koryto rzeki miało naturalny przebieg, na brzegu w niewielkim stopniu występowały wzmocnienia kamienne. Roślinność była w stanie naturalnym (Fot. 27).



**Fot. 27** Widok na powierzchnię badawczą BD7 na brzegu Białego Dunajca.

8. Stanowisko badawcze BD8 znajdowało się w odcinku z regulacją korytowa. Roślinność brzegowa przekształcona w łąkę poddawaną regularnemu koszeniu (Fot. 28).



**Fot. 28** Widok na powierzchnię badawczą BD8 na brzegu Białego Dunajca.

9. Powierzchnia badawcza BD9 została założona w odcinku, poniżej wzmocnienia betonowego, gdzie występowała duża łacha żwirowiskowa (Fot. 29). Dodatkowo dno rzeki poddane było regulacji korytowej. Brzegi silnie przekształcone przez człowieka.



**Fot. 29** Widok na powierzchnię badawczą BD9 na brzegu Białego Dunajca.

10. Stanowisko badawcze BD10 znajdowało się w Nowym Targu (Fot. 30). W tym odcinku rzeki, zastosowane były wzmocnienia betonowe. Koryto poddane było także regulacji, dlatego znajduje się tam niewielka ilość rumoszu skalnego. Roślinność na brzegu dobrze rozwinięta, chociaż przekształcona w łakę kośną.



Fot. 30 Widok na powierzchnię badawczą BD10 brzegu Białego Dunajca.

### 3.7 Białka

#### 3.7.1. Ogólna charakterystyka zlewni Białki.

Zlewnia Białki Tatrzańskiej liczy 232 km<sup>2</sup> i do połączenia z Jaworowym ma kształt wachlarza (obejmuje Tatry Wysokie i Bielskie), natomiast pozostała część zbudowana jest z utworów fliszowych.

Rzeka od połączenia z Jaworowym ma charakter roztokowy, charakteryzuje ją występowanie grubych otoczków granitowych, piaskowcowych i kwarcytowych oraz zmienny wskaźnik przepływu (stosunek średniego przepływu miesięcznego do średniego przepływu rocznego). Jego wysokie wskaźniki są głównie efektem gwałtownych roztopów wiosennych (kwiecień, maj), oraz przede wszystkim dwu-trzydniowych intensywnych deszczy letnich. W przypadku Białki koryto wydaje się być dopasowane do największych przepływów, gdyż istotne zmiany mają charakter lokalny. Procesem dominującym w trakcie wezbrań jest transport materiału wyerodowanego, który następnie jest składany poniżej. Z Tatr wnoszony jest głównie materiał piaszczysty i drobne żwiry, natomiast

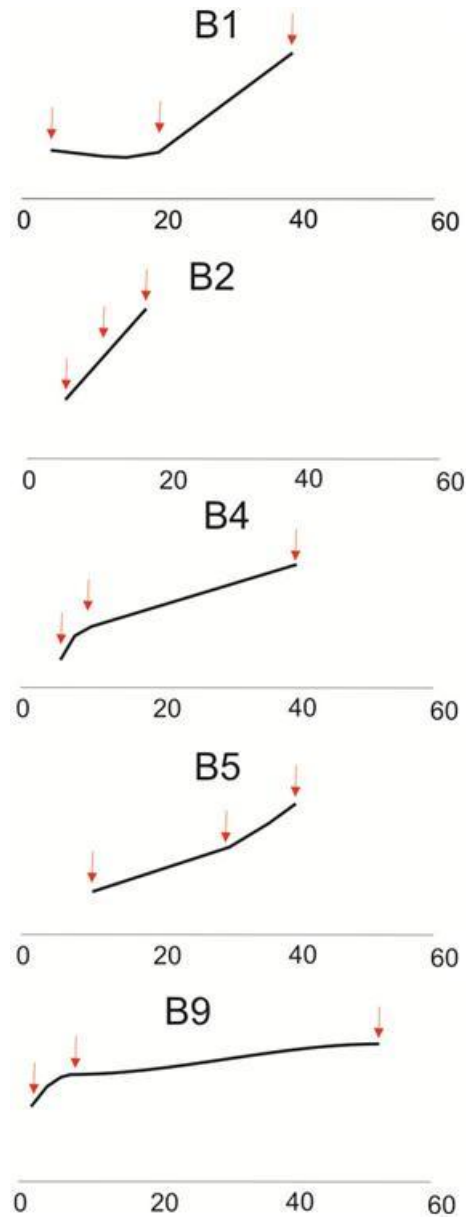
większe otoczaki zatrzymywane są w przełomie i ich droga w dół rzeki jest bardzo utrudniona. W okresie każdego niemal wezbrania, następuje pogłębienie koryta rzeki w stosunkowo wąskich przekrojach. Dochodzi także do procesu nadsypywania, co wiąże się z uruchomieniem osadów korytowych, powyżej mostów i z akumulacją wymuszoną barykadą niesionych drzew, które zatrzymują się przed mostami.

Skład mechaniczny aluwiów Białki jest niewątpliwie czynnikiem determinującym procesy aluwialne. Podcięcia teras, głównie erozyjne, odgraniczające łożysko powodziowe od równiny aluwialnej porośniętej różnowiekowymi drzewami, głównie olszą, miejscami jodłą i świerkiem, dostarczają w czasie większych wezbrań materiału do koryta. Drugim źródłem jest rozmywanie wcześniej utworzonych łąch i erozja wgłębna. W przypadku roślinności porastającej brzegi Białki stwierdzono, że 2-3 lata po powodzi na kamienistych łąkach dochodzi do naturalnej sukcesji olchy, natomiast zwarte obszary jednowiekowych drzew lub krzewów wyznaczają zasięg dawnych łąch lub porzuconych koryt. Jodły i świerki wkraczają w dalszej kolejności, rosnąc w ocienionych siedliskach w zagajnikach olchowych (5-6 lat po powodzi) (Baumgart-Kotarba, 1983).

### **3.7.2. Opis powierzchni badawczych.**

Powierzchnie badawcze na brzegach Białki założone były na odcinku od granicy państwa do Trybsza. W badanych odcinkach brzegi Białki cechowały się naturalnością lub były w niewielkim stopniu przekształcone przez człowieka (Ryc. 5).





Ryc. 5 Przekroje poprzeczne brzegów Białki w badanych odcinkach.

1. Powierzchnia badawcza B1 założona została w odcinku naturalnym Białki cechującym się dużą ilością rumoszu skalnego (Fot. 31). W korycie występowała duża łącha środkowa porośnięta gęsto przez roślinność, o charakterze pierwotnym, nie zaburzonym.



**Fot. 31** Widok na koryto Białki w badanym przekroju B1 z dużą ilością rumoszu skalnego.

2. Stanowisko badawcze B2 podobnie jak powierzchnia B1 zlokalizowane zostało w odcinku, gdzie zarówno koryto jak i brzegi wykazywały charakter naturalny. Cechowała je także duża ilość rumoszu skalnego oraz bujna, naturalna roślinność nadrzeczna (Fot. 32).



**Fot. 32** Widok na brzeg Białki w przekroju B2.

- 3 Powierzchnia badawcza B4 założona została w odcinku, gdzie ślady działalności człowieka były niewielkie. Odcinek ten charakteryzowały dobrze wykształcone kamieńce nadrzeczne, duża ilość łach korytowych oraz bujna, naturalna roślinność brzegowa (Fot. 33).



**Fot. 33 Widok na koryto Białki w przekroju B4.**

4. Stanowisko badawcze B5 zlokalizowano w odcinku z dobrze wykształconymi kamieńcami rzecznyymi i zwirowymi łachami korytowymi (Fot. 34). Cechował je duży stopień naturalności, podobnie jak roślinność nadrzeczną.



**Fot. 34 Widok na kamieńce nadrzeczne Białki, gdzie założona została powierzchnia badawcza B5.**

5. Powierzchnia badawcza B9 usytuowana była w odcinku, gdzie znajdowały się brzegowe umocnienia kamienne (Fot. 35). W korycie występowały łąchy żwirowiskowe oraz znaczna ilość rumoszu skalnego. Pomimo regulacji kamiennych na brzegach rzeki, roślinność pozostawała w stanie naturalnym.



**Fot. 35** Widok na powierzchnię badawczą B9 rzeki Białki.

### 3. WYNIKI

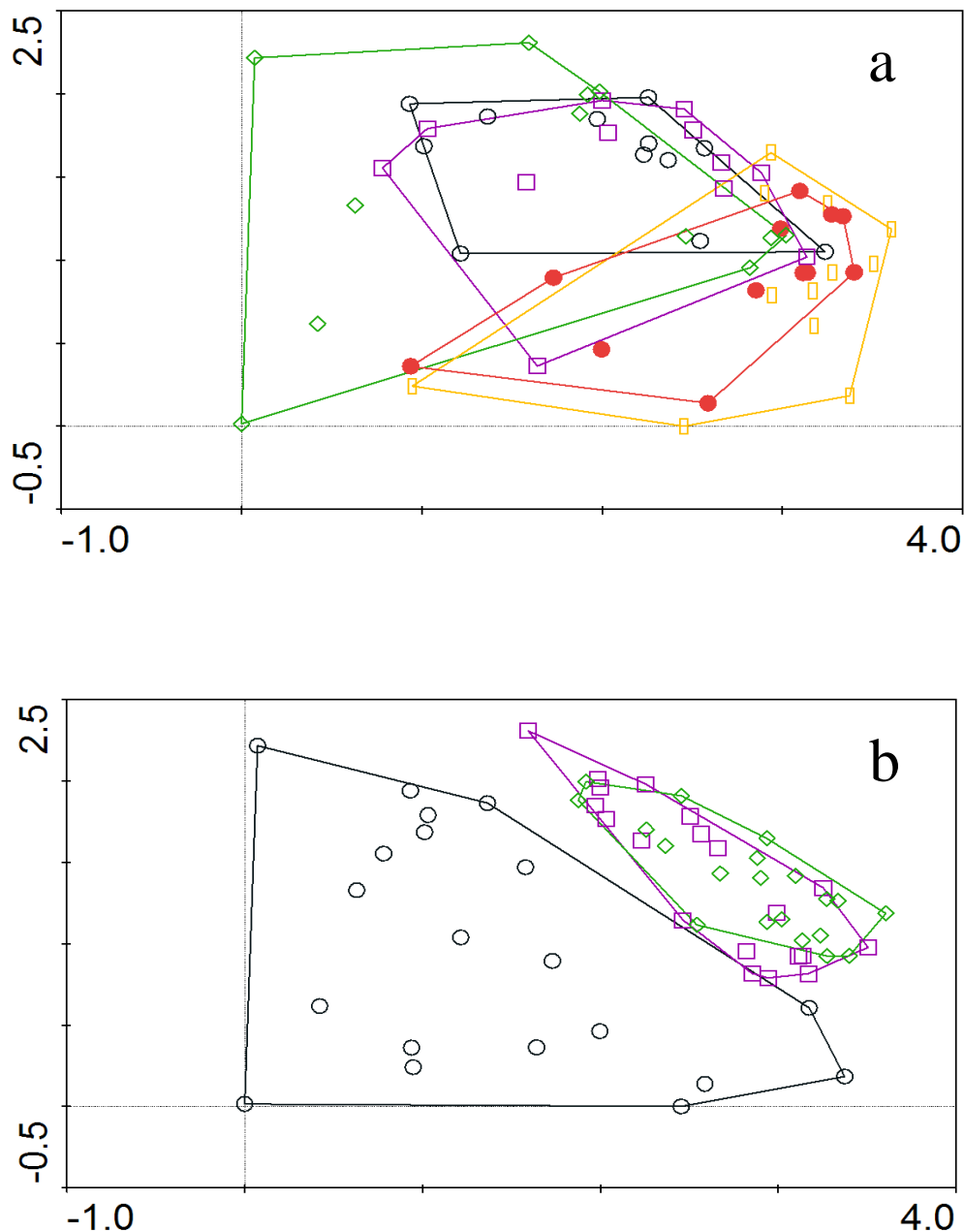
W trakcie badań terenowych prowadzonych w dolinie potoku Porębianka w sezonie wegetacyjnym 2007 roku zebrano i oznaczono w sumie 7285 chrząszczy należących do 78 gatunków (Aneks 1). Natomiast w trakcie drugiego etapu badań terenowych prowadzonego w dolinach Czarnego Dunajca, Białego Dunajca i Białki w 2008 roku, zebrano i oznaczono w sumie 3136 chrząszczy należących do 92 gatunków (Aneks 2). W Aneksie 1 i Aneksie 2 przedstawiono wartości wybranych parametrów struktury zgrupowań *Carabidae*. Są nimi: wielkość ciała, preferencje pokarmowe, okres rozrodu, siła dyspersji, występowanie w Polsce (liczba krain geograficznych), gatunki endemiczne i chronione. Zawarto tam również objaśnienia skrótów nazw gatunkowych biegaczowatych (używane w analizach statystycznych) oraz liczebności osobników na poszczególnych terasach zalewowych (A, B oraz C).

#### 4.1 Zróżnicowanie biegaczowatych w badanych systemach rzecznych.

Na rycinie 6a i 6b przedstawiono uporządkowany diagram beztrendowej analizy korespondencji dla zgrupowań biegaczowatych potoku Porębianka. Dwie pierwsze osie ordynacyjne tej analizy opisują 16.5 % wariancji (Tab. 3). Zgrupowania systemów regulowanych (Ryc. 6a) nie tworzą wyraźnych grup, co wskazuje na duże podobieństwo występujących tam gatunków.

Gdy jednak klasyfikacji poddane zostaną zgrupowania biegaczowatych w zależności od przynależności do terasy zalewowej (Ryc. 6b) wyodrębniają się wyraźnie dwie grupy, w pierwszej występują zgrupowania terasy zalewowej pierwszej (A), natomiast w drugiej wszystkie zgrupowania terasy zalewowej drugiej (B) i trzeciej (C).

Widać zatem, iż rodzaj środowiska, które ulega zmianie w miarę zwiększania się odległości od brzegu ma duże znaczenie dla występujących tam *Carabidae*.

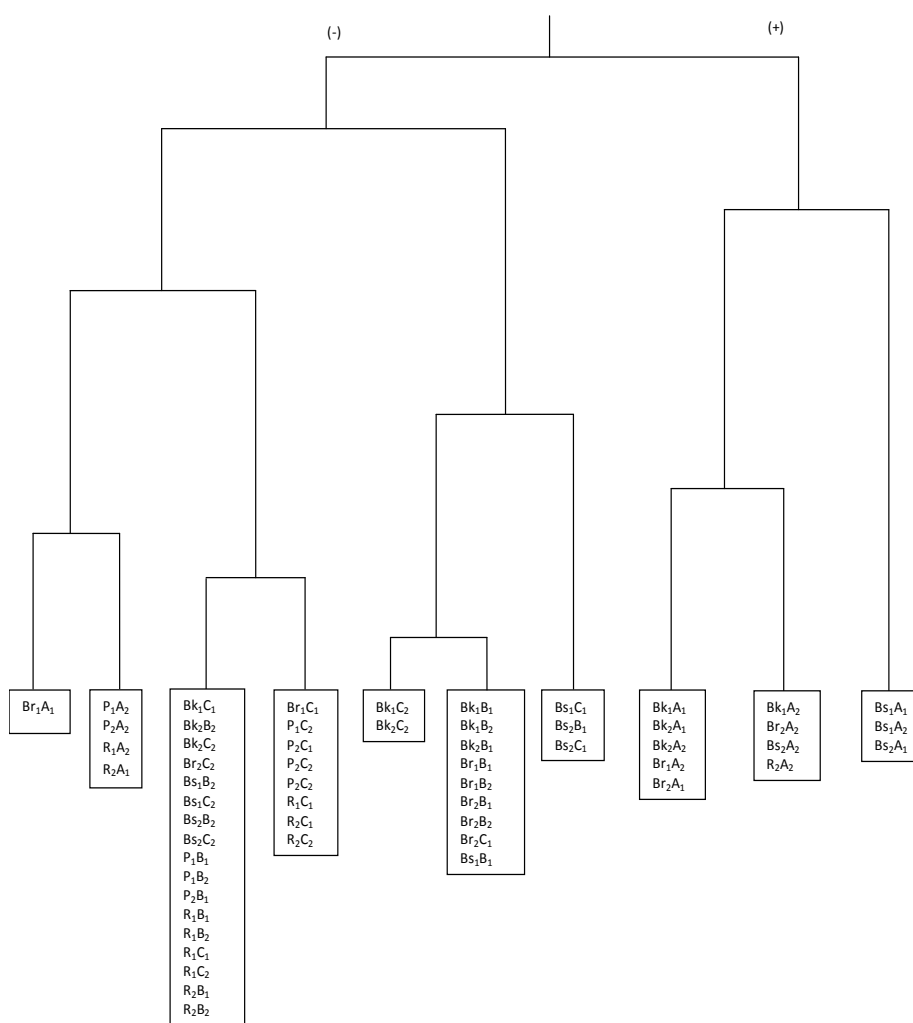


Ryc. 6 Diagram ordynacyjny beztrendowej analizy korespondencji (DCA) dla grupowań biegaczowatych potoku Porębianka: (a) na podstawie klasyfikacji w zależności od typu koryta. Kolorem zielonym oznaczono grupowania odcinków o regulacji terasowej świeżej (Bs), czarnym- grupowania o regulacji korytowej (Bk), fioletowym- grupowania o regulacji terasowej sukcesyjnej (Br), czerwonym- grupowania odcinków referencyjnych (R) oraz pomarańczowym- grupowania odcinków o regulacji betonowej (P); (b) na podstawie klasyfikacji w zależności od terasy zalewowej. Kolorem czarnym oznaczono grupowania biegaczowatych terasy zalewowej A, fioletowym- terasy zalewowej B oraz czarnym- terasy zalewowej C.

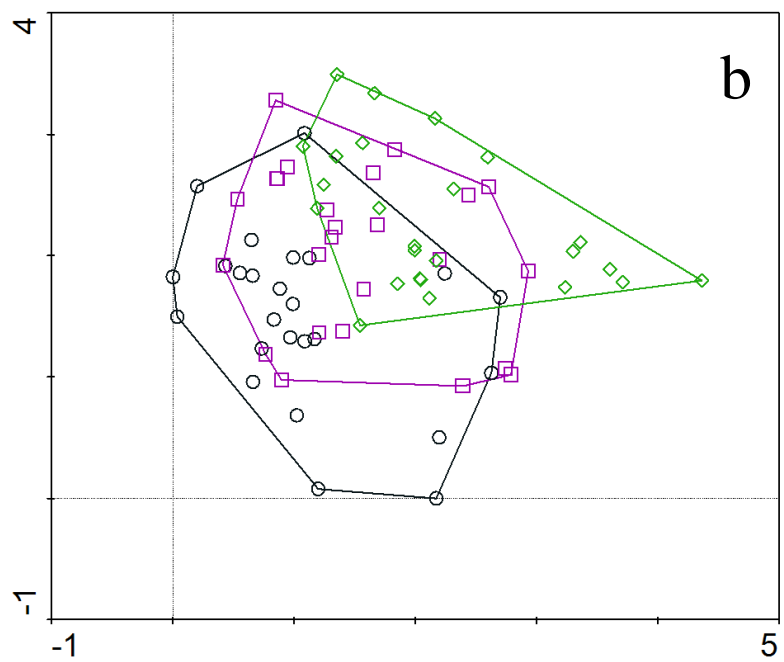
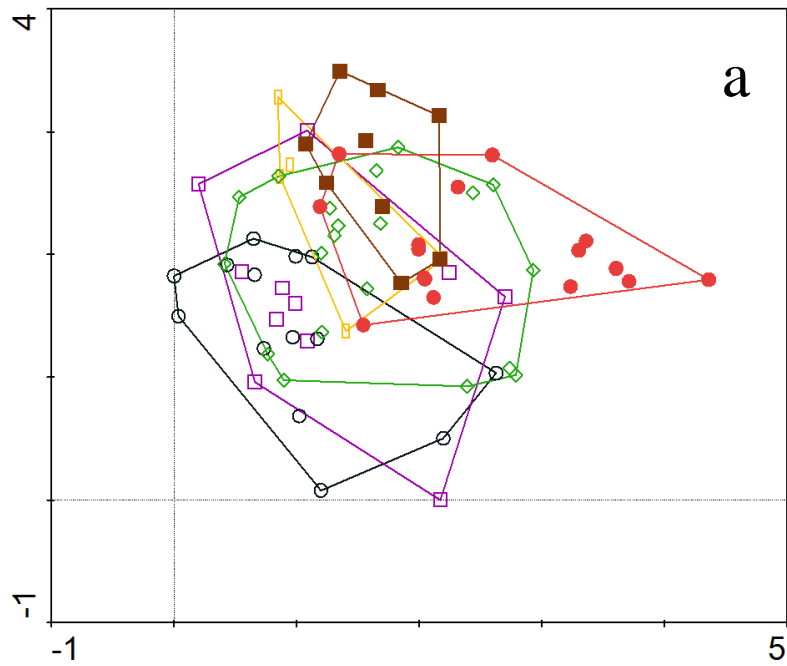
Tab. 3 Wartości własne dla dwóch pierwszych osi ordynacyjnych DCA dla teras A, B i C Porębianki.

osie	1	2	3	4
wartości własne	0.494	0.297	0.222	0.138
długość gradientu	3.606	2.307	2.727	1.972
skumulowany procent wariancji danych gatunkowych	10.3	16.5	21.1	24

Potwierdzają to wyniki analizy dyskryminacyjnej TWINSpan (Ryc. 7). Już w pierwszym podziale różnicują się zgrupowania terasy zalewowej pierwszej (A) obszarów z regulacją kamienista i korytową. W grupie drugiej natomiast znajdują się zgrupowania terasy drugiej i trzeciej wszystkich typów regulacji oraz terasy A, ale odcinków o regulacjach betonowych.



Ryc.7 Dendrogram analizy dyskryminacyjnej TWINSpan dla zgrupowań biegaczowatych potoku Porębianka. Objaśnienia skrótów zgrupowań (Tab.2).



Ryc.8 Diagram ordynacyjny beztrendowej analizy korespondencji (DCA) dla zgrupowań biegaczowatych rzeki Czarnego Dunajca, Białego Dunajca i Białki na podstawie klasyfikacji w zależności od: (a) stopnia przekształcenia. Kolorem czerwonym oznaczono zgrupowania lasu terasy zalewowej C, brązowym- zgrupowania łąki terasy zalewowej C, pomarańczowym- zgrupowania łąki terasy zalewowej B, zielonym- zgrupowania zarośli terasy B, fioletowym- zgrupowania zwirowisk przekształconych terasy A oraz czarnym- zgrupowania zwirowisk naturalnych terasy A; (b) terasy zalewowej. Kolorem czarnym oznaczono zgrupowania terasy zalewowej A, fioletowym- zgrupowania terasy B oraz zielonym- zgrupowania terasy C.



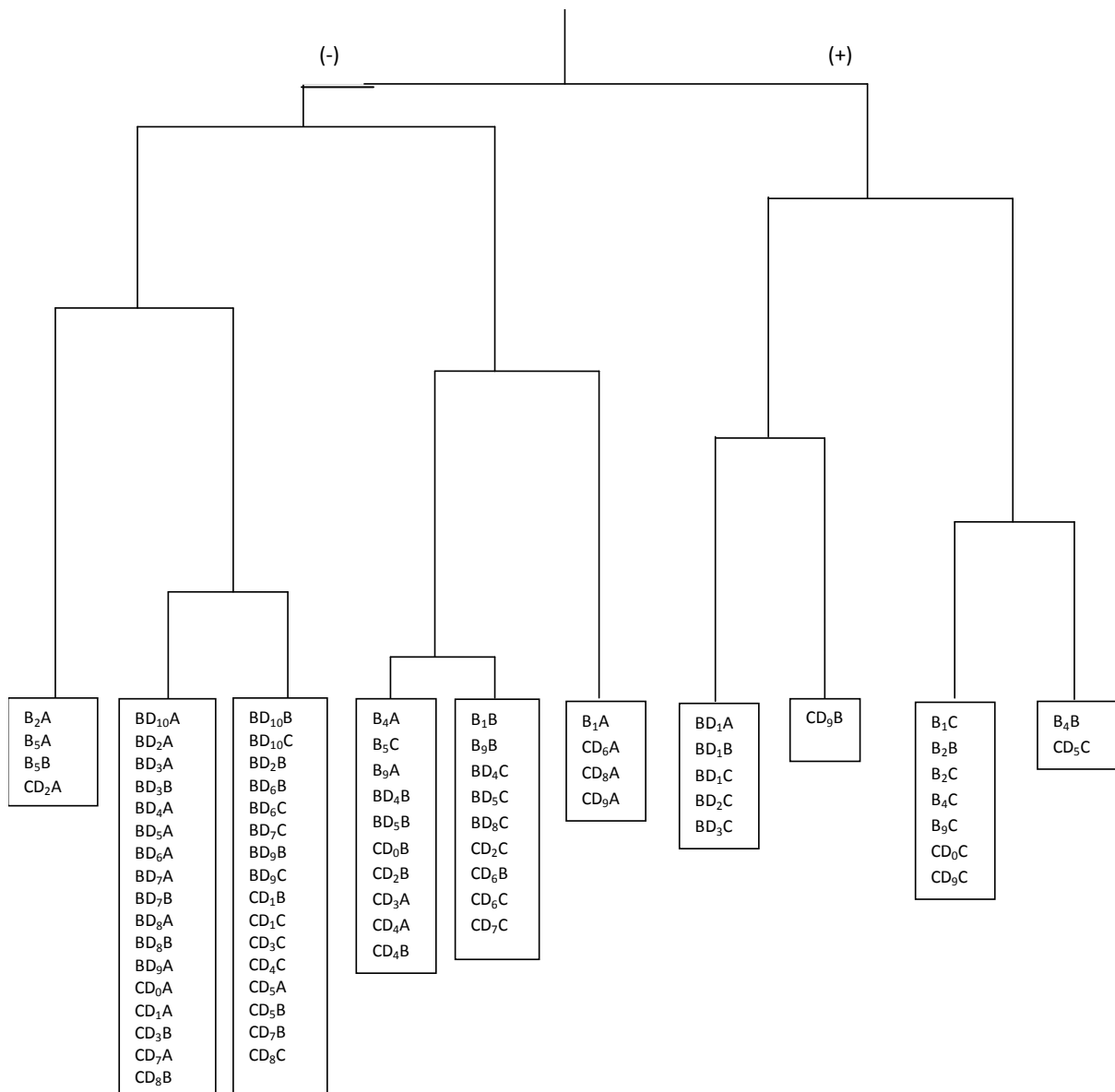
**Tab. 4 Wartości własne dla dwóch pierwszych osi ordynacyjnych DCA dla teras A, B i C Czarnego Dunajca, Białego Dunajca i Białki.**

<b>osie</b>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>
wartości własne	0.635	0.409	0.272	0.192
długość gradientu	4.607	3.272	3.18	2.394
skumulowany procent wariacji danych gatunkowych	10.4	17.2	21.7	24.8

Inaczej niż w przypadku zgrupowań biegaczowatych potoku Porębianka przedstawia się diagram ordynacyjny zgrupowań rzek Czarnego Dunajca, Białego Dunajca i Białki (Ryc. 8a i Ryc. 8b).

Dwie osie ordynacyjne analizy DCA opisują 17.2% wariacji (Tab. 4). Nie stwierdzono zależności zróżnicowania zgrupowań od stopnia przekształcenia teras zalewowych (Ryc. 8a). Niezbyt wyraźne są także różnice pomiędzy zgrupowaniami poszczególnych teras zalewowych, zaznacza się jednak gradient wzdłuż pierwszej osi ordynacyjnej związany z poszczególnymi terasami rzecznyymi (Ryc. 8b).

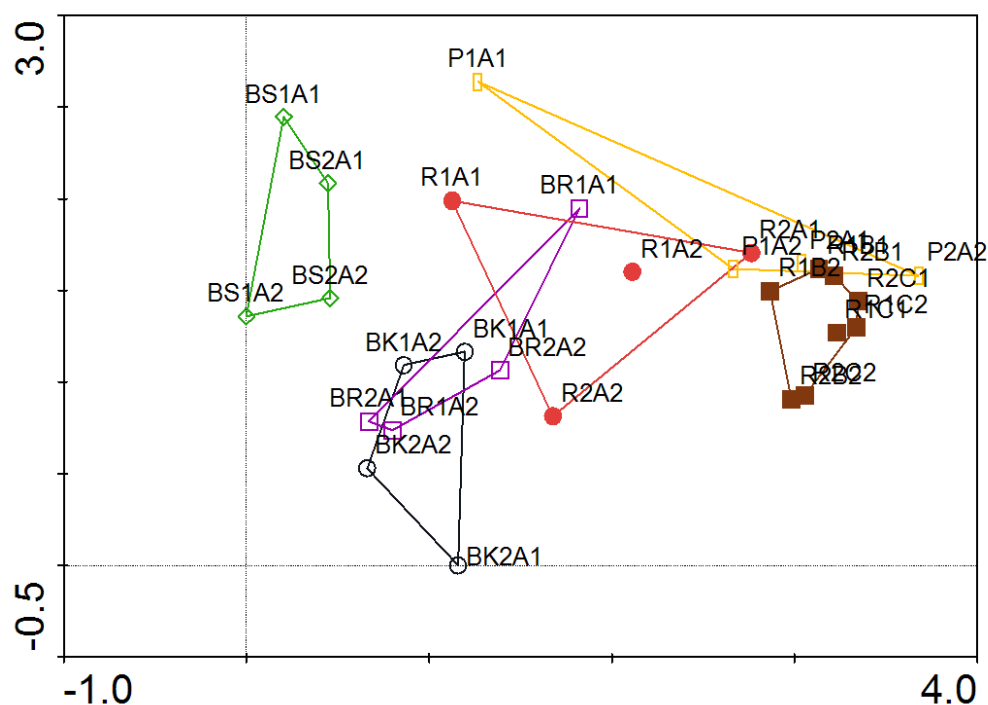
Bardziej wyraźny jest dendrogram powstały na podstawie analizy TWINSPAN, który ilustruje rycina 9. Wyraźnie widać duże znaczenie występowania terenów otwartych i leśnych. W pierwszym podziale, w grupie (+) znalazły się zgrupowania terasy zalewowej B i C w przekrojach nieregulowanych Czarnego Dunajca (CD), Białego Dunajca (BD) i Białki (B). W grupie (-) natomiast występują prawie wszystkie zgrupowania terasy A oraz zgrupowania obszarów przekształconych i regulowanych przez człowieka.



Ryc.9 Dendrogram analizy dyskryminacyjnej TWINSpan dla grupowań Czarnego Dunajca (CD), Białego Dunajca (BD) i Białki (B). Objasnienia skrótoów grupowań (Tab.2).

#### 4.2. Zróźnicowanie biegaczowatych na poszczególnych terasach zalewowych.

Aby wykazać rozkład grupowań biegaczowatych na poszczególnych terasach zalewowych zastosowano beztrendową analizę korespondencji. Rycina 10 ilustruje rozkład grupowań *Carabidae* zwirowisk nadrzecznych potoku Porębianka z terasy pierwszej (A) oraz miejsc referencyjnych terasy zalewowej trzeciej (C).



Ryc.10 Diagram ordynacyjny beztrendowej analizy korespondencji (DCA) dla zgrupowań biegaczy żwirowisk terasy A oraz miejsc referencyjnych terasy C w zależności od typu koryta rzecznej potoku Porębianka. Skróty zgrupowań jak w Tab. 2.

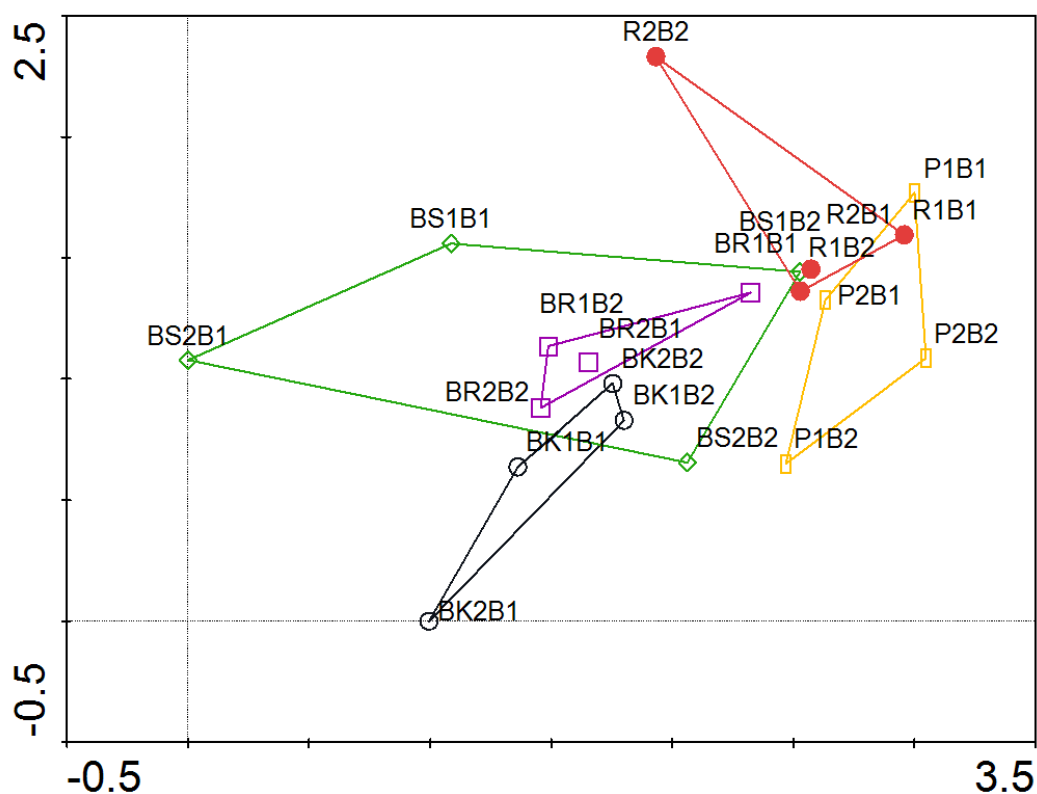
Tab. 5 Wartości własne dla dwóch pierwszych osi ordynacyjnych DCA dla terasy A Porębianki.

osie	1	2	3	4
wartości własne	0.529	0.298	0.154	0.099
długość gradientu	3.689	2.765	2.127	2.246
skumulowany procent wariancji				
danych gatunkowych	15	23.4	27.8	30.6

Dwie pierwsze osie ordynacyjne opisują 23.4% wariancji (Tab. 5). Zgrupowania żwirowiskowe nie tworzą wyraźnych grup, chociaż można zauważyć tendencję do wyodrębniania się grupy zawierającej zgrupowania terasy zalewowej pierwszej przekrojów o regulacji terasowej świeżej (BS), gdzie żwirowiska były bardzo silnie wykształcone i tym samym nie skorelowane ze zgrupowaniami odcinków referencyjnych (R) terasy zalewowej trzeciej (C). Inaczej jest w przypadku zgrupowań terasy A przekrojów z regulacjami betonowymi (P) oraz odcinków referencyjnych (R). Dowodzi to, iż kształt i

budowa przekroju poprzecznego koryta rzecznoego ma również duże znaczenie dla różnicowania zgrupowań żyjących w tych środowiskach nadbrzeżnych

Podobnie przedstawia się diagram ordynacyjny zgrupowań biegaczowatych terasy zalewowej drugiej (B) potoku Porębianka (Ryc. 11). Dwie pierwsze osie ordynacyjne opisują 25.3% wariancji (Tab. 6). Na podstawie diagramu wyróżniono zgrupowania biegaczowatych przekrojów z regulacjami betonowymi (P) oraz odcinków referencyjnych (R) terasy zalewowej B. Wyodrębniają się także zgrupowania terasy zalewowej B ale regulacji terasowych świeżych (BS), terasowych sukcesyjnych (BR) oraz korytowych (BK).



Ryc.11 Diagram ordynacyjny beztrendowej analizy korespondencji (DCA) dla zgrupowań biegaczy terasy zalewowej B na podstawie klasyfikacji w zależności od typu koryta potoku Porębianka. Skróty zgrupowań jak w Tabeli 2.

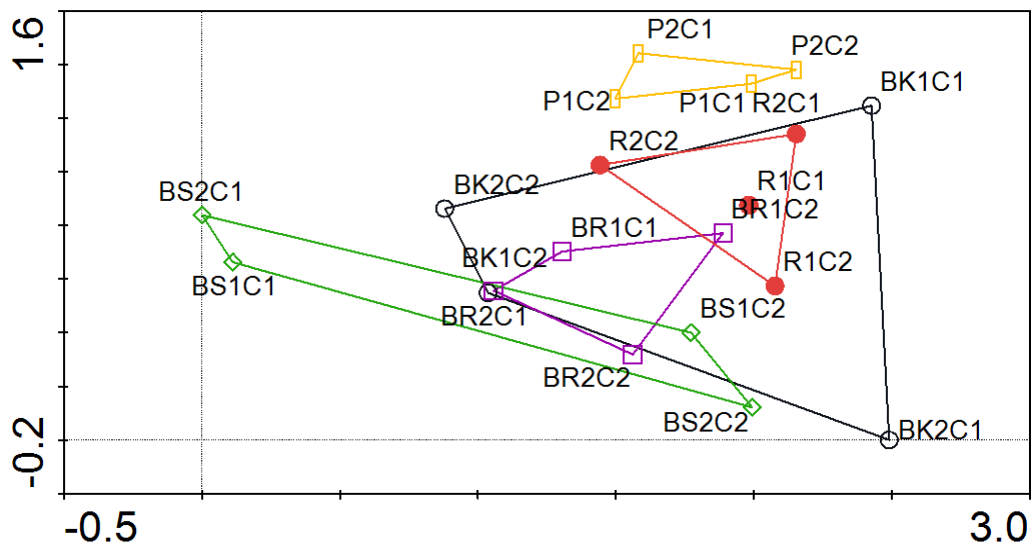
Tab. 6 Wartości własne dla dwóch pierwszych osi ordynacyjnych DCA dla terasy B Porębianki.

<b>osie</b>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>
wartości własne	0.449	0.172	0.119	0.08
długość gradientu	3.047	2.331	1.785	1.453
skumulowany procent wariacji danych gatunkowych	18.3	25.3	30.1	33.4

Natomiast na podstawie diagramu ordynacyjnego beztrendowej analizy korespondencji dla zgrupowań biegaczowatych z terasy zalewowej C potoku Porębianka (Ryc.12), którego dwie pierwsze osie opisują 28.8% wariacji nie udało się wyróżnić wyraźnych grup (Tab. 7). Brak wyraźnego rozgraniczenia na grupy wskazuje na podobieństwo gatunków zasiedlających to środowisko. Zaznacza się jednak gradient wzdłuż pierwszej osi ordynacyjnej związany ze stopniem poszycia przez rośliny na terasie zalewowej C. Stanowiska terasy zalewowej trzeciej (C) o regulacjach terasowych świeżych (BS) są rozmieszczone na łące w przeciwieństwie do stanowisk terasy zalewowej trzeciej ale o regulacjach korytowych (BK), betonowych (P) czy odcinków referencyjnych (R), które występowały w lesie.

**Tab. 7 Wartości własne dla dwóch pierwszych osi ordynacyjnych DCA dla terasy C potoku Porębianka.**

<b>osie</b>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>
wartości własne	0.383	0.111	0.066	0.038
długość gradientu	2.491	1.443	1.687	1.21
skumulowany procent wariacji danych gatunkowych	22.3	28.8	32.6	34.9

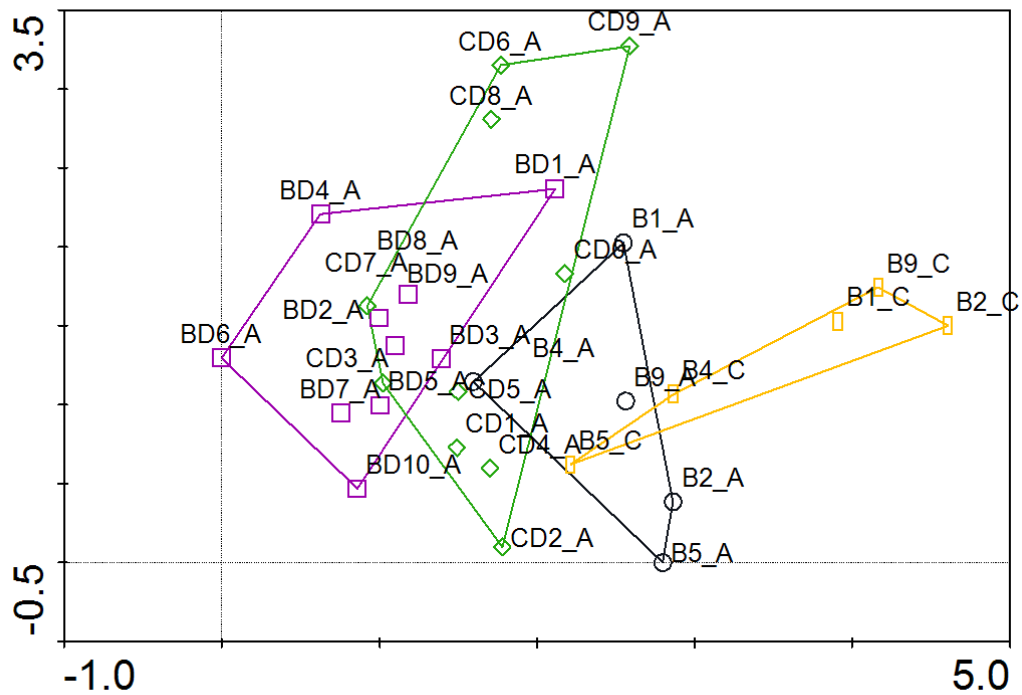


Ryc. 12 Diagram ordynacyjny beztrendowej analizy korespondencji dla grupowań biegaczowatych z terasy C w zależności od typu koryta potoku Porębianka. Skróty grupowań jak w Tabeli 2.

W przypadku systemów rzecznych rzek górskich Kotliny Nowotarskiej także zastosowano beztrendową analizę korespondencji dla wykazania zróżnicowania grupowań biegaczowatych z terasy zalewowej pierwszej, co ilustruje rycina 13.

Tab. 8 Wartości własne dla dwóch pierwszych osi ordynacyjnych DCA dla terasy A oraz odcinków referencyjnych terasy C Białki.

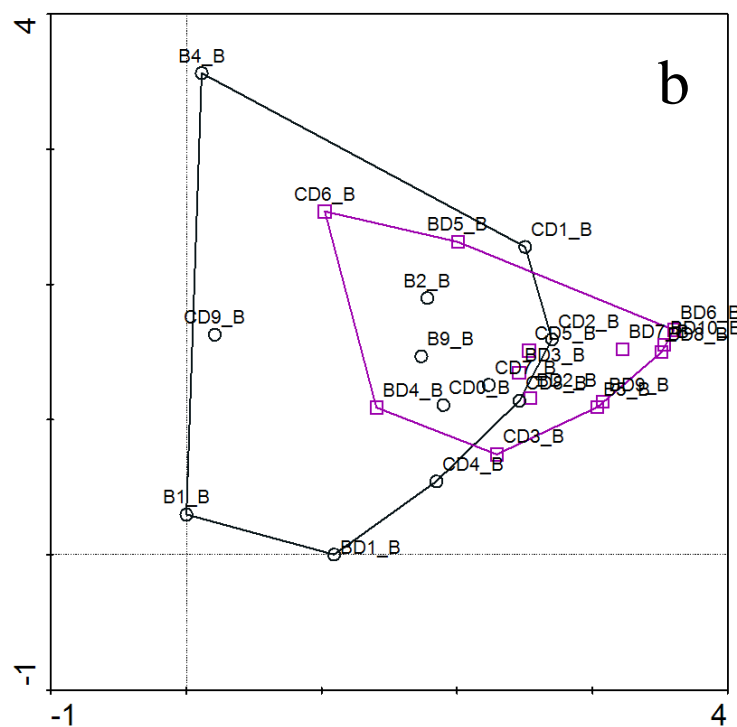
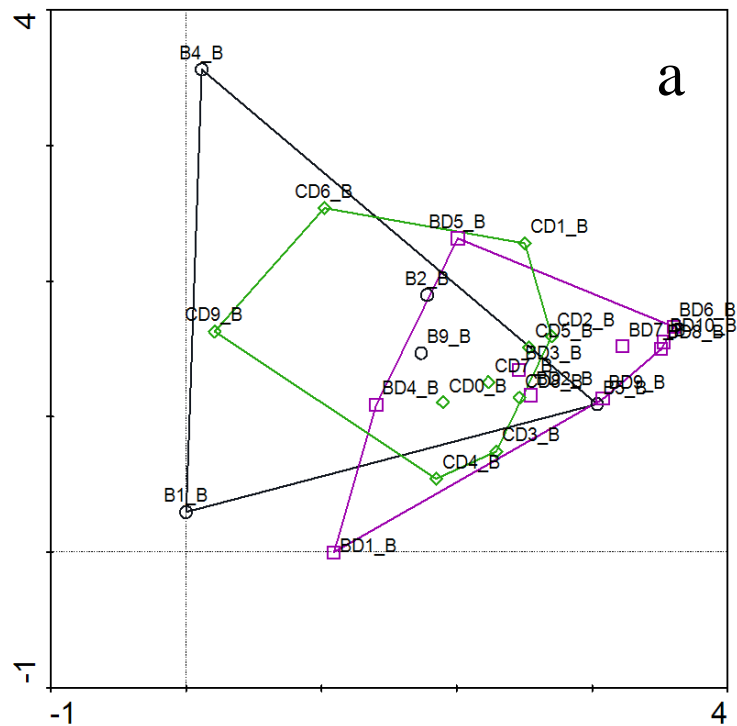
osie	1	2	3	4
wartości własne	0.549	0.378	0.204	0.134
długość gradientu	4.189	2.905	3.367	2.064
skumulowany procent wariacji danych gatunkowych	10.2	17.2	21	23.4



Ryc. 13 Diagram ordynacyjny beztrendowej analizy korespondencji dla grupowań biegaczowatych z terasy A Czarnego Dunajca, Białego Dunajca i Białki oraz odcinków referencyjnych (C) Białki. Skróty grupowań jak w Tabeli 2.

Dwie pierwsze osie diagramu ordynacyjnego opisują 17.2 % wariacji (Tab. 8). Nie wyodrębniono wyraźnych grup grupowań biegaczowatych żwirowisk. Zaznacza się jednak gradient wzdłuż pierwszej osi ordynacyjnej związany ze stopniem przekształcenia badanych systemów rzecznych. Wykazano iż najbardziej zaburzonym i przekształconym jest system Białego Dunajca, w przeciwieństwie do Białki, która zachowuje naturalny charakter. Natomiast Czarny Dunajec znajduje się pośrodku tego gradientu.

Podobnie w przypadku grupowań biegaczowatych terasy B przeprowadzono beztrendową analizę korespondencji, której diagram przedstawiono na rycinie 14a i 14b.



Ryc. 14 Diagram ordynacyjny beztrendowej analizy korespondencji (DCA) dla zgrupowań biegaczowych terasy B Czarnego Dunajca, Białego Dunajca i Białki w zależności od (a) typu systemu rzecznego, (b) stopnia przekształcenia. Kolorem czarnym oznaczono zgrupowania obszarów naturalnych, natomiast fioletowym zgrupowania terenów przekształconych. Skróty zgrupowań jak w Tabeli 2.

Dwie pierwsze osie ordynacyjne opisują 16.8 % wariacji (Tab. 9). Nie wyodrębniono wyraźnych grup zgrupowań biegaczy. Jednak zarówno w przypadku



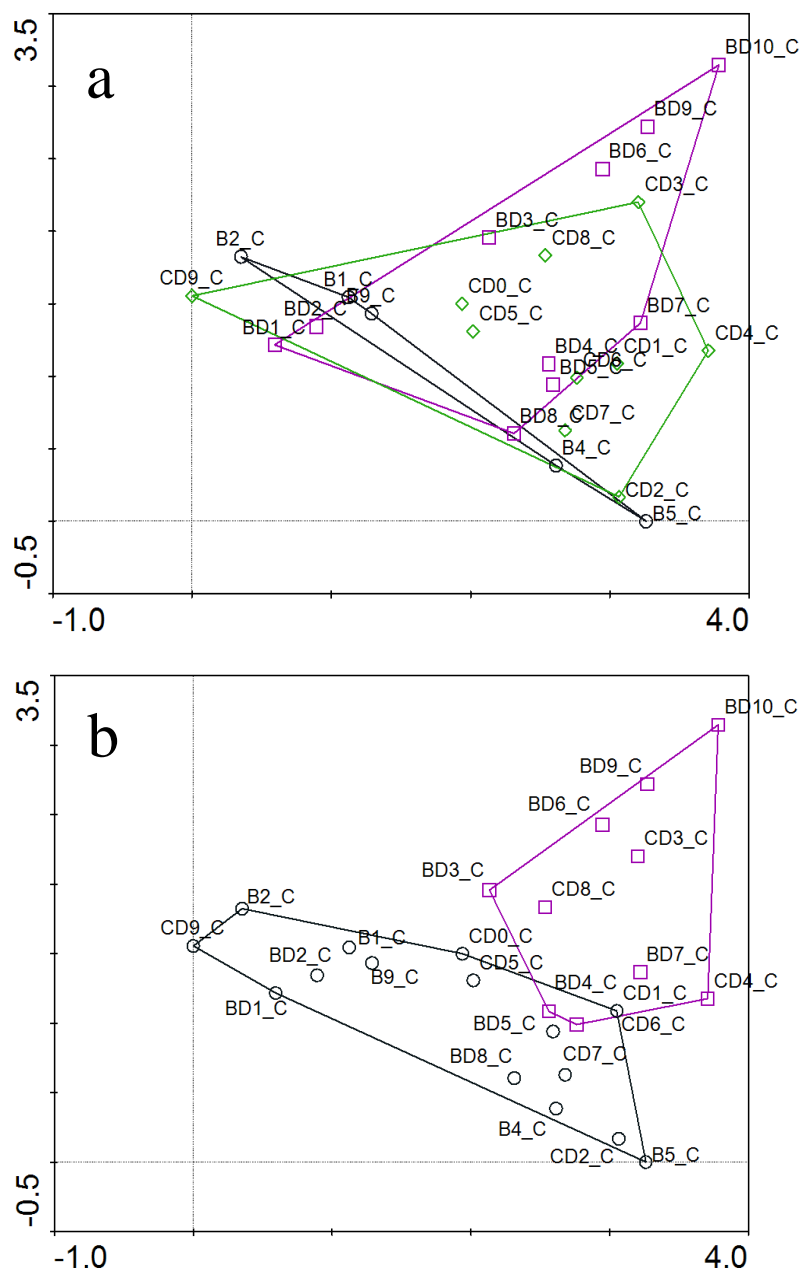
klasyfikacji zgrupowań w zależności od typu rzeki (Ryc. 14a) jak i w zależności od stopnia przekształcenia (Ryc. 14b) widoczny jest gradient biegnący wzdłuż pierwszej osi ordynacyjnej hierarchizujący badane systemy rzeczne według stopnia przekształcenia, od systemu naturalnego, w tym przypadku tak jak na terasie A Białki, po najmocniej przekształcony Biały Dunajec.

**Tab. 9** Wartości własne dla dwóch pierwszych osi ordynacyjnych DCA Czarnego Dunajca, Białego Dunajca i Białki terasy B.

<b>osie</b>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>
wartości własne	0.527	0.334	0.211	0.157
długość gradientu	3.602	3.563	3.094	1.967
skumulowany procent wariancji danych gatunkowych	10.3	16.8	20.9	24

Powyższe wyniki potwierdza także diagram beztrendowej analizy korespondencji dla terasy C Czarnego Dunajca, Białego Dunajca i Białki zarówno w przypadku klasyfikacji w zależności od typu rzeki (Ryc. 15a) jak i stopnia przekształcenia (Ryc. 15b).

Dwie pierwsze ordynacyjne opisują 21.9 % wariancji (Tab. 10). W przypadku klasyfikacji w zależności od typu systemu rzeczno (Ryc. 15a) nie widać wyraźnych grup zgrupowań biegaczowatych, co dowodzi podobieństwa gatunkowego żyjących tam biegaczy. Natomiast w przypadku klasyfikacji według stopnia przekształcenia koryta (Ryc. 15b) Czarnego Dunajca, Białego Dunajca i Białki wyodrębniono dwie grupy. Do pierwszej grupy zaliczają się zgrupowania stanowisk naturalnych, natomiast drugą grupę tworzą zgrupowania stanowisk o różnym stopniu przekształcenia koryta rzeczno.



Ryc.15 Diagram ordynacyjny beztrendowej analizy korespondencji (DCA) dla zgrupowań biegaczowatych terasy C Czarnego Dunajca, Białego Dunajca i Białki w zależności od: (a) typu systemu rzecznego; (b) stopnia przekształcenia. Kolorem czarnym oznaczono zgrupowania terenów naturalnych, natomiast kolorem fioletowym – przekształconych. Skróty zgrupowań jak w Tab. 2.

Tab. 10 Wartości własne dla dwóch pierwszych osi ordynacyjnych DCA Czarnego Dunajca, Białego Dunajca i Białki terasy C.

osie	1	2	3	4
wartości własne	0.592	0.343	0.195	0.13
długość gradientu	3.783	3.148	2.24	3.069
skumulowany procent wariancji				
danych gatunkowych	13.8	21.9	26.4	29.5

### 4.3 Czynniki środowiskowe wpływające na zróżnicowanie zgrupowań biegaczowatych.

Na podstawie selekcji postępującej kanonicznej analizy korespondencji (CCA) przeprowadzono ranking czynników środowiskowych w zależności od stopnia opisu zróżnicowania zgrupowań (Tab. 11). Czynnikiem, które istotnie statystycznie opisują zróżnicowanie zgrupowań są: występowanie podłoża kamienistego na terasie zalewowej A (Kam w A), stopień pokrycia przez rośliny (% rośl), występowanie trawy na terasie A (trawa/za) oraz łąki na terasie zalewowej C (Łąka w C). Z pierwszą osią ordynacyjną, która opisuje 36.2 % wariacji (Tab. 12) korelują: kamieńce na terasie zalewowej A oraz procent poszycia roślin na danym stanowisku. Z drugą osią ordynacyjną koreluje łąka na terasie C oraz występowanie trawy na terasie A. Na podstawie ryciny 16 ilustrującej wyniki powyżej opisanej analizy nie stwierdzono zależności pomiędzy typem regulacji a zróżnicowanie zgrupowań.

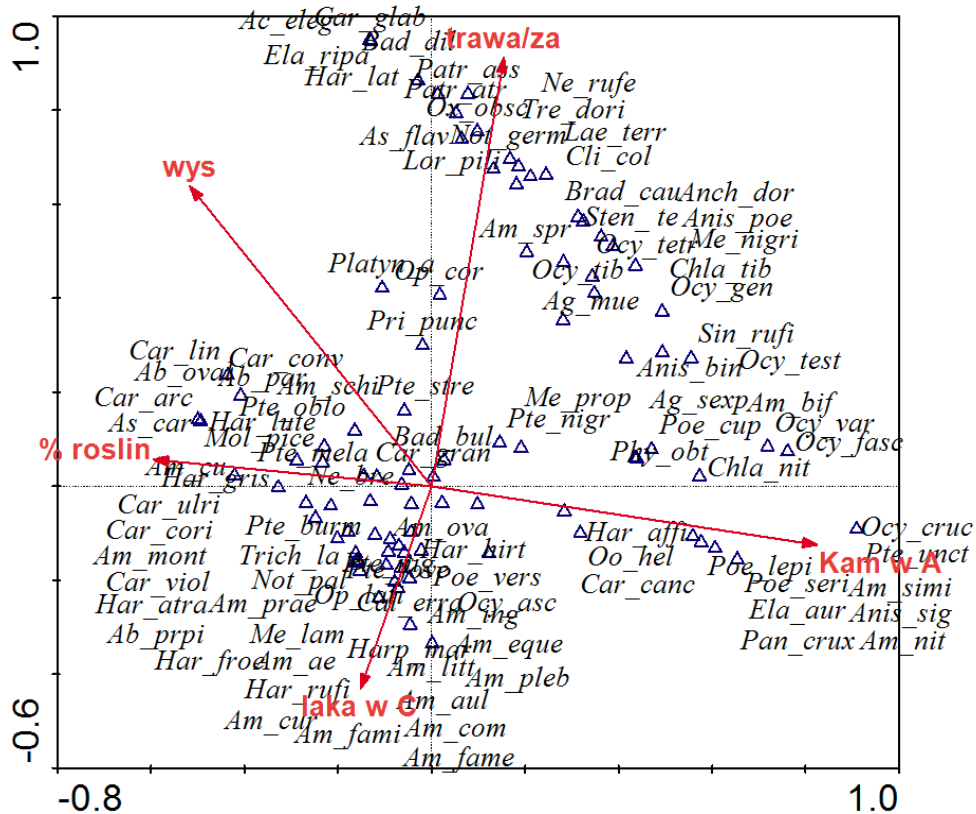
**Tab. 11 Podsumowanie selekcji postępującej kanonicznej analizy korespondencji (CCA) dla całości zgrupowań biegaczowatych potoku Porębianka. Skróty zmiennych środowiskowych opisano w Tabeli 1.**

Zmienna	lambda	test permutacji Monte Carlo
łąka w B	0.03	ns
zar w B	0.12	ns
skała	0.14	ns
reg.kam	0.15	ns
nachyl.	0.15	ns
odc.natu	0.16	ns
łąka w C	0.18	P= 0.0200 ; F= 1.70
reg.kory	0.18	ns
las w C	0.19	ns
reg.beto	0.19	ns
wys rośl	0.26	ns
textura	0.28	ns
trawa/za	0.28	P=0.0020 ; F= 3.26
wys.wody	0.28	ns
głęb do	0.28	ns
wys	0.29	P= 0.0020 ; F= 2.52
odl od b	0.3	ns
% roślin	0.31	P=0.0080 ; F= 2.57
żwir	0.31	ns
ziemia	0.32	ns
kam w A	0.36	P= 0.0020 ; F= 3.76

Tab. 12 Wartości własne dla dwóch pierwszych osi ordynacyjnych kanonicznej analizy korespondencji (CCA) dla całości zgrupowań systemu Porębianki.

osie	1	2	3	4
wartości własne	0.451	0.293	0.226	0.162
korelacje gatunek-środowisko	0.911	0.895	0.84	0.79
skumulowany procent wariacji danych gatunkowych	7.7	12.7	16.6	19.3
relacjo gatunki-środowisko	36.2	59.7	77.8	90.8

Diagram ordynacyjny kanonicznej analizy korespondencji wyróżnił kilka grup gatunków związanych z charakterystycznymi parametrami środowiskowymi (Ryc. 16).

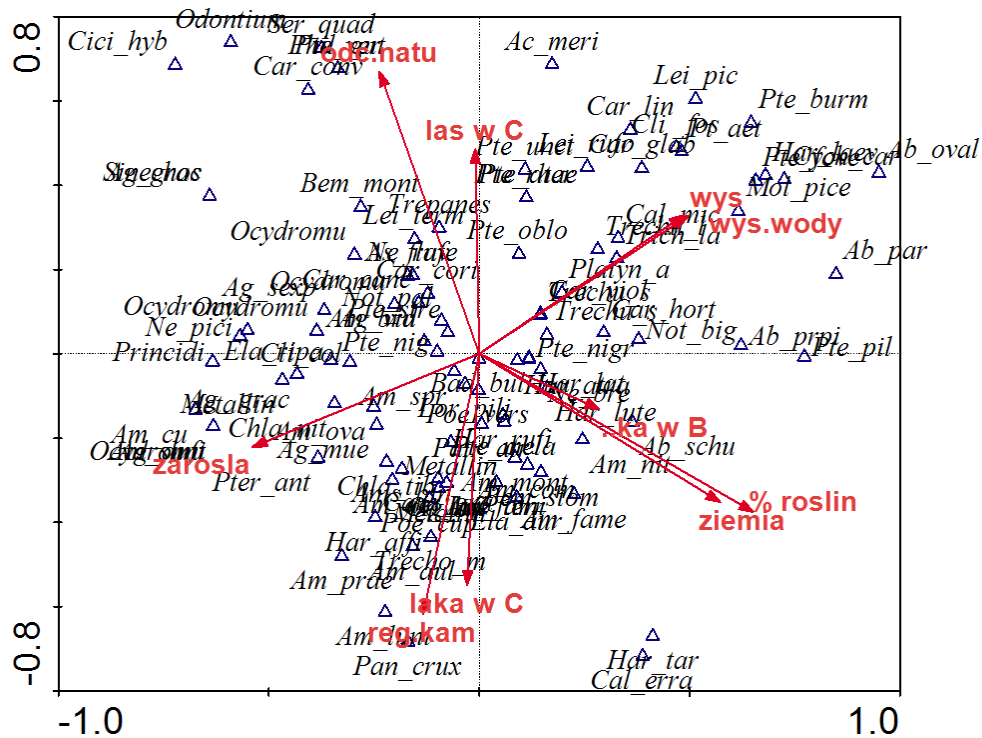


Ryc.16 Diagram ordynacyjny kanonicznej analizy korespondencji (CCA) dla wszystkich zgrupowań biegaczowatych potoku Porębianka. Skrótów gatunków w Aneksie 1. Skrótów zmiennych środowiskowych w Tab. 1.

Wyróżniono cztery grupy skupiające gatunki *Carabidae* korelujące z różnymi czynnikami środowiskowymi. Pierwsza grupa wyodrębnia gatunki pozytywnie skorelowane z występowaniem kamieńcy na terasie zalewowej pierwszej (Kam w A). W

grupie tej znajdują się gatunki o małych rozmiarach ciała, jak na przykład *Ocydromus cruciatum*, *Amara similata* itp. W drugiej grupie skorelowanej pozytywnie z występowaniem trawy (trawa/za) na terasie A znajdują się gatunki mieszczące się raczej w średnich klasach wielkości ciała, jak na przykład *Nebria rufescens*, *Clivina collaris*. Trzecia grupa skupia gatunki biegaczy o dużych rozmiarach ciała, na przykład *Carabus violaceus*, *Carabus caryaceus*. Grupa ta leży w gradiencie stopnia pokrycia przez rośliny (% rośl). Oraz czwarta grupa skorelowana dodatkowo z występowaniem łąki na terasie C (łąka w C). W tej grupie odnaleźć można gatunki o niewielkich rozmiarach ciała jak na przykład *Amara plebeja*, *Amara curta*. Tak wyraźny podział gatunków biegaczowatych na powyżej opisane grupy dowodzi, iż wielkość ciała tych owadów jest bardzo ważnym parametrem struktury zgrupowań uzależnionym od odległości od lustra wody oraz od przekształceń wywołanych przez człowieka.

Podobny rozkład gatunkowy w zależności od czynników środowiskowych uzyskano na podstawie selekcji postępującej kanonicznej analizy korespondencji dla gatunków biegaczowatych systemów Czarnego Dunajca, Białego Dunajca oraz Białki (Ryc. 17). Wyróżniono czynniki środowiskowe istotne statystycznie dla zróżnicowania gatunkowego biegaczowatych (Tab. 13). Czynnikiemami tymi są stopień pokrycia przez rośliny, występowanie gleby, obecność odcinków naturalnych, wysokość n.p.m., występowanie regulacji kamienistych, obecność łąki zarówno na terasie zalewowej B jak i C, wysokość wody oraz występowanie lasu na terasie zalewowej C. Z pierwszą osią ordynacyjną, która opisuje 23.2 % wariancji korelują: łąka na terasie B, ziemia, procent roślin oraz zarośla (Tab. 14). Natomiast z drugą osią ordynacyjną korelują: odcinki naturalne, las na terasie zalewowej C, łąka na terasie zalewowej C oraz regulacje kamieniste.



Ryc.17 Diagram ordynacyjny kanonicznej analizy korespondencji (CCA) dla wszystkich zgrupowań biegaczowatych Czarnego Dunajca, Białego Dunajca i Białki. Skrótowo gatunków w Aneksie 2. Skrótowo zmiennych środowiskowych w Tab. 1.

Tab. 13 Podsumowanie selekcji postępującej kanonicznej analizy korespondencji (CCA) dla zgrupowań biegaczowatych rzek: Czarny Dunajec, Biały Dunajec i Białka. Skrótowo zmiennych środowiskowych opisano w Tab. 1.

Zmienna	Lambda	test permutacji Monte Carlo
nachyl.	0.15	ns
łaka w B	0.15	P=0.0220 ; F= 1.66
Kamieńce	0.16	ns
odl od b	0.17	ns
las w C	0.18	ns
łaka w C	0.2	P=0.0040 ; F= 1.72
skała	0.25	ns
żwir	0.25	ns
głęb do	0.25	ns
textura	0.25	ns
reg.kam	0.25	P=0.0020 ; F= 1.78
reg.beto	0.26	ns
piach	0.26	ns
wys.wody	0.28	ns
wys	0.28	P= 0.0020 ; F= 2.20
odc.natu	0.29	P=0.0020 ; F= 2.25
wys roślin	0.32	ns
zarosła	0.34	P=0.0240 ; F= 2.73
ziemia	0.34	P= 0.0020 ; F= 1.95
%roślin	0.37	P= 0.0020 ; F= 3.04

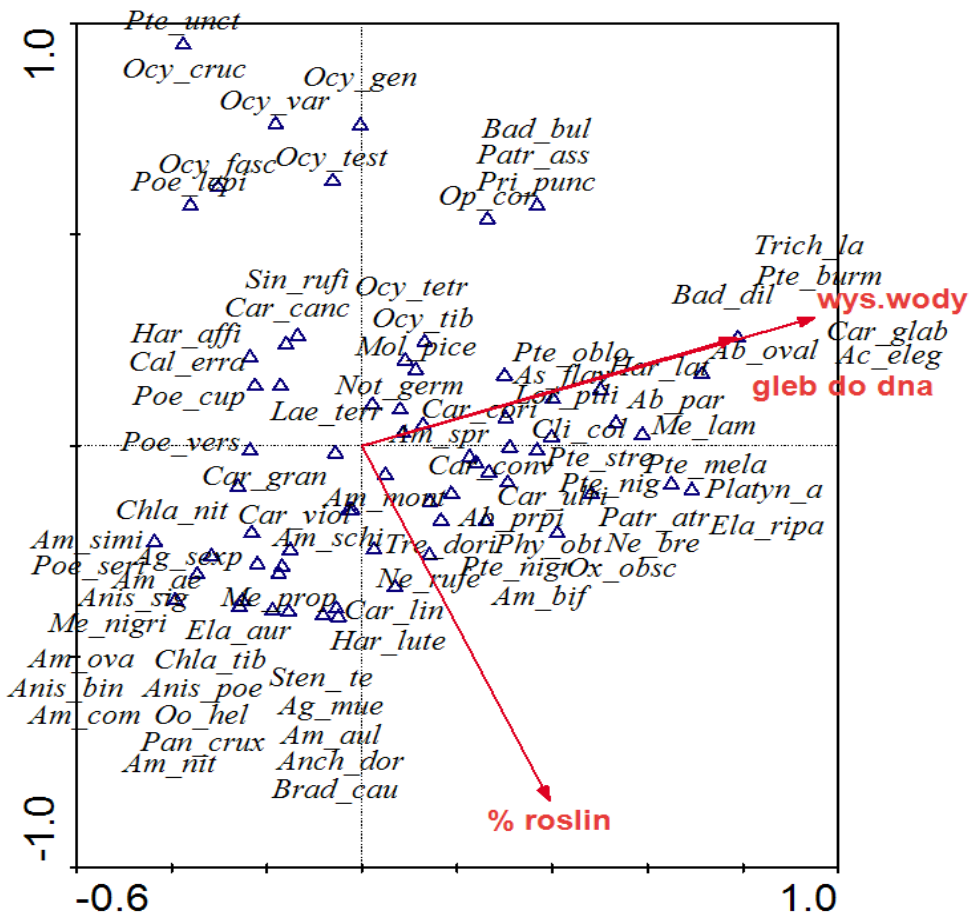
**Tab. 14 Wartości własne dla dwóch pierwszych osi ordynacyjnych CCA Czarnego Dunajca, Białego Dunajca i Białki.**

<b>osie</b>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>
wartości własne	0.542	0.392	0.298	0.263
relacje gatunkowo-środowiskowe	0.894	0.789	0.835	0.825
skumulowany procent wariacji danych środowiskowych	5.9	10.1	13.4	16.3
relacji gatunkowo-środowiskowych	23.2	40.1	52.9	64.1

Wyodrębniono pięć grup gatunków, które układają się w gradientach wyżej wymienionych zmiennych środowiskowych (Ryc. 17). Pierwszą grupę tworzą gatunki dodatnio skorelowane z procentem poszycia roślinnością oraz występowaniem gleby. Zaliczono do niej chrząszcze o średnich rozmiarach ciała. Do drugiej grupy należą gatunki dodatnio skorelowane ze zmiennymi: wysokość wody oraz wysokość n.p.m.. Gatunki o małych rozmiarach ciała tworzą grupę trzecią leżącą w dodatnim gradiencie występowania odcinków naturalnych, natomiast negatywnie skorelowane ze stopniem pokrycia przez rośliny i występowaniem gleby. Czwartą grupę wyodrębniają gatunki o średnich rozmiarach ciała skorelowane dodatnio z występowaniem zarośli. Piąta grupa jest utworzona przez chrząszcze o małych i średnich rozmiarach ciała skorelowane dodatnio z występowaniem regulacji kamienistej oraz łąką na terasie zalewowej C.

#### **4.4 Czynniki wpływające na zróżnicowanie zgrupowań biegaczowatych na terasie zalewowej pierwszej (A).**

W celu określenia, które czynniki środowiskowe są istotne statystycznie dla zróżnicowania gatunkowego biegaczowatych zamieszkujących środowiska nadrzeczne terasy zalewowej najbliższej brzegowi potoku Porębianka, zastosowano selekcję postępującą kanonicznej analizy korespondencji (CCA) (Ryc. 18).



Ryc.18 Diagram ordynacyjny kanonicznej analizy korespondencji (CCA) dla zróżnicowania gatunkowego biegaczowatych na terasie zalewowej A potoku Porębianka. Skróty gatunków w Aneksie 1, skróty zmiennych środowiskowych jak w Tab. 1.

Tabela numer 15 ukazuje, które czynniki środowiskowe istotnie statystycznie opisują zróżnicowanie zgrupowań biegaczowatych na terasie zalewowej A. Są to: wysokość wody w korycie rzeki (wys. wody) oraz stopień pokrycia roślinnością (% roślin). Pierwsza zmienna środowiskowa koreluje z pierwszą a osią ordynacyjną, która opisuje 54.4 % wariacji (Tab. 16), natomiast druga zmienna koreluje z drugą osią ordynacyjną. Z ryciny 18 wynika, iż gatunki biegaczowatych łączą się w trzy grupy w zależności od istotnych statystycznie zmiennych środowiskowych. Do pierwszej grupy należą gatunki biegaczowatych charakteryzujące się średnimi bądź dużymi rozmiarami ciała na przykład *Carabus glabratus*, *Abax ovalis*. Grupa ta umiejscowiona jest w gradiencie wysokości wody. Drugą grupę tworzą gatunki o małych rozmiarach ciała, ujemnie skorelowane z



drugą zmienną środowiskową jaką jest stopień pokrycia roślinnością. Natomiast do trzeciej grupy zaliczono gatunki o małych lub średnich rozmiarach ciała, w ujemnym gradiencie ze zmienną wysokości wody na przykład *Amara similata*, *Amara communis*.

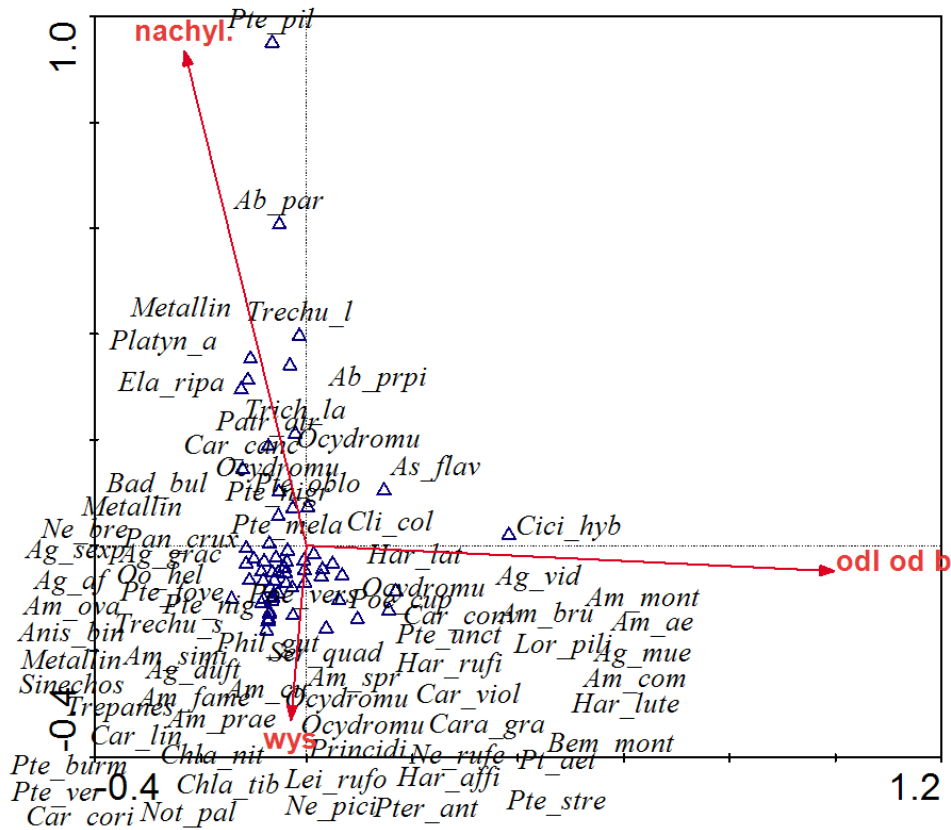
**Tab. 15. Podsumowanie selekcji postępującej kanonicznej analizy korespondencji (CCA) dla zgrupowań biegaczowatych terasy A Porębianki. Skróty zmiennych środowiskowych podano w Tab. 1.**

Zmienna	Lambda	test permutacji Monte Carlo
skala	0.18	ns
reg.kam	0.28	ns
odc.natu	0.29	ns
nachyl.	0.3	ns
%roślin	.....	.....
.....	.....	.....
.....	.....	.....
.....	.....	.....
.....	.....	.....
.....	.....	.....
.....	.....	.....
.....	.....	.....
.....	.....	.....
.....	.....	.....
.....	.....	.....
.....	.....	.....
.....	.....	.....
.....	.....	.....

**Tab. 16 Wartości własne dla dwóch pierwszych osi ordynacyjnych CCA dla terasy A Porębianki.**

osie	1	2	3	4
wartości własne	0.628	0.305	0.221	0.443
korelacje gatunki-środowisko	0.958	0.899	0.934	0
skumulowany procent wariacji danych środowiskowych	15.4	22.8	28.3	39.1
relacji gatunki-środowisko	54.4	80.8	100	0

Natomiast sposób zróżnicowania gatunków terasy zalewowej A systemów rzecznych Czarnego Dunajca, Białego Dunajca i Białki przedstawiono na rycinie 19.



Ryc.19 Diagram ordynacyjny kanonicznej analizy korespondencji (CCA) dla zróżnicowania gatunkowego biegaczowatych na terasie zalewowej A rzek Czarnego Dunajca, Białego Dunajca i Białki. Skrótów nazw gatunkowych w Aneksie 2. Skrótów parametrów środowiskowych umieszczono w Tab. 1.

W tabeli numer 17 ukazano czynniki środowiskowe istotne statystycznie dla rozkładu zgrupowań i gatunków nadbrzeżnych biegaczowatych w badanych systemach. Tymi czynnikami są odległość od brzegu, wysokość oraz nachylenie. Pierwsza zmienna środowiskowa koreluje z pierwszą osią ordynacyjną, która opisuje 49.1 % wariancji (Tab.18). Natomiast dwie pozostałe zmienne korelują z drugą osią ordynacyjną. Na diagramie ordynacyjnym kanonicznej analizy korespondencji dla zróżnicowania gatunkowego biegaczowatych, który ilustruje rycina 19, nie wyodrębniono wyraźnych grup gatunkowych układających się w gradientach zmiennych środowiskowych.

**Tab. 17** Podsumowanie selekcji postępującej kanonicznej analizy korespondencji (CCA) dla zgrupowań biegaczowatych z terasy A rzeki Czarny Dunajec, Biały Dunajec i Białka. Skrótów nazw zmiennych środowiskowych ilustruje Tab. 1.

Zmienna	Lambda	test permutacji Monte Carlo
wys.rośl	0.24	ns
żwir	0.24	ns
piach	0.3	ns
% roślin	0.31	ns
reg.kam	0.32	ns
reg.beto	0.33	ns
Kamieńce	0.34	ns
ziemia	0.34	ns
zarośla	0.34	ns
las w C	0.34	ns
łąka w B	0.34	ns
ska.a	0.36	ns
textura	0.36	ns
wys.wody	0.37	ns
wys	0.37	P= 0.0340 ; F= 1.52
łąka w C	0.38	ns
nachyl.	0.44	ns
odc.natu	0.47	ns
głęb do s	0.47	ns
odl od b	0.76	P=0.0020 ; F= 2.95

**Tab.18.** Wartości własne dla dwóch pierwszych osi ordynacyjnych kanonicznej analizy korespondencji (CCA) dla terasy A rzek Czarnego Dunajca, Białego Dunajca i Białki.

osie	1	2	3	4
wartości własne	0.766	0.429	0.367	0.656
korelacje gatunkowo-środowiskowe	0.967	0.936	0.87	0
skumulowany procent wariacji danych środowiskowych	11.4	17.8	23.2	33
relacji gatunkowo-środowiskowych	49.1	76.5	100	0

#### 4.5 Czynniki środowiskowe wpływające na zróżnicowanie zgrupowań biegaczowatych na terasie zalewowej drugiej (B).

W przypadku terasy zalewowej drugiej (B) tak jak w przypadku terasy pierwszej (A) przeprowadzono selekcję postępującą kanonicznej analizy korespondencji dla zróżnicowania zgrupowań i gatunków chrząszczy z rodziny *Carabidae* brzegów Porębianki. Przeprowadzono klasyfikację czynników środowiskowych w zależności od

stopnia opisu zróżnicowania gatunkowego (Ryc. 20) biegaczowatych na terasie zalewowej B. Czynniki istotnie statystycznie opisującymi owo zróżnicowanie są stopień pokrycia przez rośliny oraz textura (Tab. 19). Z pierwszą ordynacyjną, która opisuje 52% wariacji koreluje występowanie textury, natomiast procent pokrycia przez rośliny układa się w gradiencie drugiej osi ordynacyjnej (Tab. 20).

**Tab. 19** Podsumowanie selekcji postępującej kanonicznej analizy korespondencji (CCA) dla zgrupowań biegaczowatych potoku Porębianka dla terasy B. Opis skrótów zmiennych środowiskowych w Tab. 1.

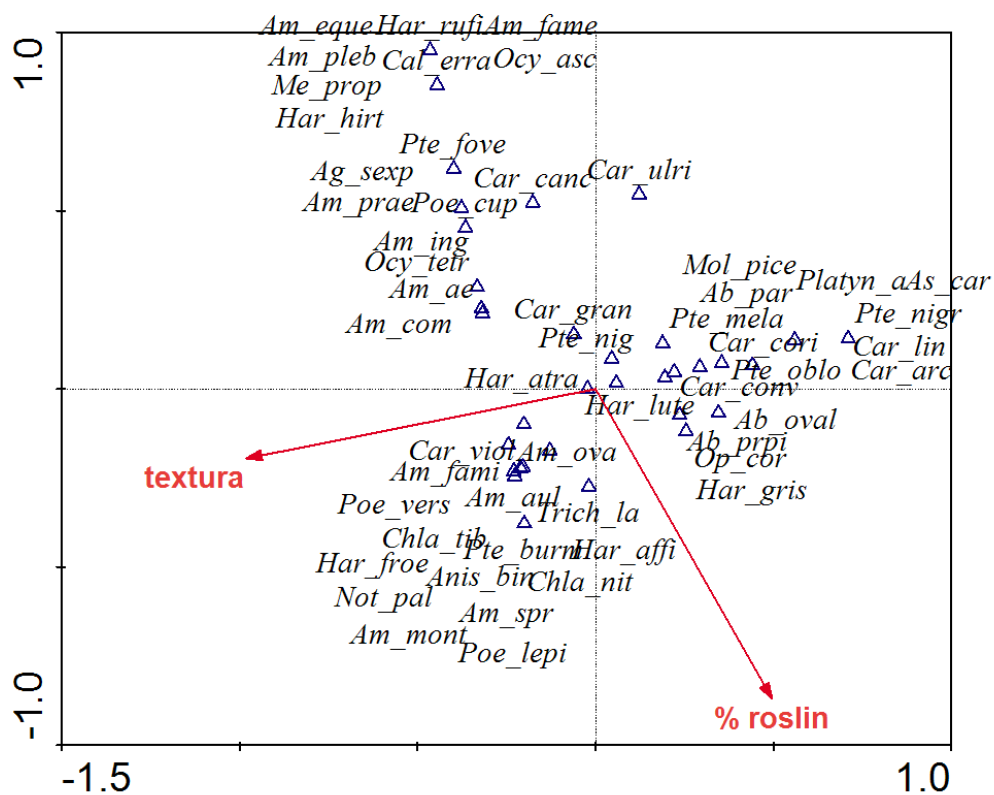
Zmienna	Lambda	test permutacji Monte Carlo
zar w B	0.14	ns
reg.kory	0.14	ns
nachyl.	0.15	ns
łąka w B	0.15	ns
las w C	0.15	ns
wys rośl	0.15	ns
odc.natu	0.17	ns
reg.kam	0.19	ns
odl od b	0.23	ns
reg.beto	0.24	ns
ziemia	0.24	ns
żwir	0.24	ns
głęb do	0.3	ns
wys.wody	0.33	ns
wys	0.33	ns
% roślin	0.34	P=0.0020 ; F= 2.79
textura	0.36	P=0.0020 ; F= 2.72

**Tab. 20** Wartości własne dla dwóch pierwszych osi ordynacyjnych CCA dla terasy B Porębianki.

osie	1	2	3	4
wartości własne	0.363	0.335	0.343	0.327
korelacje gatunki-środowisko	0.874	0.98	0	0
skumulowany precent wariacji danych gatunkowych	13.2	25.4	37.9	49.7
relacji gatunki-środowisko	52	100	0	0

Rycina 20, ilustrująca rozkład gatunków biegaczowatych na terasie B, pozwala wyodrębnić trzy grupy gatunków w zależności od zmiennych środowiskowych. Do

pierwszej grupy, leżącej w ujemnej korelacji z czynnikiem występowania tekstury należą gatunki biegaczy o dużych i średnich rozmiarach ciała, na przykład *Pterostihus niger*, *Carabus coriaceus*. Drugą grupę tworzą gatunki ujemnie skorelowane ze stopniem pokrycia przez rośliny, których rozmiary ciała mieszczą się w małych lub średnich klasach wielkości ciała, na przykład *Amara plebeja*, *Ocydromus ascedens*. Natomiast trzecia grupa składa się z gatunków o średnich rozmiarach ciała, na przykład *Amara spreta*, *Notiophilus palustris* i grupa leży w dodatnim gradiencie zmiennej tekstury.



Ryc.20 Diagram ordynacyjny kanonicznej analizy korespondencji (CCA) dla różnicowania gatunkowego biegaczowatych na terasie zalewowej B Porębianki. Skróty zmiennych środowiskowych podano w Tab. 1, natomiast nazw gatunkowych w Aneksie 1.

W przypadku różnicowania gatunków biegaczowatych zamieszkujących środowiska terasy zalewowej drugiej (B) brzegów Czarnego Dunajca, Białego Dunajca oraz Białki także zastosowano kanoniczną analizę korespondencji, którą ilustruje rycina 21. W tabeli numer 21 wyszczególniono czynniki środowiskowe istotnie statystycznie

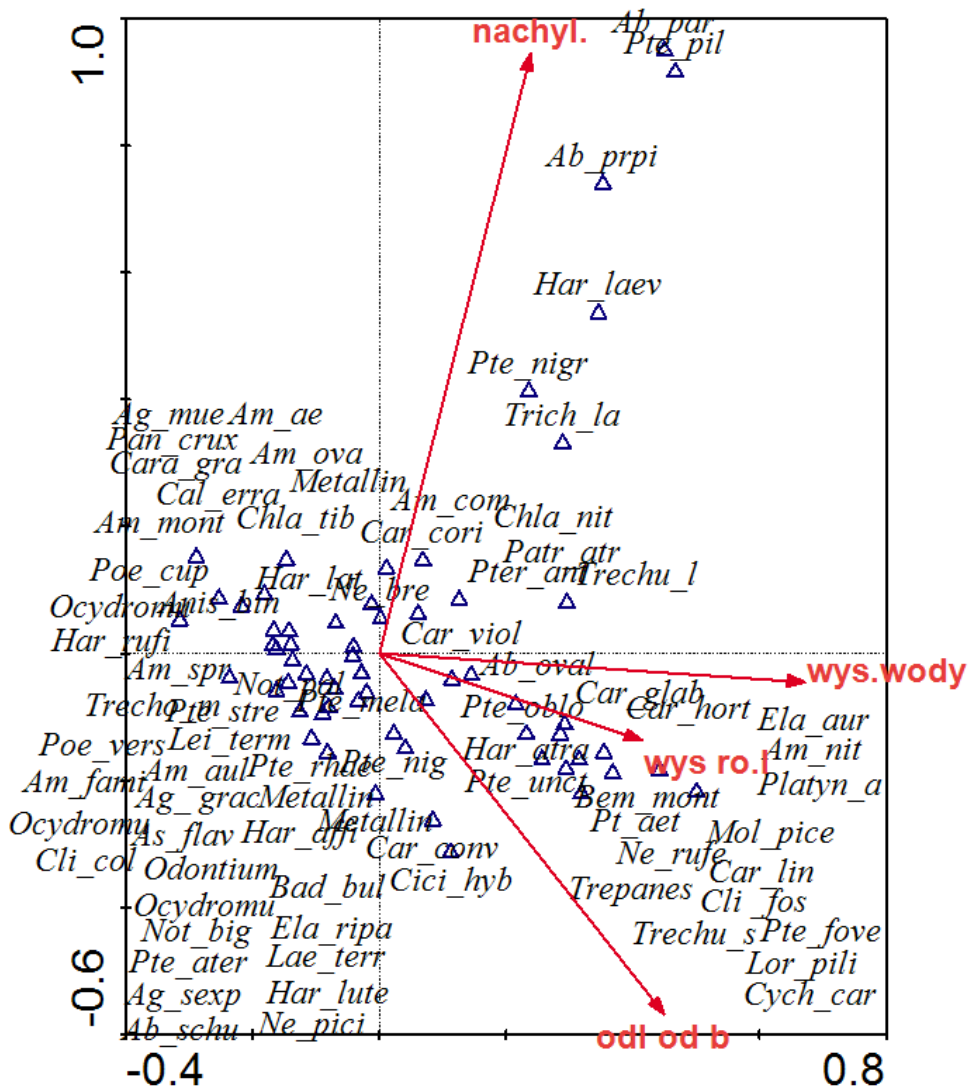
wpływające na rozkład zgrupowań i gatunków biegaczowatych na terasie B. Czynnikiemami tymi są: nachylenie, wysokość wody i odległość od brzegu oraz wysokość roślin. Wysokość roślin oraz wysokość wody leżą w gradiencie pierwszej osi ordynacyjnej która opisuje 35.5 % wariacji (Tab. 22). Natomiast nachylenie oraz odległość od brzegu leżą w gradiencie drugiej osi ordynacyjnej.

**Tab. 21** Podsumowanie selekcji postępującej kanonicznej analizy korespondencji (CCA) dla zgrupowań biegaczowatych terasy B Czarnego Dunajca, Białego Dunajca i Białki. Skrótów zmiennych środowiskowych objaśniono w Tab. 1.

Zmienna	Lambda	test permutacji Monte Carlo
kamieńce	0.15	ns
łąka w B	0.18	ns
reg.beto	0.22	ns
głęb do	0.24	ns
skała	0.24	ns
textura	0.24	ns
piach	0.25	ns
wys rośl	0.25	ns
żwir	0.26	ns
reg.kam	0.3	ns
łąka w C	0.3	ns
las w C	0.31	ns
odc.natu	0.32	ns
ziemia	0.37	ns
%roślin	0.38	ns
wys	0.38	ns
wys.wody	0.38	P=0.0040 ; F= 1.67
odl od b	0.45	P= 0.0020 ; F= 1.94
nachyl.	0.49	P= 0.0400 ; F= 2.05
zarośla	0.51	ns

**Tab. 22** Wartości własne dla dwóch pierwszych osi ordynacyjnych CCA dla terasy B systemów rzek Czarnego Dunajca, Białego Dunajca i Białki.

osie	1	2	3	4
wartości własne	0.572	0.488	0.373	0.178
korelacje gatunkowo-środowiskowe	0.958	0.967	0.878	0.812
skumulowany procent wariacji				
danych środowiskowych	9.6	17.8	24.1	27.1
relacji gatunkowo-środowiskowych	35.5	65.8	89	100



Ryc.21 Diagram ordynacyjny kanonicznej analizy korespondencji (CCA) dla różnicowania gatunkowego biegaczowatych na terasie zalewowej B Czarnego Dunajca, Białego Dunajca i Białki. Skróty zmiennych środowiskowych objaśnia Tab. 1, natomiast nazw gatunkowych Aneks 2.

Wyróżniono dwie grupy gatunków rozmieszczone w gradiencie wzdłuż pierwszej osi ordynacyjnej. Po lewej stronie diagramu zgrupowały się gatunki biegaczowatych o niewielkich lub średnich rozmiarach ciała jak (rodzaj *Ocydromus* czy *Amara*). Grupa ta negatywnie koreluje ze zmiennymi środowiskowymi: odległością od brzoza, wysokością wody oraz wysokością roślin. Natomiast do drugiej grupy należą gatunki zlokalizowane po prawej stronie wykresu, do których należą owady przeważnie o dużych lub średnich rozmiarach ciała, między innymi rodzaju *Pterostihus* lub *Carabus*. Ponadto grupa ta leży w

dodatnim gradiencie z czynnikami środowiskowymi takimi jak odległość od brzegu, wysokość roślin oraz wysokość wody.

#### 4.6 Czynniki środowiskowe wpływające na zróżnicowanie zgrupowań biegaczowatych na terasie zalewowej trzeciej (C).

W celu wyróżnienia czynników istotnych statystycznie (Tab. 23) dla rozkładu gatunków i zgrupowań biegaczowatych na terasie zalewowej trzeciej (C) zastosowano selekcję postępującą kanonicznej analizy korespondencji (CCA) dla gatunków biegaczowatych potoku Porębianka. Czynnikiemami tymi są: wysokość roślin oraz występowanie regulacji korytowych w korycie omawianego potoku (Tab. 23). Z pierwszą osią ordynacyjną, opisującą 65.2% wariacji (Tab. 24) koreluje wysokość roślin, natomiast z drugą osią ordynacyjną koreluje występowanie regulacji korytovej.

**Tab. 23. Podsumowanie selekcji postępującej kanonicznej analizy korespondencji (CCA) dla zgrupowań biegaczowatych dla terasy C Porębianki. Skróty parametrów środowiskowych jak w Tab. 1.**

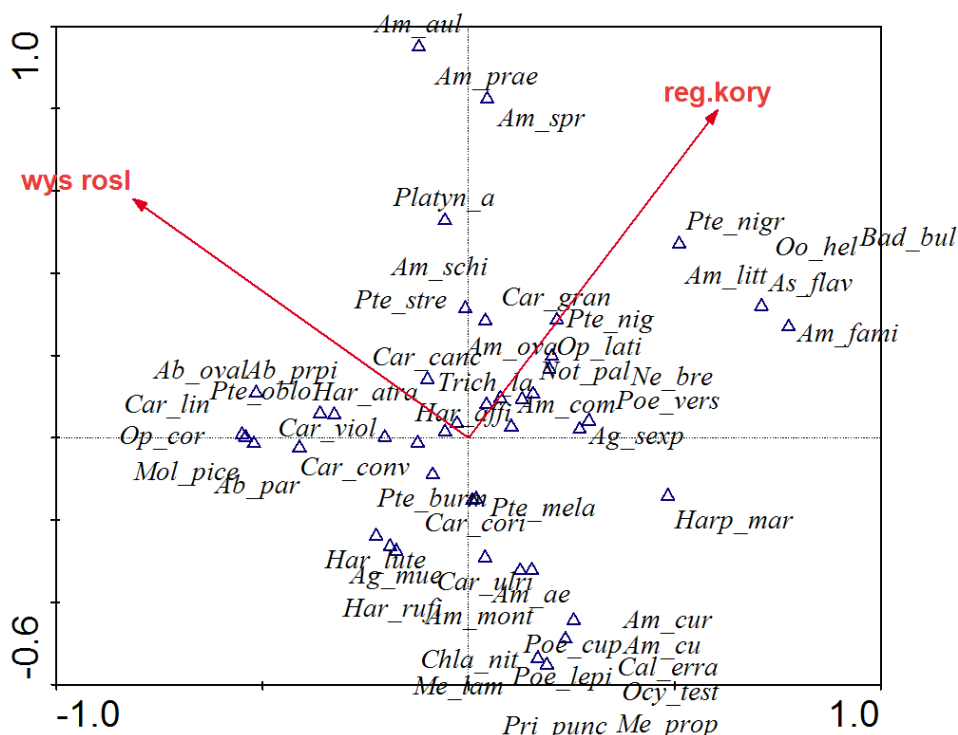
Zmienna	Lambda	test permutacji Monte Carlo
głęb do s	0.08	ns
nachyl.	0.09	ns
textura	0.09	ns
odl od b	0.13	ns
reg.beto	0.17	ns
reg.kam	0.17	ns
odc.natu	0.18	ns
reg.kory	0.21	P=0.0380 ; F= 1.95
wys	0.22	ns
las w C	0.22	ns
wys.wody	0.22	ns
łaka w C	0.23	ns
wys rośl	0.25	P=0.0060 ; F= 2.26

**Tab. 24 Wartości własne dla dwóch pierwszych osi ordynacyjnych CCA dla terasy C Porębianki.**

osie	1	2	3	4
wartości własne	0.295	0.157	0.496	0.245
korelacje-gatunki-środowisko	0.852	0.712	0	0
skumulowany procent wariacji danych gatunkowych	13.2	20.3	42.6	53.6
relacji gatunki-środowisko	65.2	100	0	0



Przeprowadzona analiza nie wyróżniła wyraźnych grup gatunkowych biegaczowatych zamieszkujących środowiska terasy zalewowej C, co ilustruje rycina 22. Zaznacza się jednak gradient związany z obecnością regulacji korytowych. Gatunki biegaczy będące w dodatniej korelacji z tą zmienną oraz ujemnie skorelowane z wysokością roślin są niewielkich rozmiarów ciała. Po przeciwnej stronie gradientu grupują się gatunki o większych rozmiarach ciała skorelowane dodatnio z wysokością roślin.



**Ryc.22** Diagram ordynacyjny kanonicznej analizy korespondencji (CCA) dla różnicowania gatunkowego biegaczy na terasie zalewowej C potoku Porębianka. Skróty nazw gatunkowych zestawiono w Aneksie 1, natomiast zmiennych środowiskowych w Tab. 1.

Inaczej przedstawia się zróżnicowanie gatunków biegaczowatych w zależności od stopnia przekształcenia badanego systemu rzeczno-terenowego na podstawie selekcji postępującej kanonicznej analizy korespondencji (CCA), co ilustruje rycina 23. Według danych z tabeli numer 25 czynnikami środowiskowymi mającymi istotny statystycznie wpływ na zróżnicowanie zgrupowań biegaczy na terasie C rzek Czarnego Dunajca, Białego Dunajca oraz Białki są: występowanie regulacji betonowych, stopień pokrycia przez rośliny oraz

obecność łąki na terasie zalewowej C. Dwie pierwsze osie ordynacyjne opisują 62.1 % procent wariacji, co pokazano w tabeli numer 26.

**Tab. 25 Podsumowanie selekcji postępującej CCA dla zgrupowań biegaczowatych dla terasy C rzek Czarnego Dunajca, Białego Dunajca i Białki. Skróty zmiennych środowiskowych objaśnia Tab. 1.**

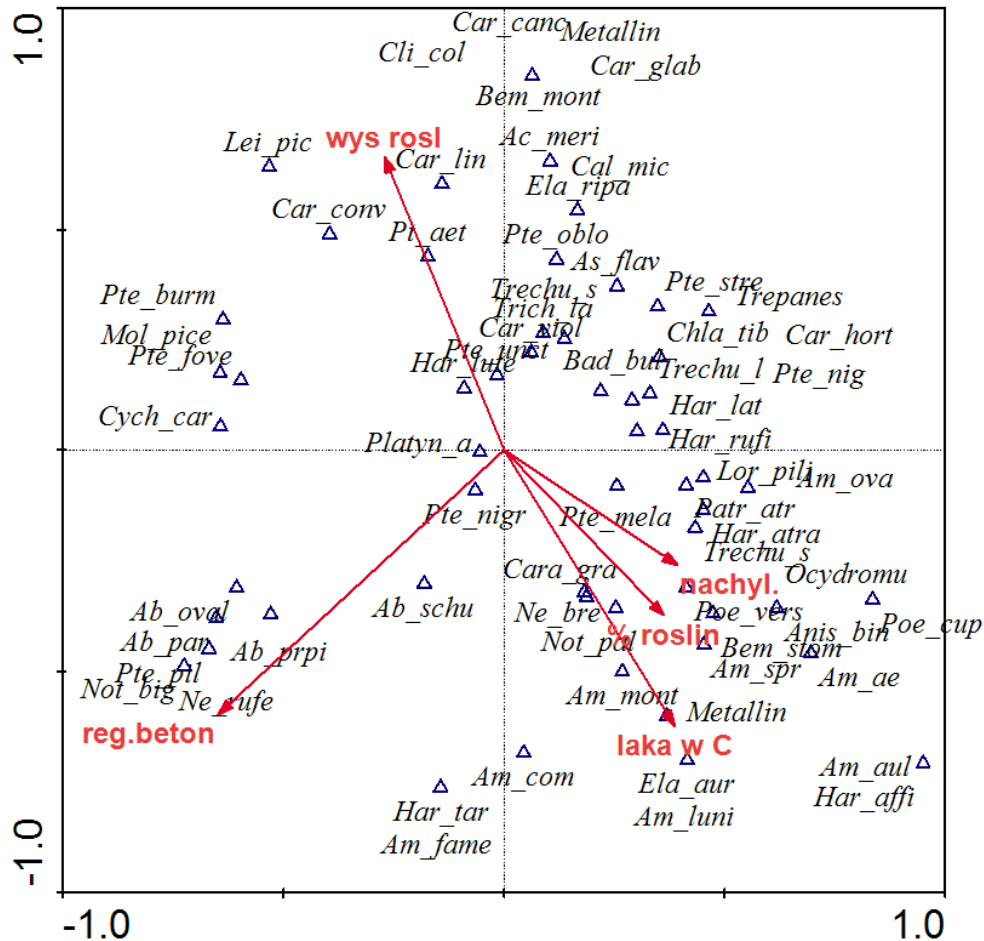
Zmienna	Lambda	test permutacji Monte Carlo
zwir	0.11	ns
odl od b	0.12	ns
piach	0.16	ns
łąka w B	0.18	ns
textura	0.19	ns
skała	0.2	ns
głęb do s	0.21	ns
las w C	0.23	ns
nachyl.	0.24	ns
Kamieńce	0.25	ns
wys rośl	0.26	ns
łąka w C	0.27	P=0.0520 ; F= 1.44
reg.kam	0.28	ns
%roślin	0.29	P= 0.0340 ; F= 1.93
wys.wody	0.3	ns
wys	0.3	ns
odc.natu	0.31	ns
zarośla	0.32	ns
reg.beto	0.38	P= 0.0080 ; F= 2.24

**Tab. 26 Wartości własne dla dwóch pierwszych osi ordynacyjnych CCA dla terasy C Czarnego Dunajca Białego Dunajca i Białki.**

osie	1	2	3	4
wartości własne	0.476	0.388	0.242	0.176
korelacje gatunkowo-środowiskowych	0.873	0.898	0.91	0.891
skumulowany procent wariacji				
danych środowiskowych	11.1	20.2	25.8	29.9
relacji gatunkowo-środowiskowych	34.2	62.1	79.5	92.2

Na rycinie 23 wyróżniono trzy grupy gatunków biegaczowatych zamieszkujących środowisko terasy zalewowej trzeciej (C). Do pierwszej grupy skorelowanej dodatnio ze zmiennymi środowiskowymi: nachyleniem, procentem pokrycia przez rośliny oraz obecnością łąki na terasie zalewowej C zaliczają się gatunki biegaczy raczej o niedużych rozmiarach ciała jak na przykład rodzaj *Amara*. Do drugiej grupy leżącej w dodatnim gradiencie ze zmienną: wysokość roślin należą gatunki duże między innymi rodzaj

*Carabus*. Wyodrębniono także trzecią grupę dodatnio skorelowaną z obecnością regulacji betonowych w korytach, do której zaliczają się gatunki raczej o średnich rozmiarach ciała, jak na przykład z rodzaju *Abax*.



Ryc.23 Diagram ordynacyjny kanonicznej analizy korespondencji (CCA) dla zróżnicowania gatunkowego biegaczowatych na terasie C rzek Czarnego Dunajca, Białego Dunajca oraz Białki. Objasnienie skrótów nazw gatunkowych w Aneksie 2, natomiast parametrów środowiskowych w Tab. 1.

#### 4.7 Wpływ parametrów środowiskowych na różnorodność gatunkową zgrupowań biegaczowatych.

W celu zbadania jaki wpływ mają różne czynniki środowiskowe na parametry struktury zgrupowań chrząszczy z rodziny *Carabidae*, zamieszkujących brzegi potoku

Porębianka zastosowano analizę redundancji parametrów środowiskowych, co ilustruje rycina 24. Wyróżniono zmienne środowiskowe, które istotnie statystycznie opisują rozkład parametrów struktury zgrupowań biegaczowatych (Tab. 27). Są nimi: odległość od brzegu, występowanie zarośli na terasie zalewowej B, wysokość, wysokość wody oraz stopień pokrycia przez rośliny. Z pierwszą osią ordynacyjną, która opisuje 99.8 % wariacji (Tab. 28) koreluje bardzo wyraźnie obecność łąki na terasie C.

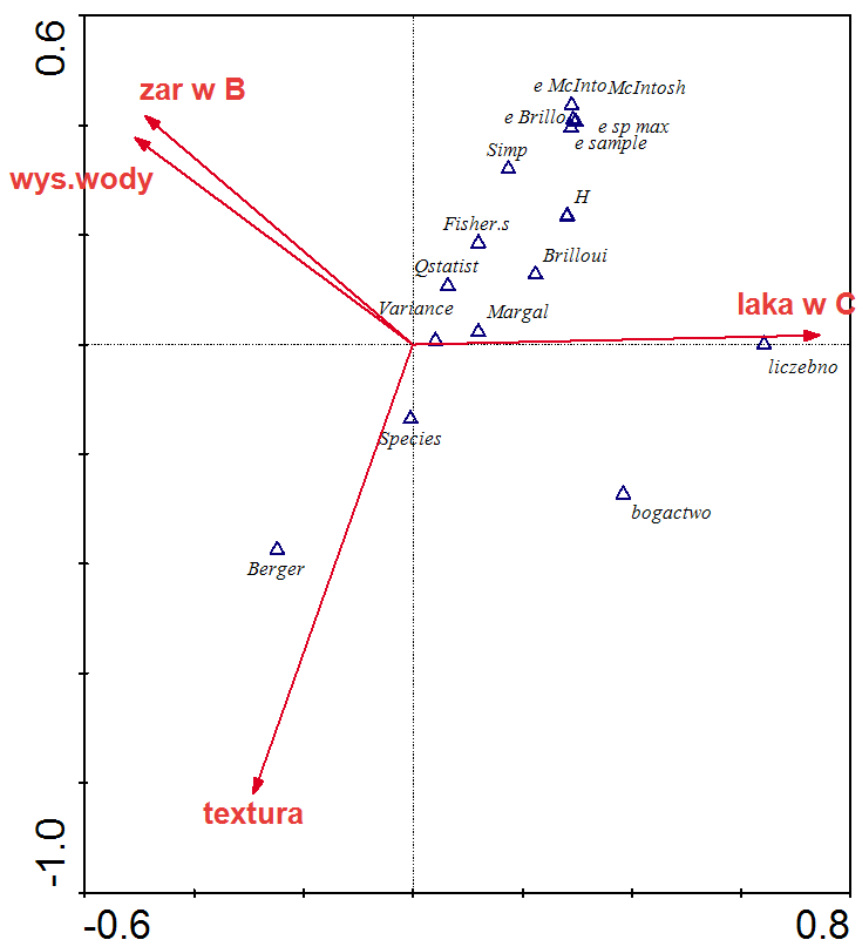
**Tab. 27 Ranking czynników środowiskowych istotnych statystycznie w analizie redundancji dla potoku Porębianka. Tab. 1 objaśnia skróty nazw zmiennych środowiskowych.**

Zmienna	Lambda	test permutacji Monte Carlo
Kam w A	0	
reg.kam	0	
łąka w B	0	
Żwir	0	
trawa/za	0.01	
las w C	0.01	
odc.natu	0.01	
ziemia	0.01	P=0.14, F= 2.08
ska <sup>3</sup> a	0.02	
wys rocel	0.03	
. rocelin	0.03	P-value 0.0340 (variable 23; F-ratio= 5.32; number of permutations= 499)
textura	0.03	
głęb do	0.05	
reg.beto	0.06	
nachyl.	0.06	
reg.kory	0.09	
wys	0.09	P-value 0.0840 (variable 38; F-ratio= 2.83; number of permutations= 499)
zar w B	0.1	P-value 0.0120 (variable 17; F-ratio= 7.86; number of permutations= 499)
wys.wody	0.11	
odl od b	0.13	P-value 0.0020 (variable 35; F-ratio= 16.81; number of permutations= 499)
łąka w C	0.22	

**Tab. 28 Wartości własne dla dwóch pierwszych osi ordynacyjnych analizy redundancji parametrów środowiskowych potoku Porębianka.**

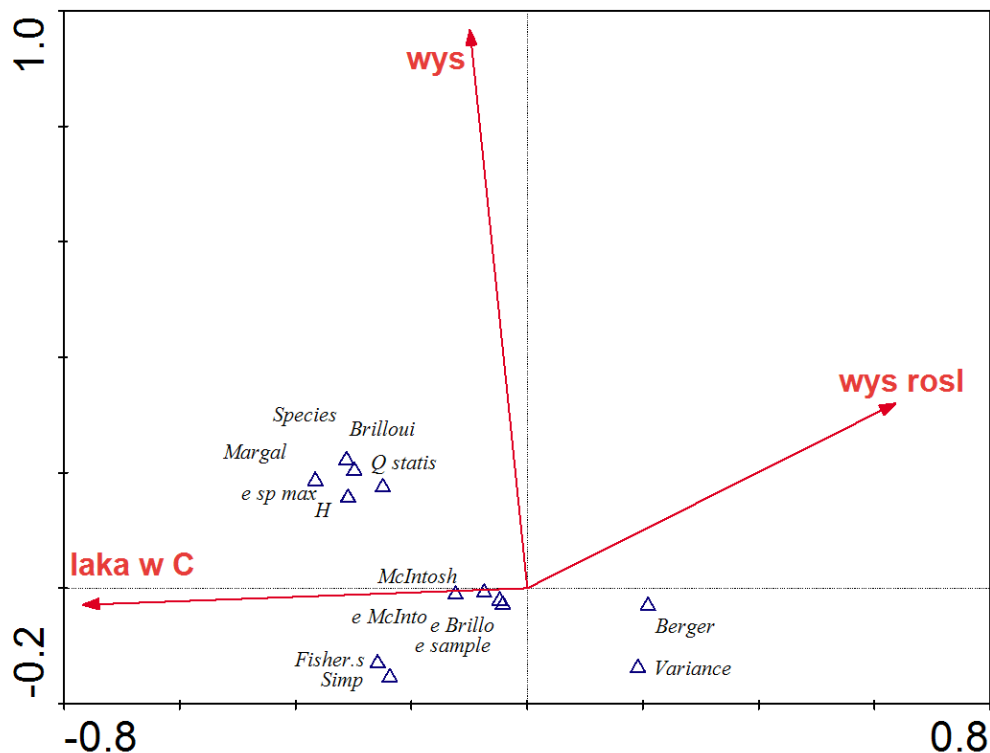
osie	1	2	3	4
wartości własne	0.408	0.001	0	0
korelacje gatunkowo-środowiskowe	0.642	0.462	0.171	0.042
skumulowany percent wariacji				
danych gatunkowych	40.8	40.8	40.8	40.8
relacji gatunkowo-środowiskowych	99.8	100	100	100

Na rycinie 24 zaznaczono, iż parametrem struktury zgrupowań najsilniej korelującym ze zmienną środowiskową, jaką jest obecność łąki na terasie zalewowej C jest liczebność gatunkowa. Natomiast ze zmiennymi : wysokością wody i obecnością zarośli na terasie zalewowej B ujemnie koreluje bogactwo gatunkowe. Pozostałe parametry struktury zgrupowań biegaczowatych Porębianki układają się w gradiencie ujemnym z występowaniem textury.



Ryc.24 Diagram ordynacyjny analizy redundancji parametrów struktury zgrupowań biegaczowatych potoku Porębianka. Skróty parametrów środowiskowych objaśniono w Tab. 1.

Natomiast to jak przedstawia się rozkład parametrów struktury zgrupowań biegaczowatych w zależności od zmiennych środowiskowych w przypadku systemów rzek Czarnego Dunajca, Białego Dunajca oraz Białki przedstawia rycina 25.



**Ryc.25** Diagram ordynacyjny analizy redundancji (RDA) parametrów struktury zgrupowań biegaczowatych Czarnego Dunajca, Białego Dunajca i Białki. W tabeli 1 objaśniono skróty zmiennych środowiskowych.

Czynnikami istotnymi statystycznie dla rozkładu parametrów struktury zgrupowań biegaczowatych są: wysokość roślin, wysokość n.p.m., oraz występowanie łąki na terasie zalewowej C (Tab. 29). Z pierwszą osią ordynacyjną opisującą 64.9 % wariacji (Tab. 30) korelują zmienne: wysokość roślin oraz łąka w C, natomiast z drugą osią ordynacyjną koreluje zmienna wysokości n.p.m. Większość parametrów struktury zgrupowań poza wskaźnikiem różnorodności Bergera- Parkera oraz wskaźnikiem Variance leżą w dodatnim gradiencie ze zmienną środowiskową jaką jest występowanie łąki na terasie zalewowej trzeciej. Wskaźnik Bergera- Parkera i wskaźnik Variance są natomiast bardziej skorelowane z wysokością roślin.

**Tab. 29 Ranking czynników środowiskowych (opis w Tab. 1) istotnych statystycznie w analizie redundancji dla parametrów struktury zgrupowań biegaczowatych Czarnego Dunajca, Białego Dunajca i Białki.**

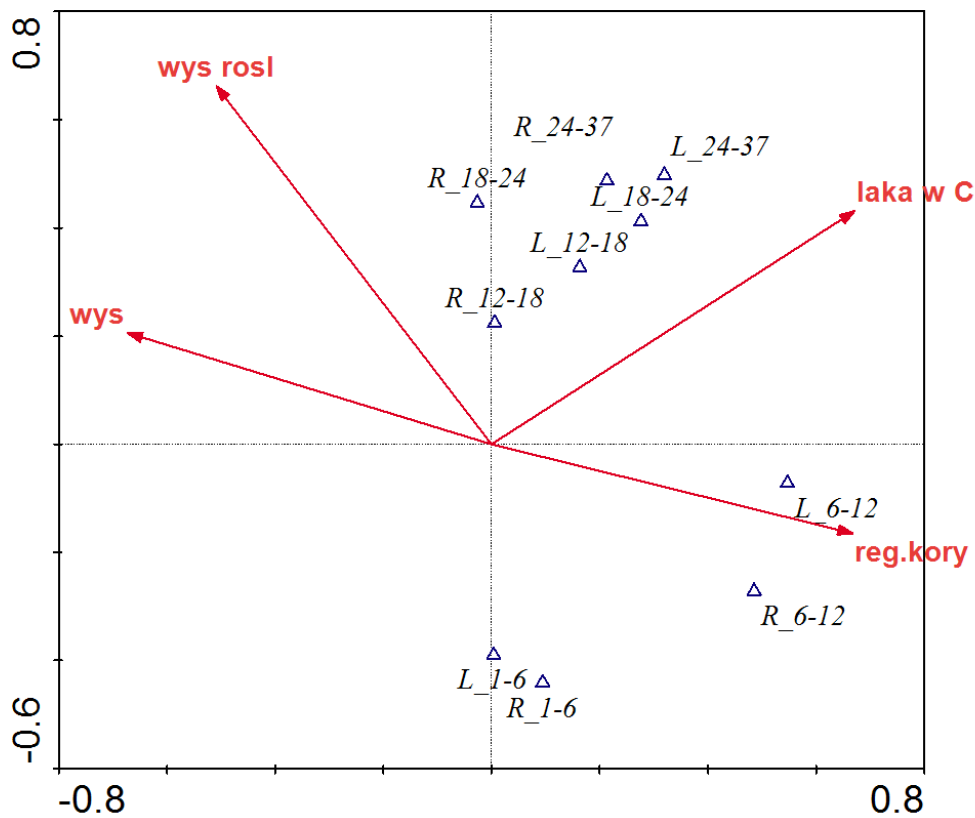
Zmienna	Lambda	test permutacji Monte Carlo
reg.beto	0	
ziemia	0	
.wir	0	
zarocela	0.01	
reg.kam	0.01	
nachyl.	0.01	
.rocelin	0.01	
ska <sup>3</sup> a	0.01	
piach	0.01	
odc.natu	0.01	
textura	0.01	
g <sup>3</sup> .b do	0.02	
Kamieńce	0.03	
wys	0.03	P-value 0.1140 (variable 24; F-ratio= 2.32; number of permutations= 499)
wys.wody	0.03	
£¹ka w B	0.03	
wys rocel	0.03	P-value 0.1120 (variable 27; F-ratio= 2.28; number of permutations= 499)
las w C	0.04	
odl od b	0.04	
£¹ka w C	0.04	P-value 0.0300 (variable 19; F-ratio= 3.21; number of permutations= 499)

**Tab. 30 Wartości własne dla dwóch pierwszych osi ordynacyjnych analizy redundancji parametrów środowiskowych Czarnego Dunajca, Białego Dunajca i Białki.**

osie	1	2	3	4
wartości własne	0.047	0.025	0.598	0.276
korelacje gatunkowo-środowiskowe	0.329	0.223	0	0
skumulowany procent wariacji danych środowiskowych	4.7	7.2	67	94.6
relacji gatunkowo-środowiskowych	64.9	100	0	0

#### 4.8 Zróźnicowanie parametrów historii życiowej biegaczowatych.

Aby wykazać wpływ parametrów środowiskowych na strategie życiowe biegaczowatych potoku Porębianka zastosowano analizę redundancji. Rycina 26 pokazuje rozkład parametru wielkości ciała w zależności od zmiennych środowiskowych istotnych statystycznie (Tab. 31).



Ryc.26 Diagram ordynacyjny analizy redundancji (RDA) dla parametrów wielkości ciała biegaczowatych Porębianki. Skróty nazw parametrów środowiskowych podano w tabeli 1, L - liczebność, R – bogactwo gatunkowe w kalsach wielkości podanych w milimetrach.

Czynnikami istotnymi statystycznie dla powyższej analizy są: obecność łąki na terasie zalewowej C, regulacje korytowe, wysokość n.p.m. oraz wysokość roślin. Pierwsza oś ordynacyjna opisuje 79.6 % wariacji (Tab. 32).



**Tab. 31 Ranking czynników środowiskowych (opis skrótów w tabeli 1) istotnych statystycznie na podstawie selekcji postępującej analizy redundancji (RDA) dla zróżnicowania parametrów wielkości ciała biegaczowatych Porębianki.**

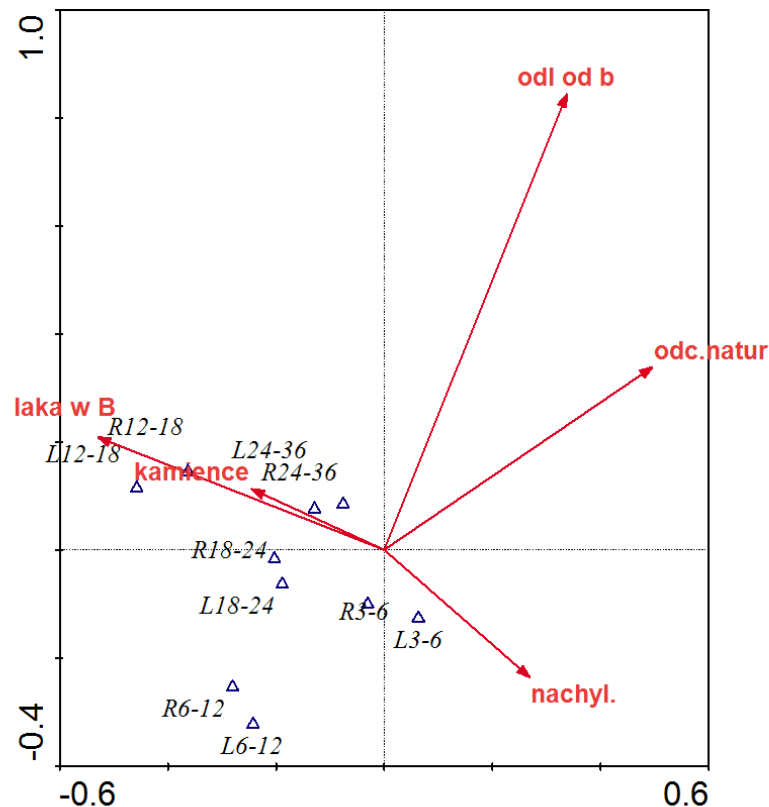
Zmienna	Lambda	test permutacji Monte Carlo
łąka w B	0	ns
reg.kam	0	ns
trawa/za	0.01	ns
skała	0.01	ns
% roślin	0.02	ns
Kam w A	0.02	ns
odc.natu	0.03	ns
textura	0.03	ns
ziemia	0.03	ns
las w C	0.03	ns
żwir	0.03	ns
nachyl.	0.03	ns
głęb do s	0.04	ns
reg.beto	0.04	ns
zar w B	0.05	ns
odl od b	0.06	ns
wys rośl	0.08	P=0.0580 ; F= 2.99
reg.kory	0.1	ns
wys	0.1	P=0.0020 ; F= 7.28
wys.wody	0.11	ns
łąka w C	0.11	P= 0.0100 ; F-ratio= 7.14

**Tab. 32 Wartości własne dla dwóch pierwszych osi ordynacyjnych analizy redundancji (RDA) dla parametrów wielkości ciała biegaczowatych Porębianki.**

osie	1	2	3	4
wartości własne	0.219	0.049	0.007	0
korelacje gatunkowe-środowiskowe	0.57	0.537	0.233	0.085
skumulowany procent wariacji danych środowiskowych	21.9	26.8	27.5	27.5
relacji gatunkowo-środowiskowych	79.6	97.5	100	100

Wyodrębniono trzy grupy, zawierające różne przedziały parametru wielkości ciała biegaczowatych w badanym systemie. Pierwszą grupę wyraźnie oddzieloną od innych grup oraz ujemnie skorelowaną za zmienną wysokości roślin stanowią osobniki należące do najmniejszej klasy wielkości ciała tj. L\_1-6, R\_1-6. Druga grupa składa się z biegaczowatych mieszczących się w średniej klasie wielkość ciała (L\_6-12, R\_6-12). Grupa ta bardzo silnie koreluje z czynnikiem regulacji korytowej. Natomiast trzecia grupa, leżąca w gradientach wysokości roślin i występowania łąki na terasie zalewowej C skupia

biegaczowate o dużych rozmiarach ciała (L\_12-18, R\_12-18, L\_18-24, R\_18-24, L\_24-37, R\_24-37). Widoczny jest także gradient wzdłuż drugiej osi ordynacyjnej różnicujący wielkość ciała biegaczowatych w zależności od występowania roślinności na brzegach rzek. Tam gdzie roślinność jest dobrze rozwinięta biegaczowate osiągnęły duże rozmiary ciała. Inaczej jest w przypadku, kiedy koryto podlega regulacji, która zaburza naturalny układ roślinności oraz w przypadku kiedy roślinność jest skąpa, na przykład na żwirowiskach, wówczas biegaczowate osiągnęły znacznie mniejsze rozmiary ciała.



**Ryc.27** Diagram ordynacyjny analizy redundancji (RDA) dla parametrów wielkości ciała biegaczowatych rzek: Czarny Dunajec, Biały Dunajec i Białka. Skróty parametrów środowiskowych jak w Tab.1, L – liczebność, R – bogactwo gatunkowe w klasach wielkości ciała w milimetrach.

Inaczej niż w przypadku potoku Porębianki przedstawia się rozkład klas wielkości ciała biegaczowatych zamieszkujących brzegi Czarnego Dunajca, Białego Dunajca oraz Białki, ilustruje to rycina 27.

Czynnikami istotnymi statystycznie dla rozkładu parametru wielkości ciała są: nachylenie, odcinki naturalne, odległość od brzegu, łąka na terasie zalewowej B oraz kamieńce (Tab. 33). Pierwsza oś ordynacyjna opisuje 72.3 % wariacji (Tab.34).

**Tab. 33 Ranking czynników środowiskowych (skrót jak w Tab. 1 ) istotnych statystycznie na podstawie selekcji postępującej analizy redundancji dla parametrów wielkości ciała biegaczowatych Czarnego Dunajca, Białego Dunajca i Białki.**

Zmienne	Lambda	test permutacji Monte Carlo
piach	0	ns
reg.beto	0	ns
ziemia	0.01	ns
głęb do s	0.01	ns
Kamieńce	0.01	P= 0.0560 ; F= 2.73
wys	0.01	ns
wys.wody	0.01	ns
nachyl.	0.01	P= 0.0480 ; F= 2.68
% roślin	0.01	ns
las w C	0.01	ns
zarośla	0.02	ns
żwir	0.02	ns
łąka w C	0.02	ns
skała	0.02	ns
wys rośl	0.02	ns
textura	0.02	ns
reg.kam	0.02	ns
łąka w B	0.04	ns
odc.natu	0.04	ns
odl od b	0.04	ns

**Tab. 34 Wartości własne dla dwóch pierwszych osi ordynacyjnych analizy redundancji (RDA) dla parametrów wielkości ciała biegaczowatych dla Czarnego Dunajca, Białego Dunajca i Białki.**

osie	1	2	3	4
wartości własne	0.125	0.041	0.005	0.001
korelacje gatunkowo-środowiskowe	0.507	0.35	0.262	0.145
skumulowany procent wariacji danych gatunkowych	12.5	16.6	17.2	17.3
relacji gatunkowo-środowiskowych	72.3	96.1	99.1	99.9

Nie stwierdzono zależności zróżnicowania wielkości ciała od występowania wyżej opisanych zmiennych środowiskowych. Niezbyt wyraźne są także różnice pomiędzy zróżnicowaniem poszczególnych klas wielkości ciała biegaczowatych systemów Czarnego Dunajca, Białego Dunajca i Białki.

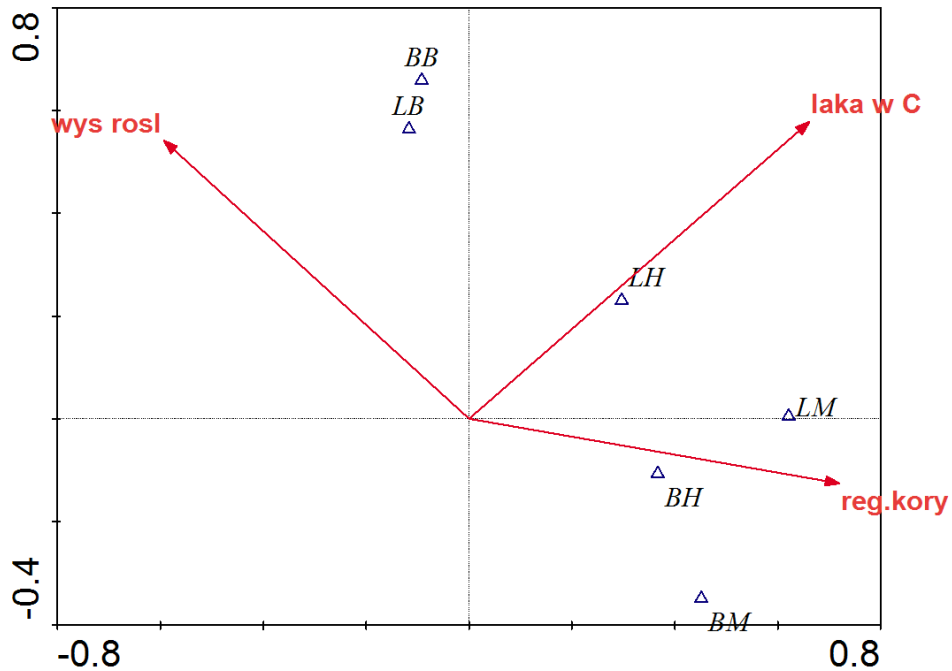
Jeśli chodzi o zdolność aktywnego lotu biegaczowatych zamieszkujących brzegi rzek, analiza redundancji dla parametrów siły dyspersji na przykładzie potoku Porębianka (Ryc. 28) pozwoliła wyróżnić dwie grupy, leżące w gradienatach czynników środowiskowych istotnych statystycznie. Czynniki te zestawiono w tabeli numer 35. Pierwsza oś ordynacyjna opisuje 82.6 % wariacji (Tab. 36).

**Tab. 35 Ranking czynników środowiskowych (objaśnienia skrótów w Tab. 1) istotnych statystycznie na podstawie selekcji postępującej analizy redundancji (RDA) dla parametrów siły dyspersji biegaczowatych Porębianki.**

Zmienne	Lambda	test permutacji Monte Carlo
reg.kam	0	ns
łąka w B	0	ns
trawa/za	0.01	ns
skała	0.01	ns
%roślin	0.02	ns
textura	0.03	ns
ziemia	0.03	ns
żwir	0.03	ns
odc.natu	0.03	ns
nachyl.	0.04	ns
Kam w A	0.04	ns
głęb do	0.04	ns
las w C	0.05	ns
reg.beto	0.05	ns
odl od b	0.08	ns
zar w B	0.08	ns
wys rośl	0.12	P= 0.0040 ; F= 6.01
wys	0.13	ns
wys.wody	0.14	ns
łąka w C	0.15	P=0.0020 ; F= 10.10
reg.kory	0.15	P=0.0040 ; F= 10.45

**Tab.36 Wartości własne dla dwóch pierwszych osi ordynacyjnych analizy redundancji (RDA) dla parametrów siły dyspersji biegaczowatych Porębianki.**

osie	1	2	3	4
wartości własne	0.289	0.057	0.004	0.485
korelacje gatunkowo-środowiskowe	0.62	0.563	0.257	0
skumulowany precent wariacji danych gatunkowych	28.9	34.6	35	83.5
relacji gatunkowo-środowiskowych	82.6	98.8	100	0



**Ryc.28 Diagram ordynacyjny analizy redundancji (RDA) dla parametrów siły dyspersji biegaczowatych Porębianki. Skróty nazw parametrów środowiskowych podano w Tab. 1. LB – liczebność gat. Brachypterycznych, LH – liczebność gatunków dimorficznych, LM – liczebność gatunków makropterycznych, BB – bogactwo gatunkowe chrząszczy brachypterycznych, BH – bogactwo gatunkowe chrząszczy dimorficznych, BM – bogactwo gatunkowe chrząszczy makropterycznych.**

Pierwszą grupę, dodatnio skorelowaną ze zmienną jaką jest występowanie regulacji korytowej oraz obecność łąki na terasie zalewowej C, tworzą biegaczowate charakteryzujące się skrzydłami typu makropterycznego (LM, BM) oraz skrzydłami zróżnicowanymi (LH, BH). Natomiast biegacze posiadające skrzydła typu brachypterycznego (LB, BB) wyraźnie wyodrębniają się od reszty tworząc drugą grupę, która leży w gradiencie wysokości roślin.

W przypadku wpływu zmiennych środowiskowych na parametr siły dyspersji biegaczowatych rzek Czarnego Dunajca, Białego Dunajca i Białki zastosowano analizę redundancji, co ilustruje rycina 29. W tabeli numer 37 wykazano czynniki środowiskowe istotne statystycznie dla zróżnicowania parametru historii życiowej jaką jest siła dyspersji. Pierwsza oś ordynacyjna, która opisuje 44.8 % wariancji (Tab. 38) wyznacza również gradient związany z odległością od brzegu. Zatem osobniki charakteryzujące się

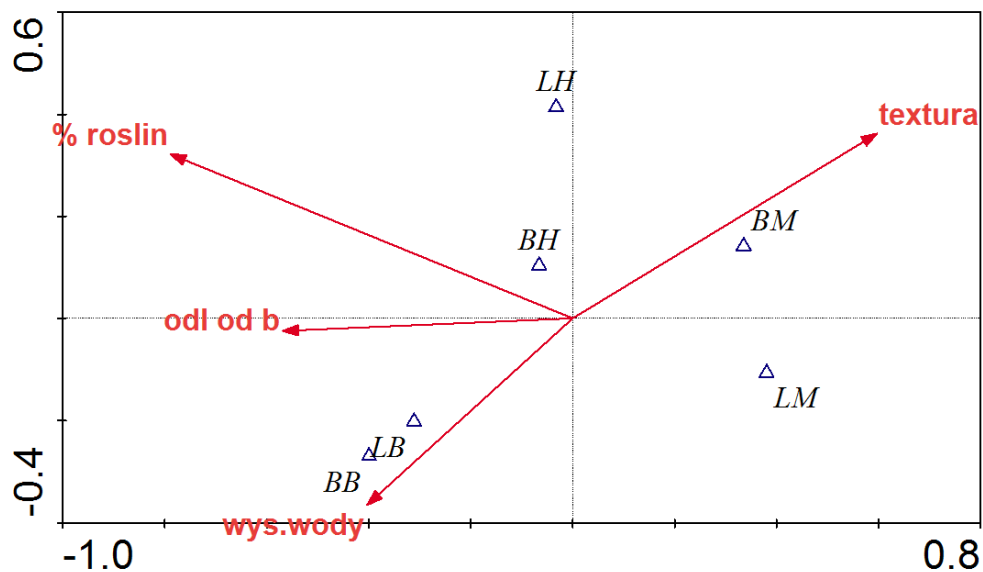
posiadaniem skrzydeł typu makropterycznego ( LM, BM) tworzą grupę ujemnie skorelowaną z odległością od brzegu. Przeciwnie osobniki posiadające skrzydła typu brachypterycznego leżą w dodatniej korelacji z odległością od brzegu oraz wysokością wody. Gatunki o zróżnicowanym uskrzydleniu zajmują pozycję pośrodku gradientu.

**Tab. 37 Ranking czynników środowiskowych (objaśnienie skrótów zmiennych środowiskowych w Tab. 1) istotnych statystycznie na podstawie selekcji postępującej analizy redundancji (RDA) dla parametrów siły dyspersji biegaczowatych rzek Czarnego Dunajca, Białego Dunajca i Białki.**

<b>zmienna</b>	<b>Lambda</b>	<b>test permutacji Monte Carlo</b>
las w C	0	ns
nachyl.	0.01	ns
Kamieńce	0.01	ns
łąka w C	0.01	ns
łąka w B	0.02	ns
piach	0.02	ns
reg.beto	0.02	ns
odc.natu	0.02	ns
głęb do s	0.03	ns
wys.wody	0.03	P=0.0140 ; F= 3.89
wys	0.04	ns
ziemia	0.04	ns
zarośla	0.04	ns
reg.kam	0.04	ns
skała	0.04	ns
textura	0.04	P=0.0080 ; F= 4.37
żwir	0.04	ns
odl od b	0.05	ns
wys rośl	0.05	ns
%roślin	0.06	P= 0.0060 ; F= 4.68

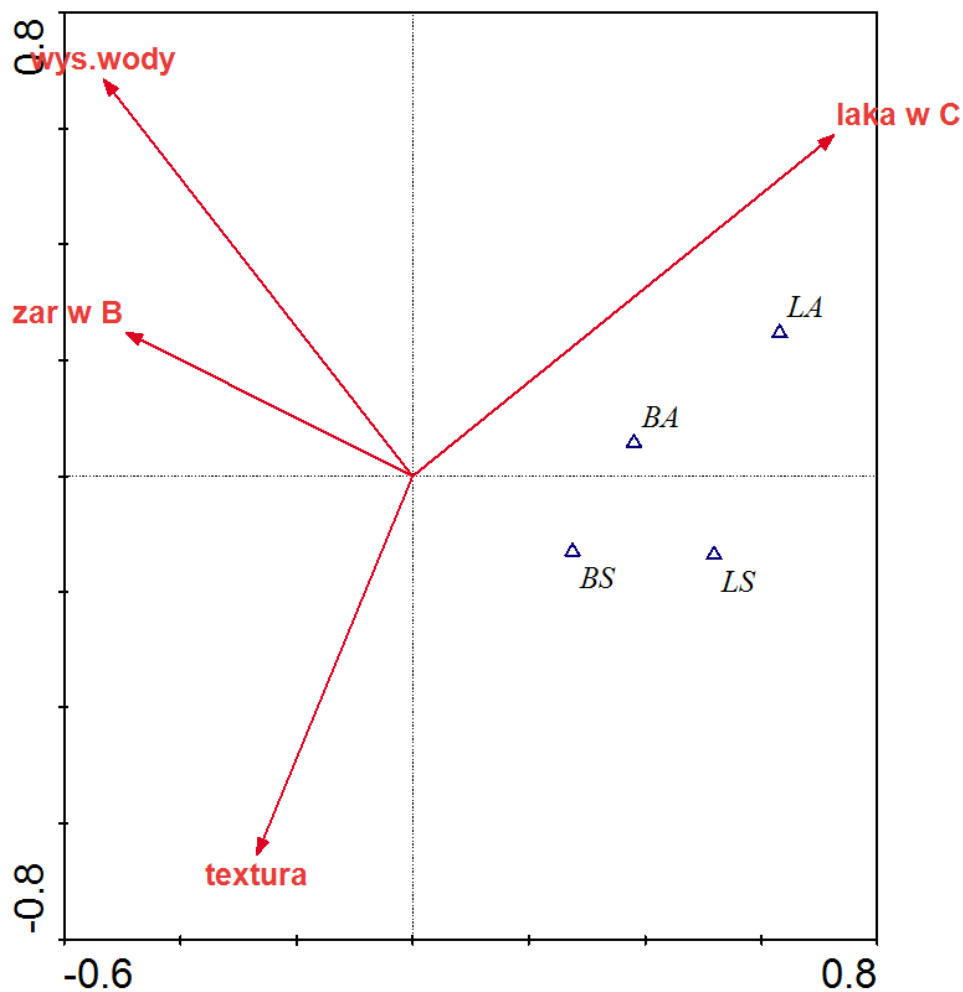
**Tab. 38 Wartości własne dla dwóch pierwszych osi ordynacyjnych analizy redundancji (RDA) dla parametrów siły dyspersji biegaczowatych rzek: Czarnego Dunajca, Białego Dunajca i Białki.**

<b>osie</b>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>
wartości własne	0.085	0.071	0.033	0
korelacje gatunkowo-środowiskowe	0.497	0.498	0.304	0.263
skumulowany procent wariancji danych środowiskowych	8.5	15.6	18.9	18.9
relacji gatunkowo-środowiskowych	44.8	82.3	99.9	100



Ryc.29 Diagram ordynacyjny analizy redundancji (RDA) dla parametrów siły dyspersji biegaczowatych Czarnego Dunajca, Białego Dunajca i Białki. Skróty nazw parametrów środowiskowych podano w Tab. 1. LB – liczebność gat. Brachypterycznych, LH – liczebność gatunków dimorficznych, LM – liczebność gatunków makropterycznych, BB – bogactwo gatunkowe chrząszczy brachypterycznych, BH – bogactwo gatunkowe chrząszczy dimorficznych, BM – bogactwo gatunkowe chrząszczy makropterycznych.

Kolejnym parametrem historii życiowej biegaczowatych poddanym analizie redundancji jest zróżnicowanie sezonowe *Carabidae*, żyjących na brzegach badanych systemów rzecznych. Rycina 30 przedstawia rozkład zróżnicowania sezonowego biegaczowatych potoku Porębianka w zależności od czynników środowiskowych. Zmiennymi środowiskowymi istotnymi statystycznie są: łąka na terasie zalewowej C, textura, zarośla na terasie zalewowej B oraz wysokość wody (Tab. 40). Pierwsza oś ordynacyjna opisuje 90.6 % wariacji (Tab. 39).



Ryc. 30 Diagram ordynacyjny analizy redundancji (RDA) istotnych statystycznie czynników środowiskowych określonych na podstawie selekcji postępującej dla parametrów różnicowania sezonowego biegaczowatych Porębianki. Skróty nazw parametrów środowiskowych jak w Tab. 1; L – liczebność, B – bogactwo gatunkowe, A - gatunki składające jaja jesienią, S – gatunki składające jaja wiosną.

Tab. 39 Wartości własne dla dwóch pierwszych osi ordynacyjnych analizy redundancji (RDA) dla parametrów różnicowania sezonowego biegaczowatych Porębianki.

osie	1	2	3	4
wartości własne	0.309	0.032	0	0
korelacje gatunkowo-środowiskowe	0.631	0.378	0.44	0.055
skumulowany procent wariacji danych środowiskowych	30.9	34	34.1	34.1
relacji gatunkowo-środowiskowych	90.6	99.9	100	100



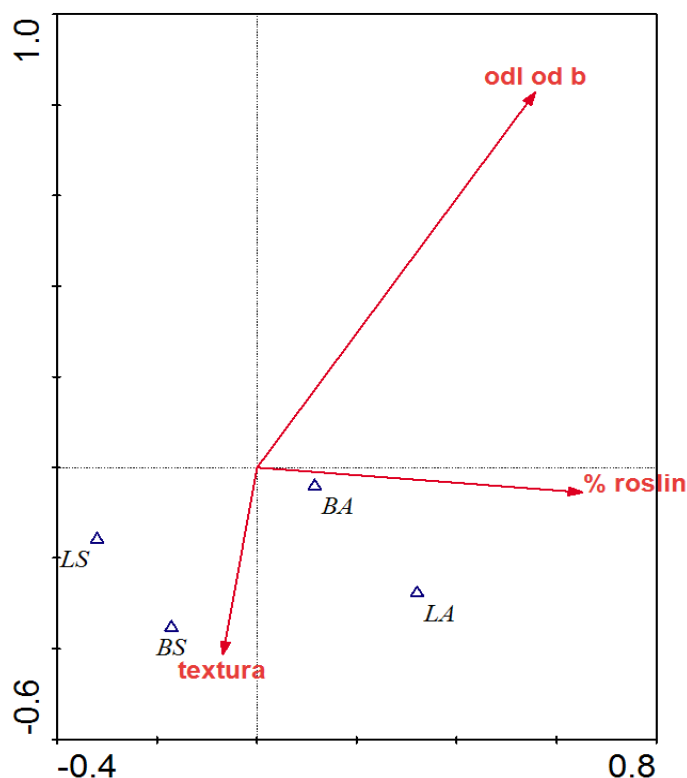
**Tab.40 Ranking czynników środowiskowych (opis skrótów w Tab. 1) istotnych statystycznie na podstawie selekcji postępującej analizy redundancji dla parametrów zróżnicowania sezonowego biegaczowatych Porębianki.**

Zmienna	Lambda	test permutacji Monte Carlo
łąka w B	0	ns
reg.kam	0	ns
las w C	0	ns
trawa/za	0.01	ns
odc.natu	0.01	ns
Kam w A	0.02	ns
żwir	0.02	ns
skała	0.02	ns
ziemia	0.02	ns
%roślin	0.02	ns
wys roślin	0.03	ns
textura	0.04	P=0.0500 ; F-ratio= 3.57
nachyl.	0.04	ns
głęb do	0.04	ns
reg.beto	0.05	ns
zar w B	0.08	ns
reg.kory	0.09	ns
wys	0.09	ns
odl od b	0.1	ns
wys.wody	0.1	P= 0.0060 ; F= 7.36
łąka w C	0.17	P= 0.0020 ; F= 12.16

Na rycinie 30 widoczne jest, iż zarówno bogactwo gatunkowe jak i liczebność gatunków „jesiennych” (BA, LA) są pozytywnie skorelowane z występowaniem łąki na terasie zalewowej C. Natomiast w przypadku gatunków „wiosennych” (BS, LS) gradient układa się w kierunku występowania textury.

Podobne wyniki uzyskano w przypadku analizy redundancji dla parametrów zróżnicowania sezonowego systemów rzek Czarnego Dunajca, Białego Dunajca i Białki. Wśród istotnie statystycznych czynników środowiskowych znajdują się: odległość od brzegu, stopień pokrycia przez rośliny oraz textura (Tab. 42). Pierwsza oś ordynacyjna opisuje 69.2 % wariacji (Tab. 41). Natomiast na rycinie 31 przedstawiono gradient wzdłuż drugiej osi ordynacyjnej. Gatunki „wiosenne” (BS, LS) są skorelowane dodatnio z występowaniem textury oraz silnie negatywnie skorelowane z odległością od brzegu. W przypadku gatunków „jesiennych” (BA, LA) widoczny jest dodatni gradient w kierunku

zmiennej odległości od brzegu, oraz dodatkowo w kierunku wzrastającego procentu pokrycia przez rośliny.



Ryc.31 Diagram ordynacyjny analizy redundancji (RDA) dla parametrów zróżnicowania sezonowego biegaczowatych rzek Czarnego Dunajca, Białego Dunajca i Białki. Skróty nazw parametrów środowiskowych jak w Tab. 1. L – liczebność, B – bogactwo gatunkowe, A - gatunki składające jaja jesienią, S – gatunki składające jaja wiosną.

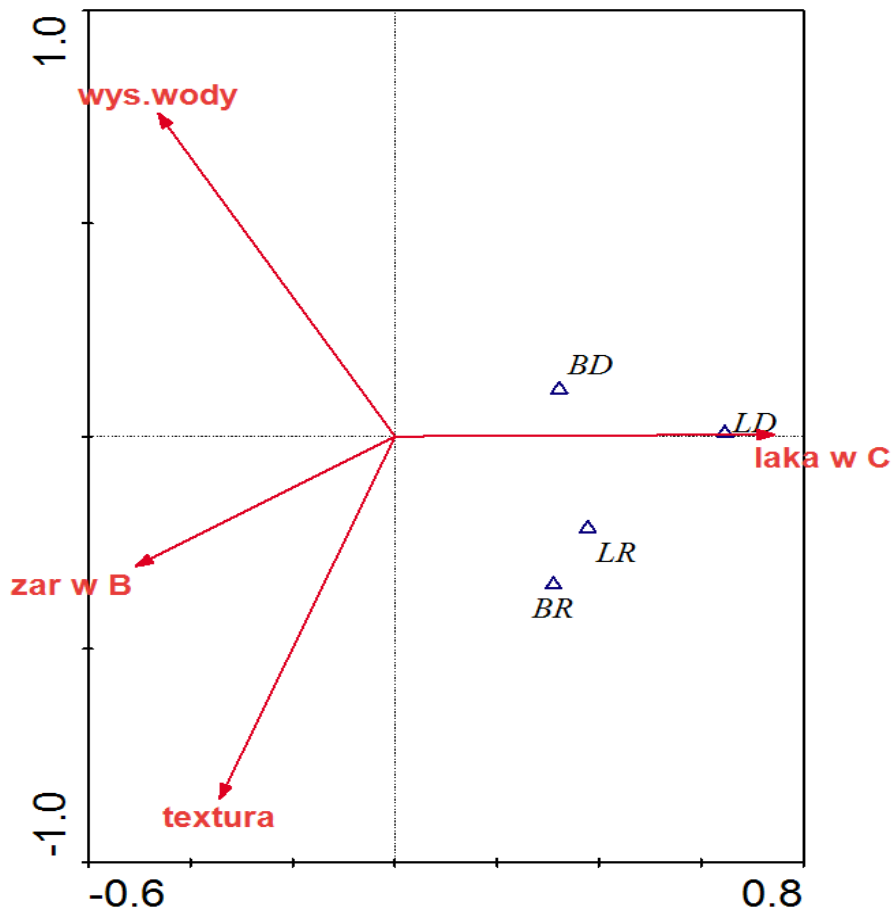
Tab.41 Wartości własne dla dwóch pierwszych osi ordynacyjnych analizy redundancji (RDA) dla parametrów zróżnicowania sezonowego biegaczowatych rzek Czarnego Dunajca, Białego Dunajca i Białki.

osie	1	2	3	4
wartości własne	0.102	0.045	0	0.579
korelacje gatunkowo-środowiskowe	0.467	0.293	0.191	0
skumulowany procent wariacji				
danych gatunkowych	10.2	14.7	14.7	72.6
relacji-gatunkowo-środowiskowych	69.2	99.8	100	0

**Tab. 42 Ranking czynników środowiskowych (skrót w Tab. 1) istotnych statystycznie na podstawie selekcji postępującej analizy redundancji dla parametrów zróżnicowania sezonowego biegaczowatych rzek: Czarnego Dunajca, Białego Dunajca i Białki.**

Zmienna	Lambda	test permutacji Monte Carlo
reg.beto	0	ns
zarośla	0	ns
skała	0.01	ns
nachyl.	0.01	ns
las w C	0.01	ns
piach	0.01	ns
textura	0.01	P=0.0080 ; F= 4.52
łąka w C	0.01	ns
żwir	0.01	ns
wys.wody	0.01	ns
Kamieńce	0.01	ns
wys	0.01	ns
głęb do	0.02	ns
reg.kam	0.02	ns
łąka w B	0.03	ns
odc.natu	0.03	ns
ziemia	0.04	ns
wys rośl	0.04	ns
% roślin	0.04	ns
odl od b	0.06	P=0.0260 ; F= 4.86

Badano także zależność liczebności i bogactwa gatunkowego biegaczowatych dla parametrów zróżnicowania pokarmowego Porębianki oraz Czarnego Dunajca, Białego Dunajca i Białki. Wyszczególniono czynniki środowiskowe istotne statystycznie dla rozkładu parametrów zróżnicowania pokarmowego (Tab. 43). Są nimi: textura, wysokość wody, obecność zarośli na terasie zalewowej B oraz łąki na terasie zalewowej C. Na rycinie 32 przedstawiono diagram wykonany na podstawie analizy redundancji dla parametrów zróżnicowania pokarmowego biegaczowatych Porębianki. Parametry zróżnicowania gatunkowego układają się w gradiencie istotnie statystycznych czynników środowiskowych (Tab. 43). Gradient ten przebiega wzdłuż pierwszej osi ordynacyjnej, która opisuje 99.3 % wariacji (Tab. 44).



Ryc.32 Diagram ordynacyjny analizy redundancji (RDA) dla parametrów zróżnicowania pokarmowego biegaczowatych Porębianki. Skróty zmiennych środowiskowych objaśniono w Tab. 1. L – liczebność, B – bogactwo gatunkowe, D – gatunki drapieżne, R – gatunki roślinożerne.

Bogactwo gatunkowe i liczebność biegaczowatych będących drapieżnikami wykazuje dodatnią korelację ze zmienną środowiskową jaką jest występowanie łąki na terasie zalewowej trzeciej (C). Natomiast w przypadku roślinożerców bogactwo gatunkowe i liczebność są ujemnie skorelowane z wysokością wody.

**Tab. 43 Ranking czynników środowiskowych ( skróty jak w Tab. 1) istotnych statystycznie na podstawie selekcji postępującej analizy redundancji dla parametrów różnicowania pokarmowego biegaczowatych Porębianki.**

Zmienna	Lambda	test permutacji Monte Carlo
kam w A	0	ns
reg.kam	0	ns
łąka w B	0.01	ns
odc.natu	0.01	ns
żwir	0.01	ns
trawa/za	0.01	ns
las w C	0.01	ns
wys rośl	0.02	ns
ziemia	0.02	ns
% roślin	0.02	ns
skała	0.03	ns
reg.beto	0.05	ns
textura	0.05	P=0.0140 ; F= 6.26
nachyl.	0.06	ns
głęb do s	0.06	ns
wys	0.08	ns
reg.kory	0.08	ns
wys.wody	0.09	P=0.0100 ; F= 6.32
zar w B	0.1	ns
odl od b	0.13	ns
łąka w C	0.22	P=0.0020 ; F= 16.58

**Tab. 44 Wartości własne dla dwóch pierwszych osi ordynacyjnych analizy redundancji (RDA) dla parametrów różnicowania pokarmowego biegaczowatych Porębianki.**

osie	1	2	3	4
wartości własne	0.402	0.003	0	0
korelacje gatunkowo-środowiskowe	0.647	0.276	0.382	0
skumulowany procent wariacji				
danych gatunkowych	40.2	40.5	40.5	0
relacji gatunkowo-środowiskowych	99.3	99.9	100	0

Inaczej niż w przypadku różnicowania biegaczowatych Porębianki przedstawia się rozkład parametrów struktury zgrupowań biegaczowatych Czarnego Dunajca, Białego Dunajca i Białki (Ryc. 33). W tabeli 45 wykazano zmienne środowiskowe istotne statystycznie dla różnicowania zgrupowań, którymi są: występowanie kamieńców, odległość od brzegu, występowanie łąki na terasie zalewowej B oraz regulacje kamieniste. Pierwsza oś ordynacyjna analizy redundancji opisuje 97.5 % wariacji (Tab. 46).

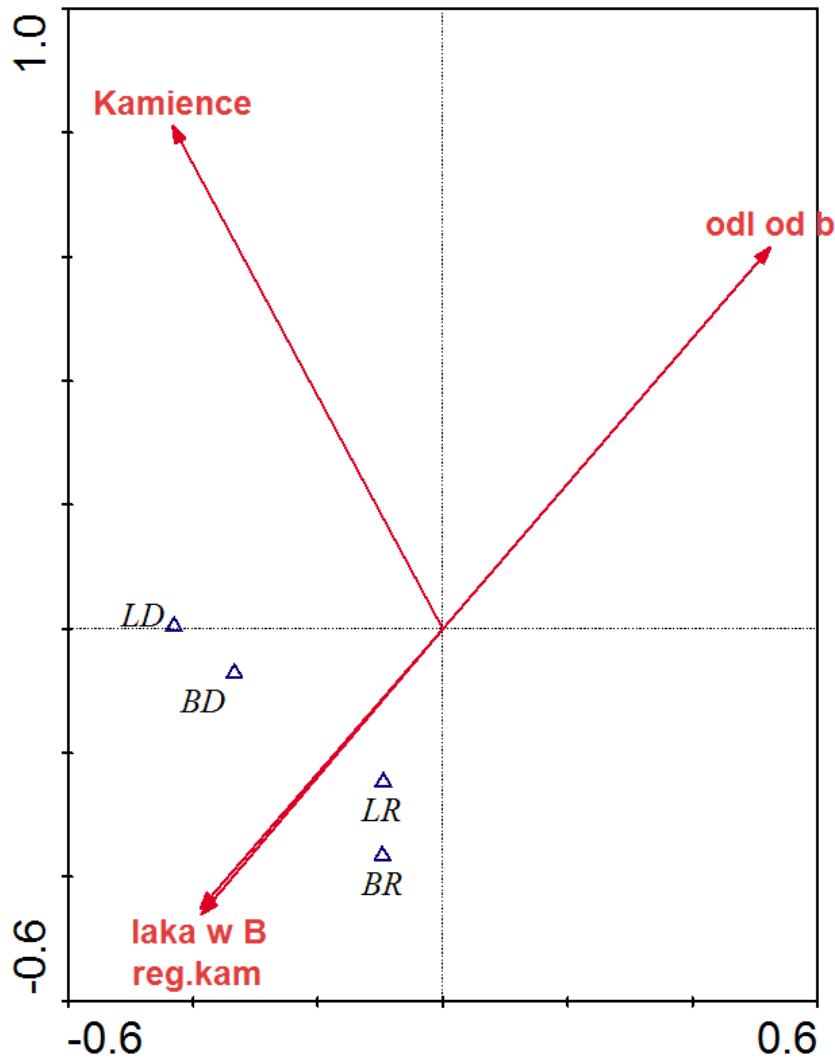
**Tab. 45 Ranking czynników środowiskowych (skrótów nazw jak w Tab. 1) istotnych statystycznie na podstawie selekcji postępującej analizy redundancji dla parametrów zróżnicowania pokarmowego biegaczowatych rzek Czarnego Dunajca, Białego Dunajca i Białki.**

Zmienna	Lamda	test permutacji Monte Carlo
piach	0	ns
%roślin	0	ns
głęb do s	0	ns
zarośla	0	ns
las w C	0	ns
ziemia	0	ns
żwir	0	ns
skała	0	ns
łąka w C	0.01	ns
nachyl.	0.01	ns
textura	0.01	ns
wys roślin	0.01	ns
reg.beto	0.01	ns
wys.wody	0.01	ns
wys	0.02	ns
łąka w B	0.03	ns
reg.kam	0.03	P=0.0260 ; F= 5.06
odc.natu	0.03	ns
Kamieńce	0.04	ns
odl od b	0.05	P=0.0560; F-ratio= 3.80

**Tab.46. Wartości własne dla dwóch pierwszych osi ordynacyjnych analizy redundancji (RDA) dla parametrów zróżnicowania pokarmowego biegaczowatych rzek Czarnego Dunajca, Białego Dunajca i Białki.**

osie	1	2	3	4
wartości własne	0.174	0.004	0	0
korelacje gatunkowo-środowiskowe	0.432	0.263	0.31	0.127
skumulowany procent wariacji danych gatunkowych	17.4	17.8	17.8	17.9
relacji gatunkowo-środowiskowych	97.5	99.7	100	100

Widoczny jest gradientowy rozkład liczebności i bogactwa gatunkowego drapieźnych biegaczowatych (Ryc. 33), dodatnio skorelowanych z występowaniem kamieńców oraz regulacji kamienistych na brzegach rzek. Natomiast bogactwo gatunkowe i liczebność roślinożernych biegaczowatych leży w ujemnym gradiencie odległości od brzegu.

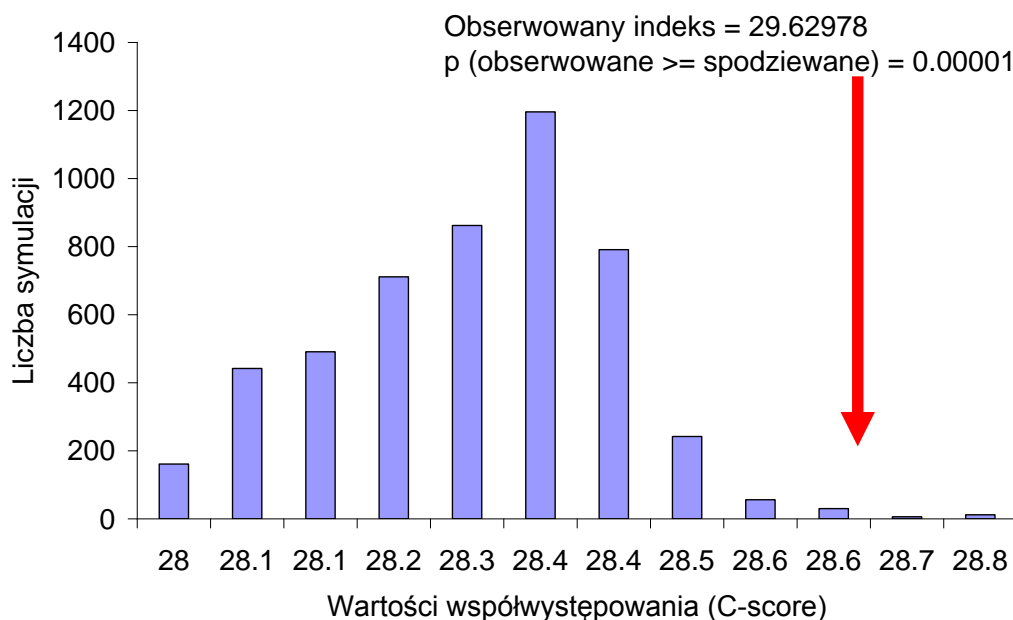


Ryc.33 Diagram ordynacyjny analizy redundancji (RDA) dla parametrów zróżnicowania pokarmowego biegaczowatych Czarnego Dunajca, Białego Dunajca i Białki. Skróty nazw zmiennych środowiskowych objaśniono w Tab. 1 . L – liczebność, B – bogactwo gatunkowe, D – gatunki drapieżne, R – gatunki roślinożerne.

#### 4.9 Determinacja struktury zgrupowań na podstawie analizy współwystępowania biegaczowatych.

W celu wykazania czy zróżnicowanie zgrupowań *Carabidae* w badanych systemach rzecznych jest przypadkowe, czy też uwarunkowane działaniem jakiś czynników środowiskowych zastosowano analizę współwystępowania biegaczowatych. Na

rycinie 34 przedstawiono symulowany rozkład wartości współwystępowania biegaczowatych w całym badanym systemie potoku Porębianka.



**Ryc.34 Wykres symulowanego rozkładu wartości współwystępowania biegaczowatych dla wszystkich badanych zgrupowań potoku Porębianka. Czerwoną strzałką zaznaczono wartość obserwowaną wskaźnika współwystępowania.**

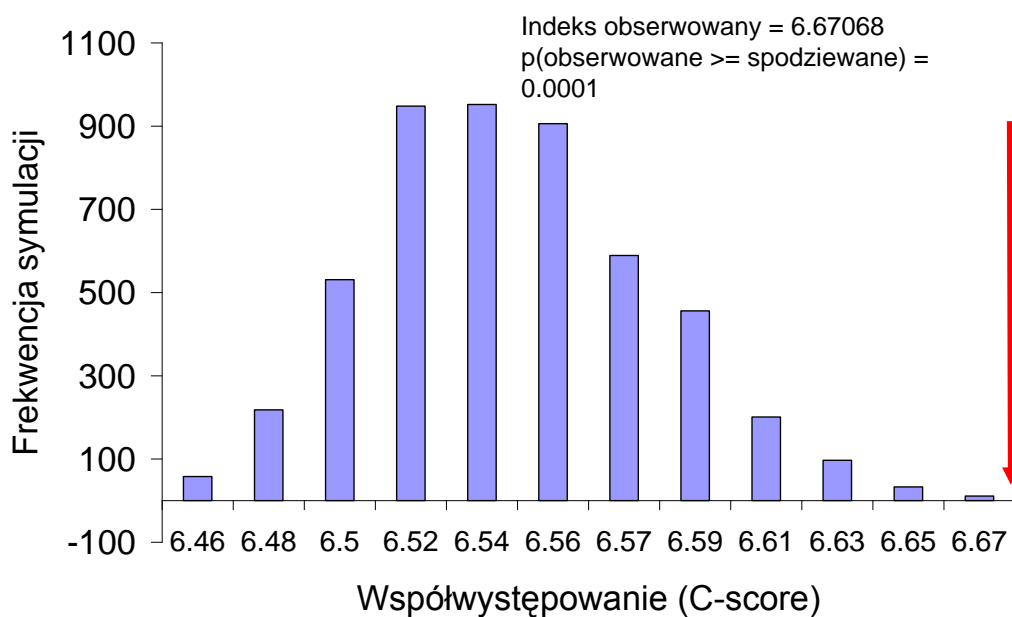
Otrzymana empiryczna wartość na podstawie faktycznego rozmieszczenia gatunków jest większa od spodziewanego rozmieszczenia przypadkowego. Wskazuje to, że istnieją czynniki determinujące rozkład biegaczowatych na brzegach potoku Porębianka.

Takie same wyniki uzyskano także w przypadku analizy współwystępowania biegaczowatych wykonanej dla każdej z teras zalewowych z osobna, co przedstawiono na rycinach: 35, 36 oraz 37. W każdym z tych przypadków wykazano, że istnieją czynniki determinujące rozkład biegaczowatych, także na poszczególnych terasach zalewowych. Wartości wskaźnika współwystępowania dla potoku Porębianka w zależności od stopnia regulacji przedstawiono w tabeli numer 47.

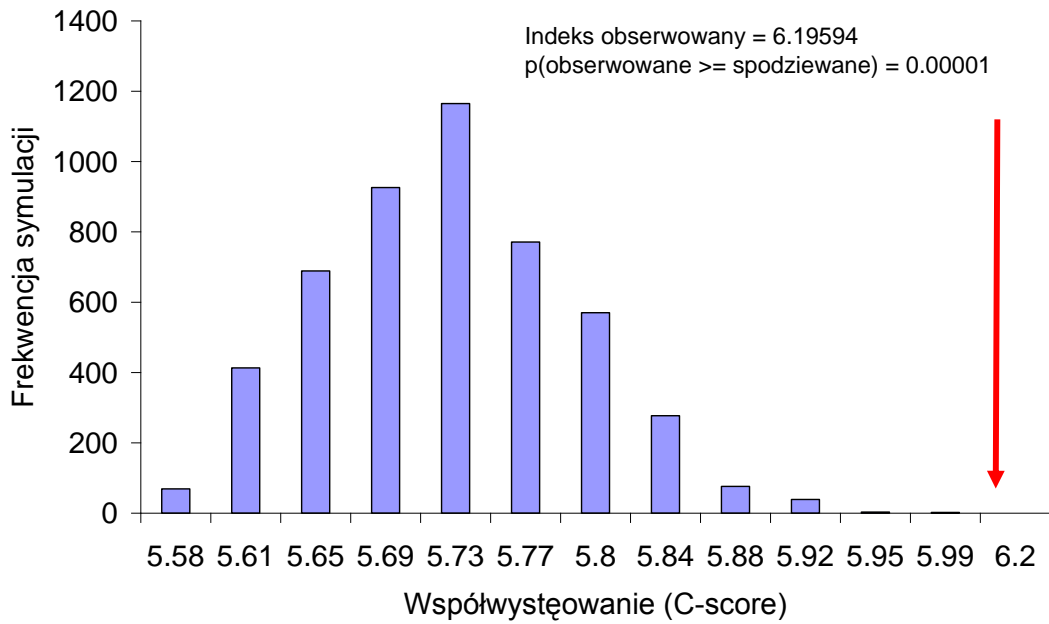


**Tab. 47 Współwystępowanie gatunków biegaczowatych w zależności od stopnia regulacji systemu potoku Porebianka. A - terasa zalewowa pierwsza, B – terasa zalewowa druga, C – terasa zalewowa trzecia.**

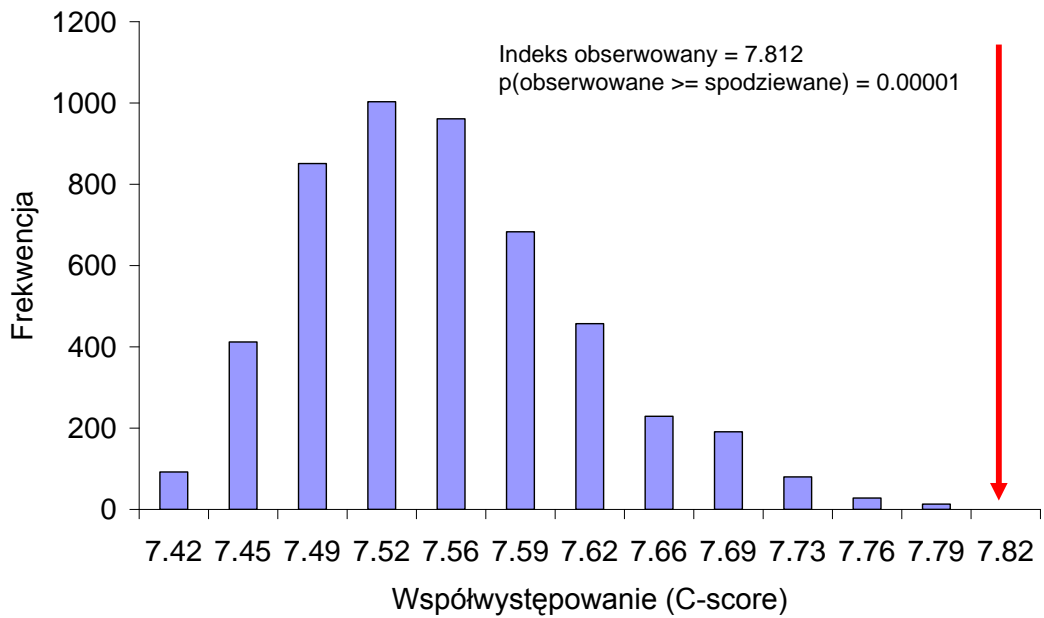
	A	B	C	Całość
$C_{\text{otrzymane}}$	6.6707	6.1959	7.8127	29.62978
$C_{\text{symulowane}}$	6.5357	5.7043	7.5358	28.25445
Wariancja symulacji	0.0013	0.0046	0.0047	0.01658
$P_{\text{obserowane}} \leq P_{\text{symulowane}}$	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000
$P_{\text{obserowane}} > P_{\text{symulowane}}$	0*	0*	0*	0*



**Ryc.35 Wykres symulowanego rozkładu wartości współwystępowania biegaczowatych dla terasy A Porębianki. Czerwoną strzałką zaznaczono wartość obserwowaną wskaźnika współwystępowania.**

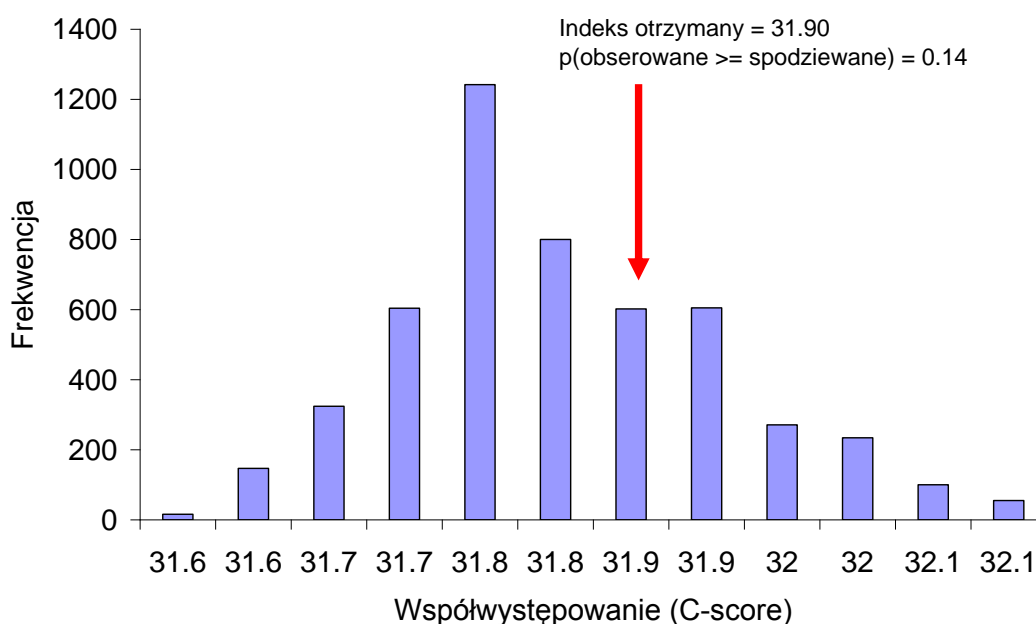


Ryc.36 Wykres symulowanego rozkładu wartości współwystępowania biegaczowatych dla terasy B Porębianki. Czerwoną strzałką zaznaczono wartość obserwowaną wskaźnika współwystępowania.



Ryc. 37 Wykres symulowanego rozkładu wartości współwystępowania biegaczowatych dla terasy C Porębianki. Czerwoną strzałką zaznaczono wartość obserwowaną wskaźnika współwystępowania.

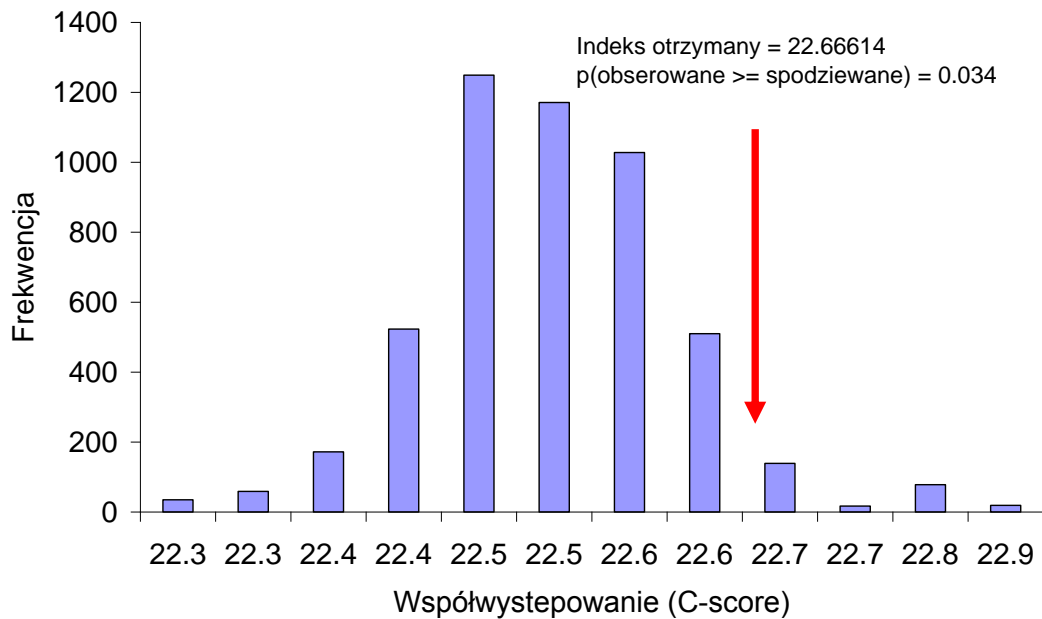
Podobnie jak w przypadku zgrupowań potoku Porębianka przedstawia się symulowany rozkład współwystępowania dla całości badanych zgrupowań biegaczowatych Czarnego Dunajca, Białego Dunajca i Białki, co przedstawiono na rycinie 38. Wartości wskaźnika współwystępowania dla gatunków biegaczowatych w zależności od stopnia przekształcenia brzegów rzek Kotliny Nowotarskiej przedstawiono w tabeli 48.



**Ryc.38 Wykres symulowanego rozkładu wartości współwystępowania biegaczowatych dla wszystkich badanych zgrupowań Czarnego Dunajca, Białego Dunajca i Białki. Czerwoną strzałką zaznaczono wartość obserwowaną wskaźnika współwystępowania.**

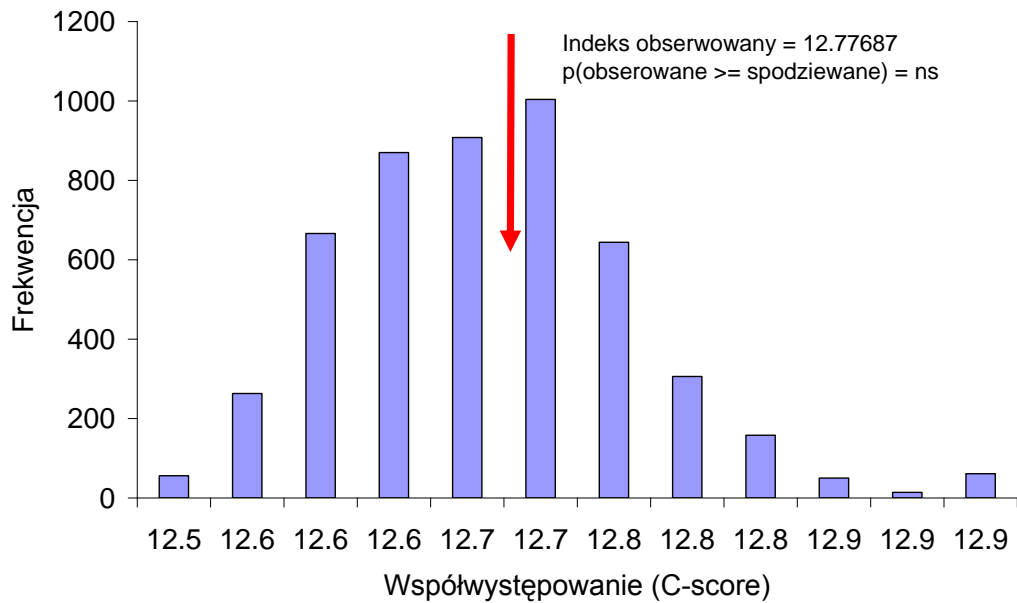
Także w tym przypadku empiryczna wartość na podstawie faktycznego rozmieszczenia gatunków jest większa od spodziewanego rozmieszczenia przypadkowego. Wskazuje to na nieprzypadkowe rozmieszczenie zgrupowań biegaczowatych w całym badanym systemie Czarnego Dunajca, Białego Dunajca i Białki.

Zbliżone wyniki uzyskano także dla zgrupowań biegaczowatych odcinków nieuregulowanych (Ryc. 39), potwierdzające wzajemne powiązania występujących tam *Carabidae*.



**Ryc.39 Wykres symulowanego rozkładu wartości współwystępowania dla grupowań biegaczowatych odcinków nieuregulowanych Czarnego Dunajca, Białego Dunajca i Białki. Czerwoną strzałką zaznaczono wartość obserwowaną wskaźnika współwystępowania.**

Zupełnie inne wyniki uzyskano w przypadku analizy współwystępowania dla grupowań biegaczowatych odcinków regulowanych w badanych systemach Czarnego Dunajca, Białego Dunajca i Białki. Rycina 40 wskazuje, iż otrzymana wartość empiryczna na podstawie faktycznego rozmieszczenia gatunków jest mniejsza od spodziewanej wartości rozmieszczenia przypadkowego. Wskazuje to na przypadkowe rozmieszczenie grupowań biegaczowatych zamieszkujących brzegi badanych rzek kotliny Nowotarskiej, które poddane były różnym rodzajom regulacji i działalności człowieka.



Ryc.40 Wykres symulowanego rozkładu wartości współwystępowania dla grupowań biegaczowatych odcinków regulowanych Czarnego Dunajca, Białego Dunajca i Białki. Czerwoną strzałką zaznaczono wartość obserwowaną wskaźnika współwystępowania.

Tab. 48 Współwystępowane gatunków biegaczowatych w zależności od stopnia regulacji systemu rzek Kotliny Nowotarskiej.

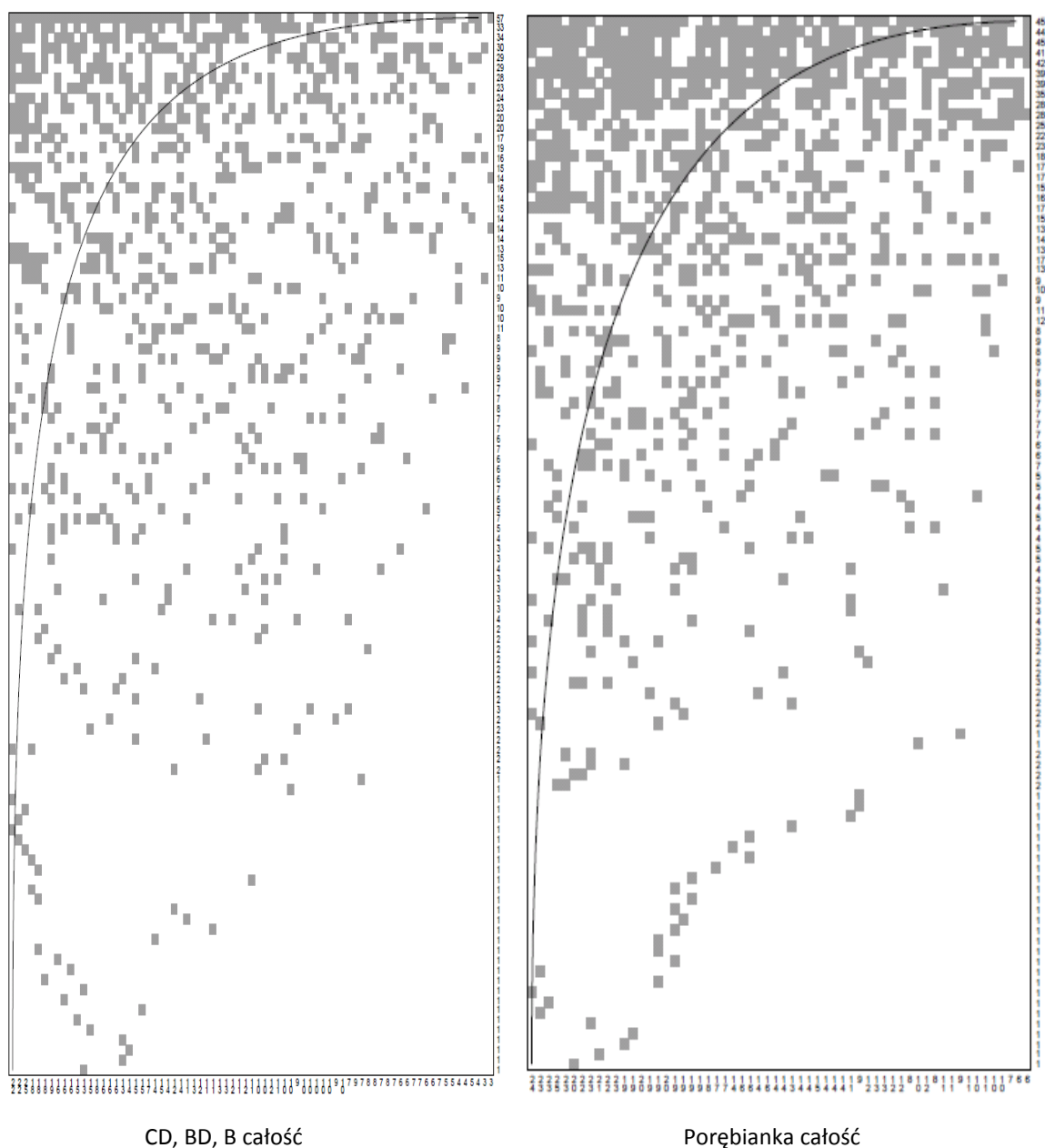
	Odcinki regulowane	Odcinki nieregulowane	Całość
$C_{\text{otrzymane}}$	4.5109	22.6661	31.9041
$C_{\text{symulowane}}$	4.4992	22.5051	31.7898
Wariancja symulacji	0.0024	0.0078	0.0113
$P_{\text{obserwane}} \leq P_{\text{symulowane}}$	0.6126	0.9658	0.8602
$P_{\text{obserwane}} \geq P_{\text{symulowane}}$	0.3924	0.0344*	0.1402

#### **4.10 Determinacja struktury zgrupowań na podstawie analizy współwystępowania gatunków biegaczowatych metodą analizy zagnieżdżeń (Nestedness).**

Uporządkowanie wszystkich zgrupowań rzek Kotliny Nowotarskiej jest silnie zestrukturyzowane (Ryc. 41). Temperatura układu jest bardzo niska ( $T = 16,1^{\circ}\text{C}$ ) i istotnie statystycznie mniejsza niż symulowana temperatura dla rozkładu randomizowanego (Tab. 49). Porządek rang matrycy zagnieżdżeń jest skorelowany ujemnie z wysokością wody, wysokością oraz wcinaniem (odpowiednio  $R = -0,36$ ,  $P < 0,001$ ;  $R = -0,35$ ,  $P < 0,001$ ;  $R = -0,30$ ,  $P < 0,01$ ), natomiast dodatnio z szerokością koryta, odległością od lustra wody, głębokością oraz brakiem regulacji (odpowiednio  $R = 0,32$ ,  $P < 0,01$ ;  $R = 0,30$ ,  $P < 0,01$ ;  $R = 0,24$ ,  $P < 0,05$ ;  $R = 0,23$ ,  $P < 0,05$ ). Obszary, które są wyżej i silniej wcinane posiadają większe bogactwo gatunkowe niż brzegi rzek, które są płaskie i o niewielkim dystansie do lustra wody.

Podobny nieprzypadkowy rozkład gatunków występuje w systemie potoku Porębianka (Ryc. 41). Temperatura empirycznego układu zgrupowań w przestrzeni jest istotnie statystycznie niższa niż średnia temperatura systemu zrandomizowanego na podstawie modelu zerowego (Tab. 49). Uporządkowana sekwencja zgrupowań jest ujemnie skorelowana z występowaniem gleb inicjalnych (ziemia) oraz żwiru na powierzchni ( $R = -0,54$ ,  $P < 0,001$ ;  $R = -0,45$ ,  $P < 0,001$ ), natomiast dodatnio z odległością od lustra wody, wysokością n.p.m., odległością pomiędzy powierzchniami, głębokością rzeki i głębokością do skał ( $R = 0,91$ ,  $P < 0,001$ ;  $R = 0,90$ ,  $P < 0,001$ ;  $R = 0,88$ ,  $P < 0,001$ ;  $R = 0,47$ ,  $P < 0,001$ ;  $R = 0,42$ ,  $P < 0,001$ ). W systemie tym widać zatem duże znaczenie procesów inundacyjnych dla zachowania dużej różnorodności gatunkowej i uporządkowania zgrupowań. Zgrupowania, które posiadają największą liczbę taksonów występują na

glebach inicjalnych z dużą ilością żwiru. Liczba taksonów zmniejsza się natomiast wraz z odległością od lustra wody.



**Ryc. 41** Uporządkowana matryca gatunków (rzędy) i stanowisk (kolumny) zgrupowań biegaczowatych na poszczególnych terasach zalewowych Białki (B), Białego Dunajca (BD), Czarnego Dunajca (CD), a także potoku Porebianka na podstawie analizy Nstredness. Krzywa określa całkowicie uporządkowany układ teoretyczny.

Uporządkowany rozkład gatunków koreluje ujemnie z występowaniem środowisk żwirowych ( $R=0,38$ ,  $P=0,05$ ). Wynika z niego, że na terasie zalewowej gdzie występują

osady żwirowe (terasa A) grupuje się więcej gatunków, a na obszarach nieregulowanych następuje stopniowy zanik większości z nich (Ryc. 42).

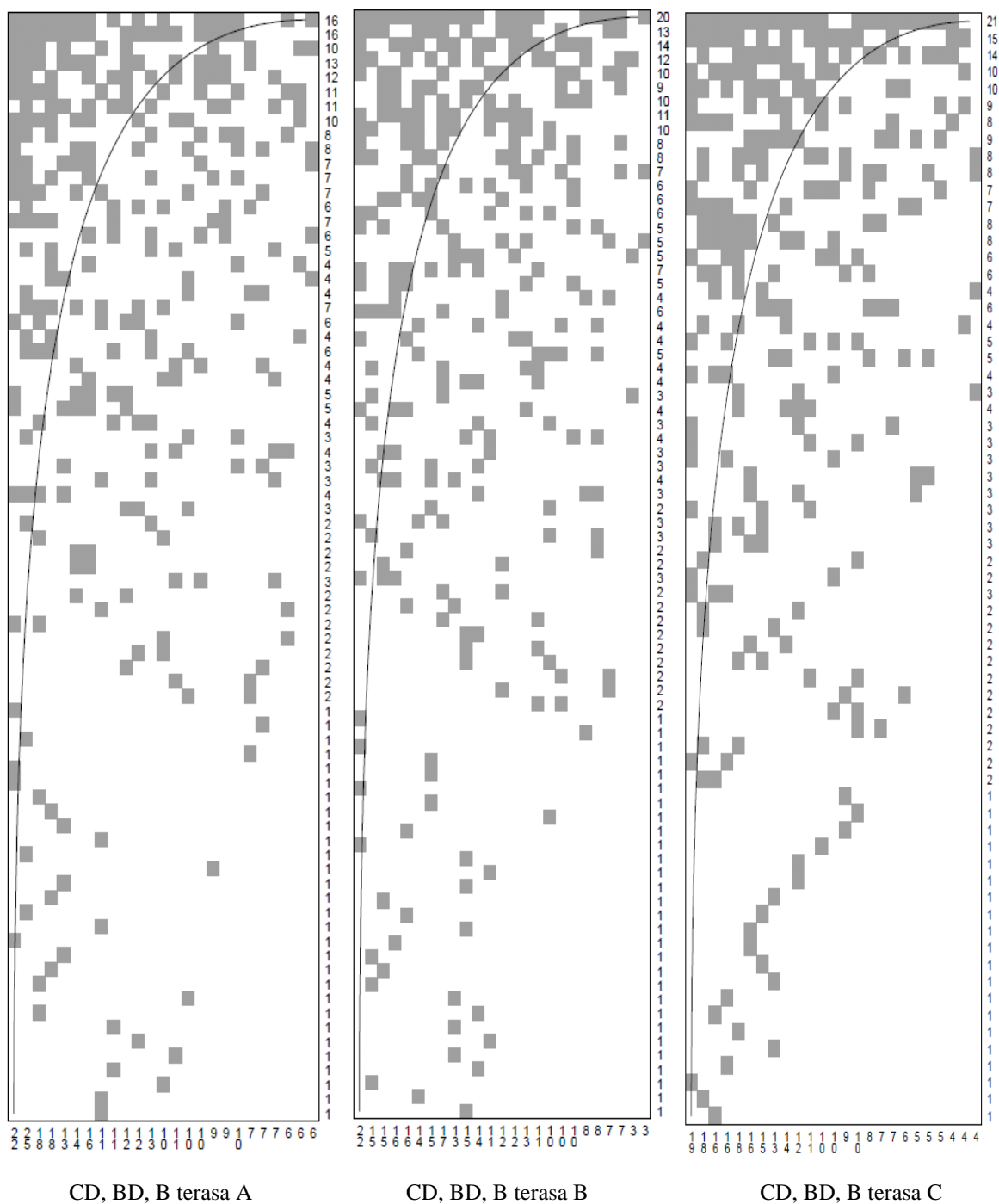
Podobna sytuacja występuje w przypadku terasy zalewowej B (Ryc. 42), gdzie temperatura uporządkowania układu jest istotnie statystycznie niższa niż średnia temperatura symulowana dla układu zrandomizowanego (Tab. 49). Gradientowy rozkład stanowisk na podstawie analizy zagnieźdzeń uporządkowany jest w gradiencie przekształceń środowiska. Porządek stanowisk koreluje ujemnie z obecnością łąk na terasie zalewowej C ( $R = -0,39$ ,  $P = 0,05$ ).

Uporządkowany jest także rozkład gatunków na terasie zalewowej C (Ryc. 42). Temperatura idiosynkretyczna układu jest również istotnie statystycznie niższa niż temperatura układu rozproszonego równomiernie (Tab. 49). Rozkład stanowisk skorelowany jest dodatnio z odległością od brzegu oraz głębokością do skał (odpowiednio  $R = 0,52$ ,  $P < 0,01$ ;  $R = 0,39$ ,  $P < 0,05$ ), natomiast ujemnie z przekształceniem obszarów tj. łąką na terasie zalewowej C i łąką na terasie B (odpowiednio  $R = -0,40$ ,  $P < 0,05$ ;  $R = -0,52$ ,  $P < 0,01$ ) oraz wysokością wody ( $R = -0,38$ ,  $P < 0,05$ ). Zgrupowania obszarów antropogenicznych miały decydujący wpływ na kształtowanie składu gatunkowego na tej terasie.

**Tab. 49 Podsumowanie analiz zagnieźdzeń dla badanych systemów rzecznych. DA – zgrupowania terasy zalewowej pierwszej rzek Kotliny Nowotarskiej, DB – zgrupowania terasy zalewowej drugiej rzek Kotliny Nowotarskiej, DC - zgrupowania terasy zalewowej trzeciej rzek Kotliny Nowotarskiej, PA - zgrupowania terasy zalewowej pierwszej potoku Porębianka, PB – zgrupowania terasy zalewowej drugiej Potoku Porębianka, PC - zgrupowania terasy zalewowej trzeciej potoku Porębianka.**

	temperatura układu	temperatura średnia modelu zerowego	odchylenie standardowe	P testu Monte Carlo
Dunajec całość	16.12	41.28	1.42	$P(T < 16.12^\circ) = 3.44E-54$ [-17.63?
Porębianka całość	19	53.14	1.78	$P(T < 19^\circ) = 3.50E-60$ [-19.14
DA	30.59	45.29	3.08	$P(T < 30.59^\circ) = 9.41E-07$ [-4.78
DB	27.19	44.64	2.96	$P(T < 27.19^\circ) = 2.12E-09$ [-5.88
DC	23.76	45.43	3.27	$P(T < 23.76^\circ) = 1.92E-11$ [-6.62
PA	33.53	55.32	3.41	$P(T < 33.53^\circ) = 8.86E-11$ [-6.39
PB	29.82	57.11	4.12	$P(T < 29.82^\circ) = 1.92E-11$ [-6.62
PC	35.88	64.07	3.92	$P(T < 35.88^\circ) = 3.78E-13$ [-7.18



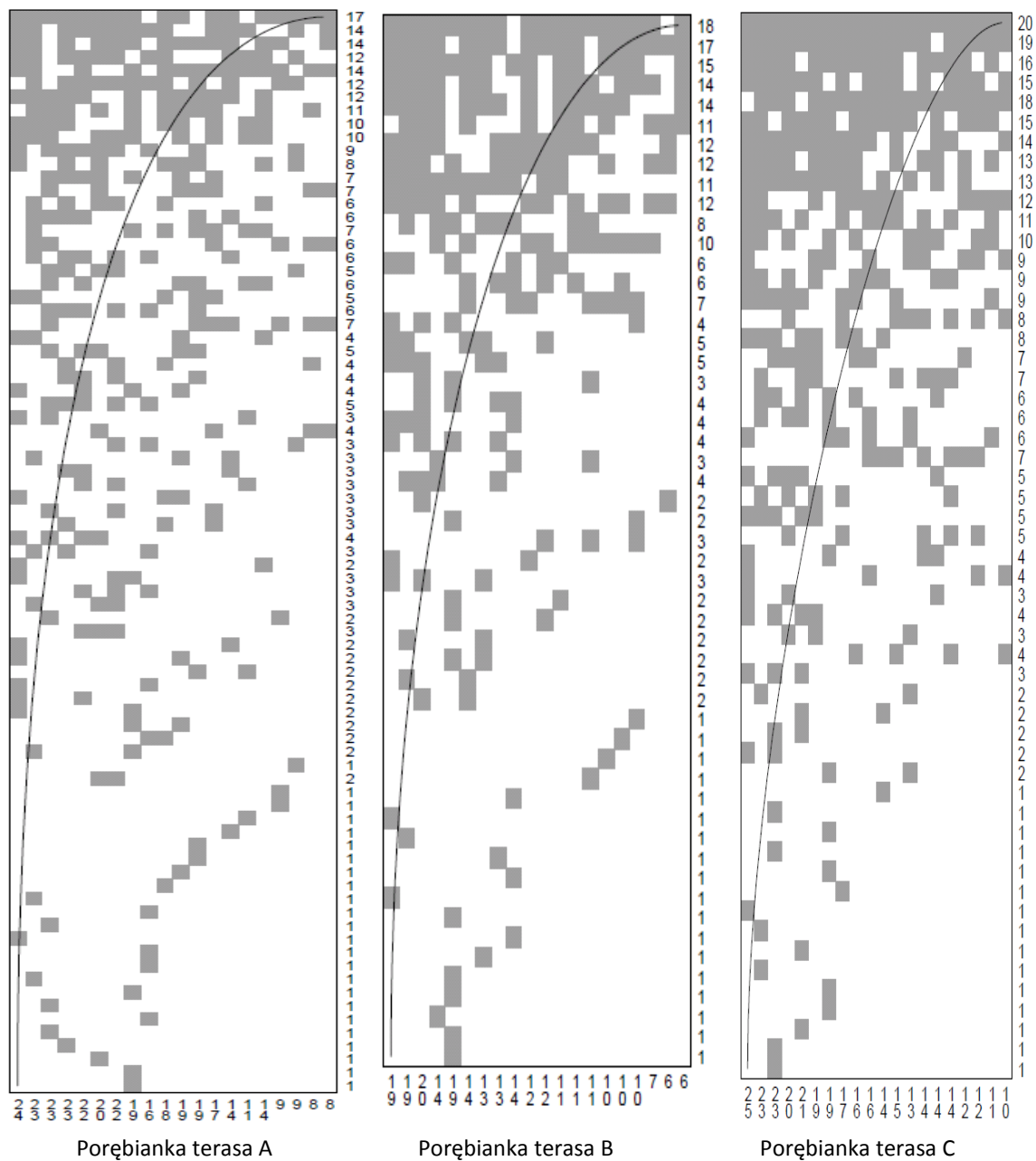


**Ryc. 42** Uporządkowana matryca gatunków (rzędy) i stanowisk (kolumny) zgrupowań biegaczowatych na poszczególnych terasach zalewowych w sytemie trzech rzek górskich: Czarnego Dunajca, Białego Dunajca oraz Białki na podstawie analizy Nstedsness. Krzywa określa całkowicie uporządkowany układ teoretyczny.

W przypadku terasy zalewowej pierwszej (A) Porębianki temperatura idiosynkratyczna jest wyższa niż temperatura dla rzek Kotliny Nowotarskiej, jednakże istotnie statystycznie niższa niż symulowane średnie temperatury układu. Uporządkowany

diagram rozkładu gatunków na stanowiskach wskazuje na brak występowania gatunków rozmieszczonych równomiernie w całym systemie potoku Porębianka (Ryc. 43). Uporządkowanie stanowisk w macrycy zagnieżdżeń koreluje dodatnio z występowaniem regulacji kamienistych ( $R= 0,49$ ,  $P< 0,05$ ) oraz ujemnie z procentem pokrycia przez rośliny ( $R= -0,54$ ,  $P<0,05$ ). Występowanie wzmocnień kamienistych typu „rip-rap”, które przypominają naturalne brzegi wzmocniane przez procesy sedymentacyjne, posiadają mniejsze zróżnicowanie gatunkowe. Natomiast obszary rzadziej zalewane, gęsto pokryte roślinnością są źródłem rekolonizacji obszarów wymytych.

Dla zgrupowań terasy zalewowej C Porębianki rozkład gatunków na poszczególnych stanowiskach jest również silnie zestrukturyzowany (Ryc. 43). Temperatura układu jest istotnie statystycznie niższa niż średnia radnomizowana temperatura na podstawie tysiąca powtórzeń (Tab. 49). Gradient gatunkowy dla terasy zalewowej C związany jest przede wszystkim z podłożem, a także z występowaniem odcinków naturalnych. Istnieje silna dodatnia korelacja pomiędzy głębokością gleby a porządkiem upakowania gatunków w macrycy ( $R= 0,54$ ,  $P<0,01$ ) oraz ujemna korelacja z występowaniem gleb inicjalnych ( $R= -0,44$ ,  $P<0,05$ ). Występowanie odcinków naturalnych jest skorelowane dodatnio z porządkiem ułożenia gatunków ( $R= 0,49$ ,  $P<0,05$ ).



Ryc. 43 Uporządkowana matryca gatunków (rzędy) i stanowisk (kolumny) zgrupowań biegaczowatych na poszczególnych terasach zalewowych potoku Porebianka na podstawie analizy Nestedness. Krzywa określa całkowicie uporządkowany układ teoretyczny.

#### 4.11 Wpływ regulacji i przekształceń koryta rzeki na ochronę zgrupowań biegaczowatych oraz gatunków rzadkich i chronionych prawem.

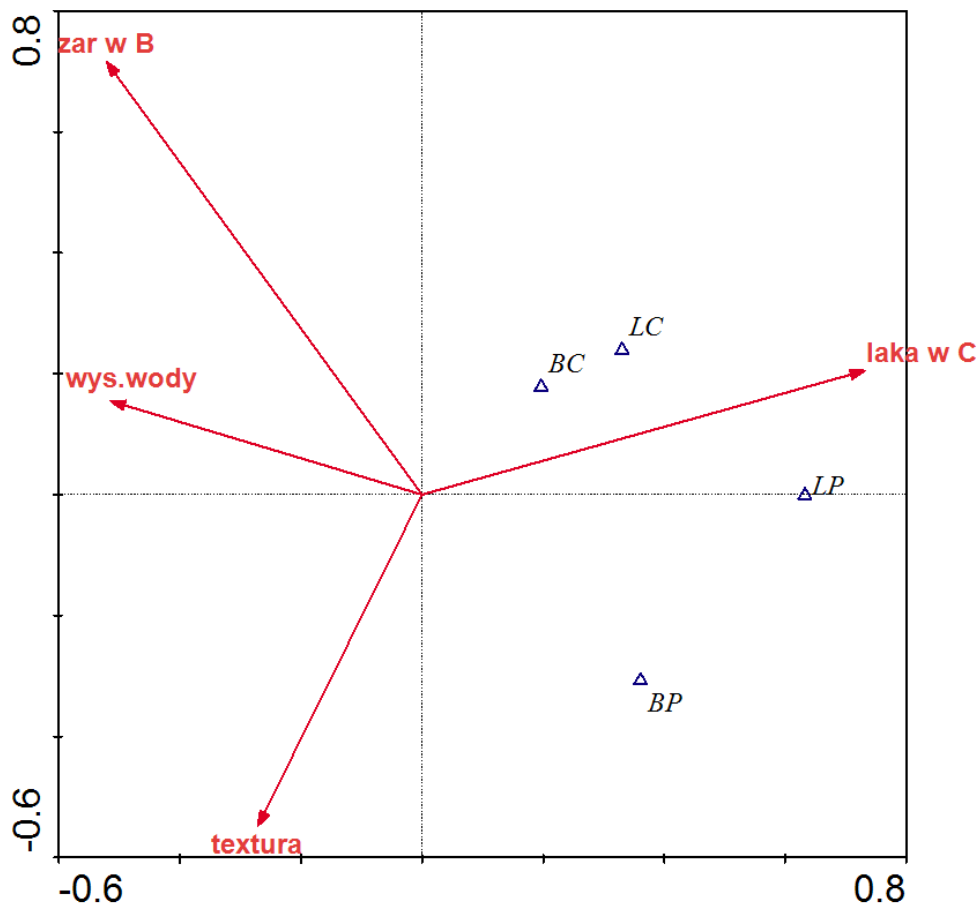
Rycina 44 przedstawia analizę redundancji dla parametrów zróżnicowania gatunków chronionych potoku Porębianka. Wyszczególniono czynniki środowiskowe istotne statystycznie dla tego rozkładu (Tab. 50): występowanie łąki na terasie zalewowej trzeciej (C), wysokość wody, textura oraz zarośla na terasie zalewowej drugiej (B). Pierwsza oś ordynacyjna opisuje 99.7 % wariacji (Tab. 51). Bogactwo gatunkowe i liczebność gatunków chronionych układa się w gradiencie występowania łąki na terasie zalewowej C, ponadto w ujemnej korelacji z występowaniem textury i wysokością wody. Natomiast bogactwo gatunkowe i liczebność gatunków pozostałych wykazuje lekką dodatnią zależność od występowania łąki na terasie zalewowej C, negatywną z wysokością wody i obecnością zarośli na terasie zalewowej B.

**Tab. 50 Ranking czynników środowiskowych (skrótów jak w Tab. 1) istotnych statystycznie na podstawie selekcji postępującej analizy redundancji dla parametrów gatunków chronionych biegaczowatych Porębianki.**

Zmienna	Lambda	test permutacji Monte Carlo
reg.kam	0	ns
łąka w B	0	ns
Kam w A	0	ns
żwir	0	ns
trawa/za	0	ns
las w C	0	ns
odc.natu	0.01	ns
ziemia	0.01	ns
skała	0.02	ns
% roślin	0.02	ns
textura	0.03	P=0.0320 ; F= 4.59;
wys rośl	0.03	ns
głęb do s	0.04	ns
reg.beto	0.05	ns
nachyl.	0.05	ns
reg.kory	0.09	ns
wys	0.09	ns
odl od b	0.1	ns
wys.wody	0.1	P=0.0120 ; F= 7.68
zar w B	0.11	ns
łąka w C	0.21	P=0.0040 ; F= 15.53

Tab. 51 Wartości własne dla dwóch pierwszych osi ordynacyjnych analizy redundancji (RDA) dla parametrów gatunków chronionych biegaczowatych Porębianki.

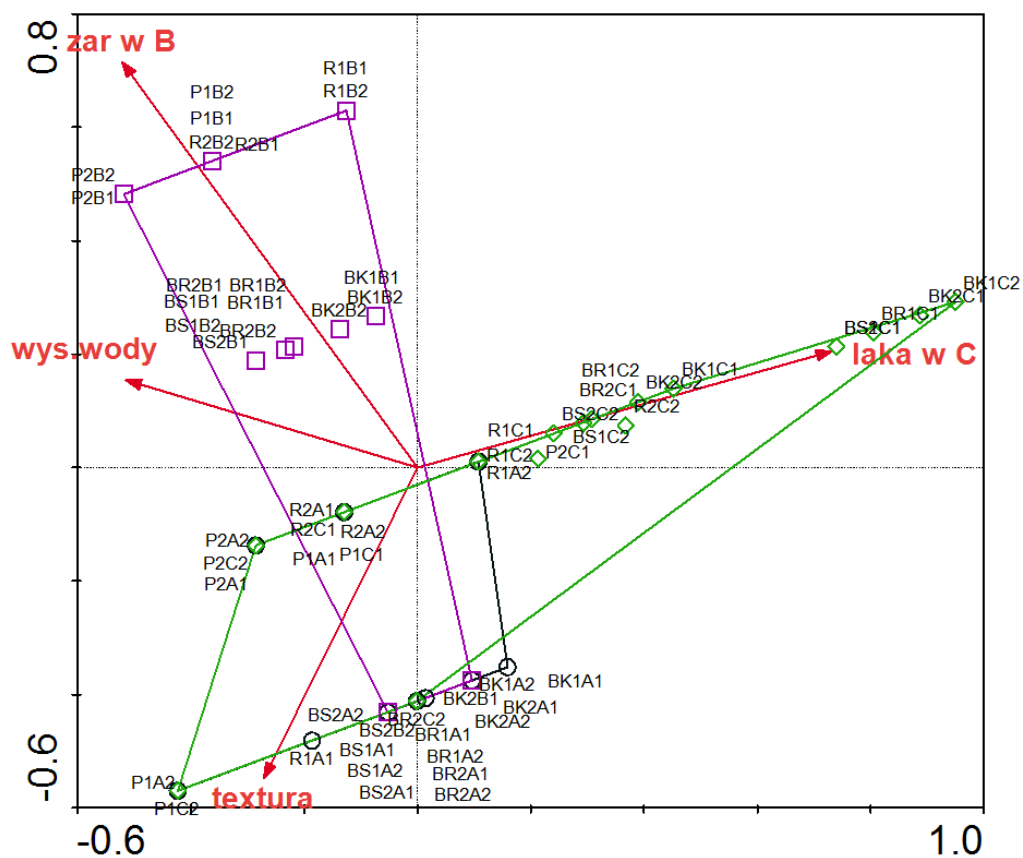
osie	1	2	3	4
wartości własne	0.395	0.001	0	0
korelacje gatunkowo-środowiskowe	0.634	0.321	0.149	0.183
skumulowany procent wariacji danych gatunkowych	39.5	39.6	39.6	39.6
relacji gatunkowo-środowiskowych	99.7	100	100	100



Ryc.44 Diagram ordynacyjny analizy redundancji (RDA) dla parametrów gatunków chronionych biegaczowatych Porębianki. Skrótów zmiennych środowiskowych objaśniono w Tab. 1; L - liczebność, B - bogactwo gatunkowe, C - gatunki chronione, P - gatunki pozostałe.

Analiza redundancji dla grupowań biegaczowatych Porębianki na podstawie gatunków chronionych (Ryc. 45) pozwoliła na wyodrębnienie trzech grup grupowań układających się w gradientach wyżej opisanych zmiennych środowiskowych. Pierwszą

grupę dodatnio skorelowaną z występowaniem textury stanowią zgrupowania terasy zalewowej A wszystkich typów regulacji oraz terasy zalewowej C z odcinków referencyjnych (R) i regulacji betonowych (P). Do drugiej grupy leżącej w dodatnim gradiencie z wysokością wody oraz obecnością zarośli na terasie zalewowej B, zaliczono zgrupowania tej terasy wszystkich typów regulacji koryta Porębianki. Oraz trzecia grupa skorelowana dodatnio z występowaniem łąki na terasie C skupiająca jej zgrupowania z wszystkich typów regulacji rzecznych.



Ryc.45 Diagram ordynacyjny analizy redundancji (RDA) dla zgrupowań biegaczowatych Porębianki na podstawie gatunków chronionych. Klasyfikacja według przynależności do terasy zalewowej. Skróty nazw parametrów środowiskowych oraz zgrupowań przedstawiono kolejno w Tab. 1 i 2.

W przypadku kolejnego parametru struktury zgrupowań w aspekcie ochrony i waloryzacji zgrupowań biegaczowatych zastosowano analizę redundancji dla parametru endemizmu, co ilustruje rycina 46. Czynniki istotne statystycznie opisujące zróżnicowanie

zgrupowań biegaczowatych w klasyfikacji gatunków endemicznych zestawiono w tabeli numer 52. Pierwsza oś ordynacyjna opisuje 99.9 % wariancji (Tab. 53).

**Tab. 52 Ranking czynników środowiskowych (skrót jak w tabeli 1) istotnych statystycznie na podstawie selekcji postępującej analizy redundancji (RDA) dla parametrów endemizmu biegaczowatych Porębianki.**

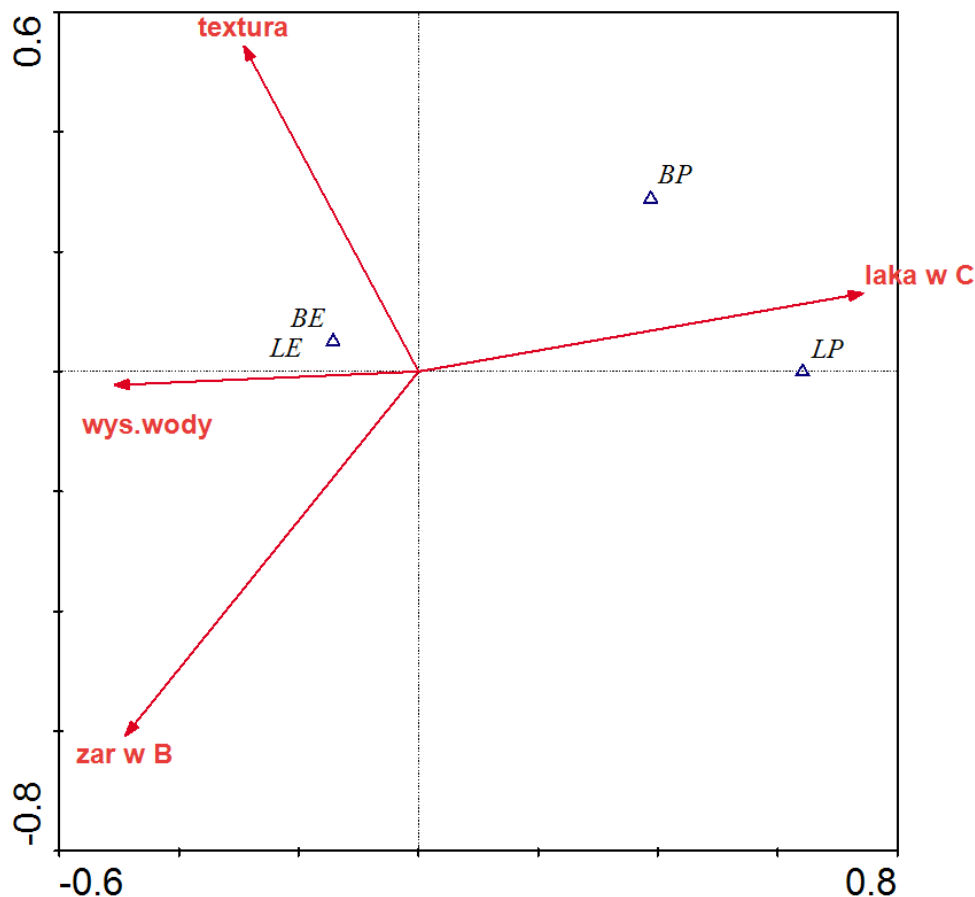
Zmienna	Lambda	test permutacji Monte Carlo
kam w A	0	ns
reg.kam	0	ns
łąka w B	0	ns
żwir	0	ns
las w C	0.01	ns
trawa/za	0.01	ns
odc.natu	0.01	ns
ziemia	0.01	ns
skała	0.02	ns
wys rośl	0.03	ns
% roślin	0.03	ns
textura	0.03	P=0.0180 ; F= 5.38
głęb do	0.05	ns
reg.beto	0.06	ns
nachyl.	0.06	ns
reg.kory	0.09	ns
wys	0.09	ns
zar w B	0.1	ns
wys.wody	0.11	P=0.0080 ; F= 7.93
odl od b	0.13	ns
łąka w C	0.23	P=0.0020; F= 16.99

**Tab. 53 Wartości własne dla dwóch pierwszych osi ordynacyjnych analizy redundancji (RDA) dla parametrów endemizmu biegaczowatych Porębianki.**

osie	1	2	3	4
wartości własne	0.411	0	0	0
korelacje gatunkowo-środowiskowe	0.642	0.382	0	0
skumulowany procent wariancji				
danych gatunkowych	41.1	41.1	0	0
relacji gatunkowo-środowiskowych	99.9	100	0	0

Na rycinie 46 widoczne jest, iż zarówno liczebność jak i bogactwo gatunkowe biegaczy z gatunków endemicznych jest dodatnio skorelowane z wysokością wody oraz teksturą. Po przeciwnej stronie diagramu grupują się bogactwo gatunkowe i liczebność

gatunków pozostałych, które są dodatnio skorelowane z występowaniem łąki na terasie zalewowej trzeciej (C).

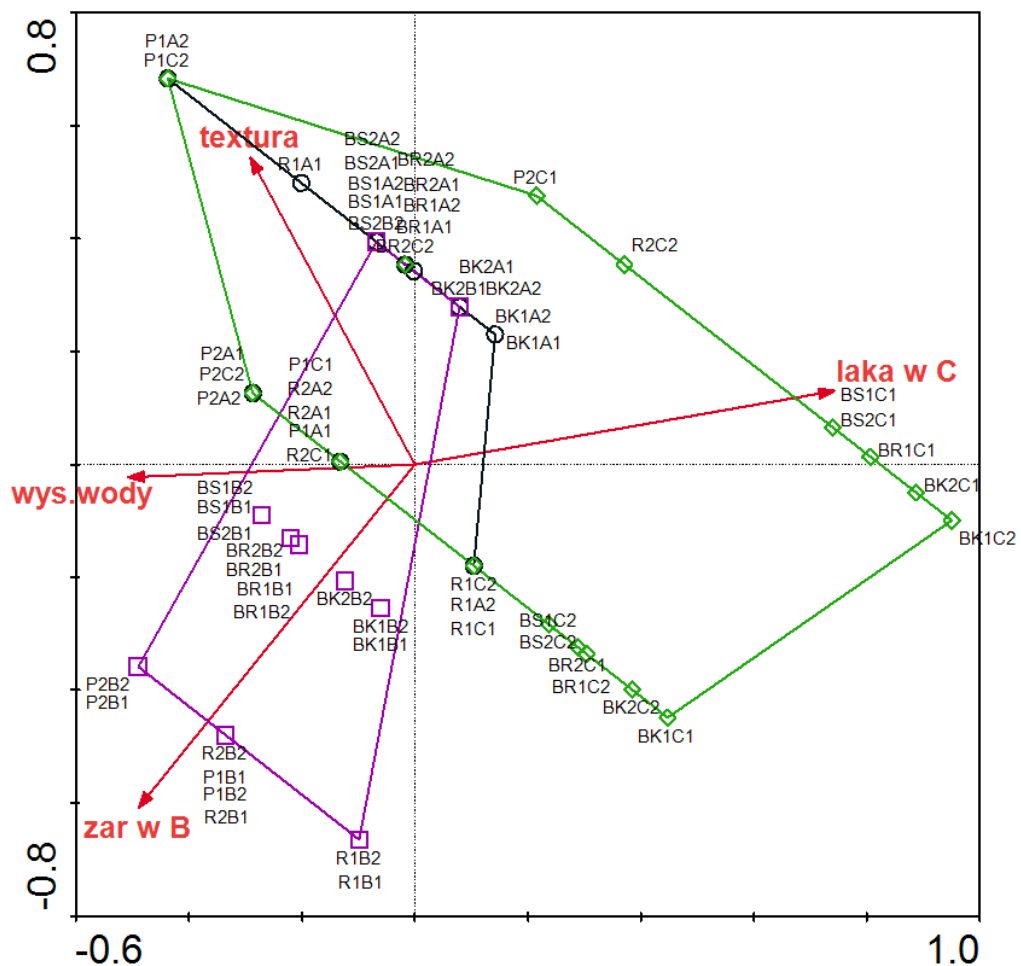


Ryc.46 Diagram ordynacyjny analizy redundancji (RDA) dla parametrów gatunków endemicznych biegaczowatych Porębianki. Skróty nazw zmiennych środowiskowych jak w Tab. 1; L – liczebność, B - bogactwo gatunkowe, E - gatunki endemiczne, P - gatunki pozostałe.

Natomiast w przypadku rozkładu zgrupowań biegaczowatych Porębianki na podstawie występowania gatunków endemicznych (Ryc. 47) wyróżniono trzy grupy zgrupowań. Pierwszą grupę, skorelowaną dodatnio z występowaniem textury stanowią zgrupowania terasy zalewowej pierwszej (A) wszystkich typów regulacji koryta rzeki. W obrębie tej grupy widoczne jest rozgraniczenie na zgrupowania terasy zalewowej A z regulacjami korytowymi (BK), terasowymi świeżymi (BS) i sukcesyjnymi (BR) oraz na zgrupowania terasy A ale z regulacjami betonowymi (P) i odcinkami referencyjnymi.

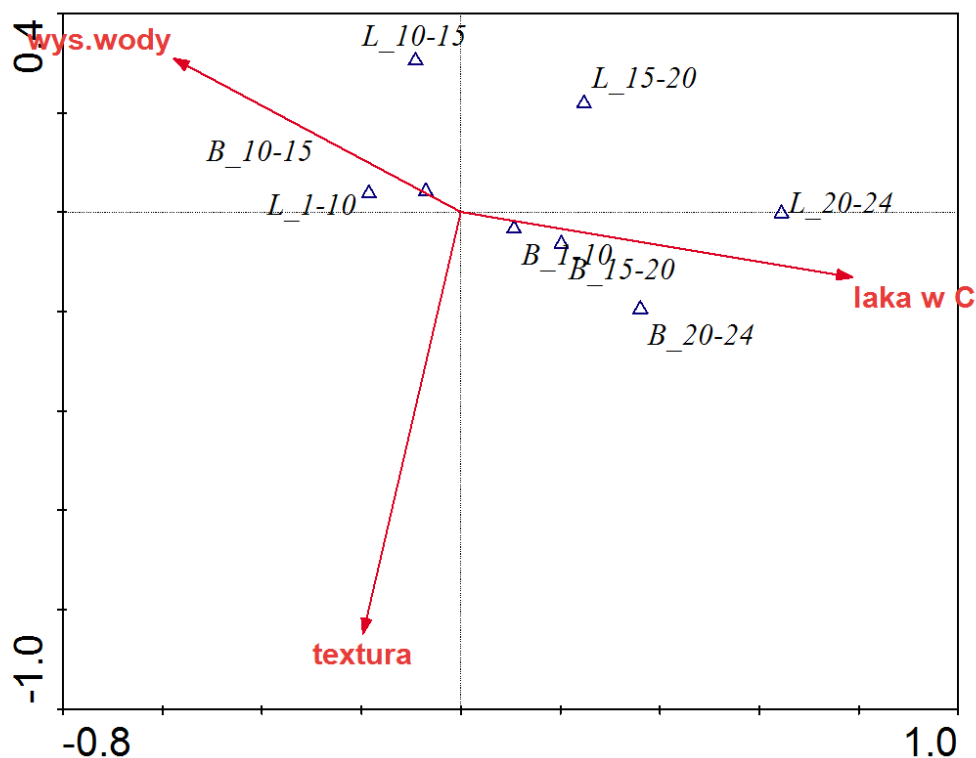


Druga grupa to zgrupowania leżące w dodatnim gradiencie wysokości wody i występowania zarośli na terasie zalewowej B. Grupę ta tworzą zgrupowania biegaczowatych z terasy B wszystkich typów regulacji koryta omawianego potoku. Widoczny jest również rozdział na zgrupowania terasy zalewowej B z regulacjami korytowymi (BK) i terasowymi (BS, BR) oraz na zgrupowania terasy zalewowej drugiej (B) z regulacjami betonowymi (P) i odcinkami referencyjnymi (R). Do trzeciej grupy należą zgrupowania terasy zalewowej C wszystkich typów regulacji koryta, korelujące dodatnio z obecnością łąki na terasie zalewowej trzeciej (C).



Ryc.47 Diagram ordynacyjny analizy redundancji (RDA) dla zgrupowań biegaczowatych Porębianki na podstawie gatunków endemicznych. Klasyfikacja według przynależności do terasy zalewowej. Skrótów nazw zmiennych środowiskowych oraz zgrupowań zestawiono odpowiednio w Tab. 1 i 2.

Podział na gatunki rzadkie na podstawie sklasyfikowania stanowisk, w których dany gatunek występuje, również jest istotnym parametrem struktury zgrupowań biegaczowatych dla ochrony tych organizmów. Zatem na rycinie 48 przedstawiono wyniki analizy redundancji dla parametrów rzadkości biegaczowatych Porębianki.



Ryc.48 Diagram ordynacyjny analizy redundancji (RDA) dla parametrów gatunków rzadkich biegaczowatych Porębianki. Skróty nazw zmiennych środowiskowych objaśniono w Tab. 1; L - liczebność, B – bogactwo gatunkowe, N-N1 – wartości graniczne liczby krain geograficznych, w jakich występuje dany gatunek.

Czynniki istotne statystycznie kształtujące ten rozkład to: występowanie łąki na terasie zalewowej trzeciej (C), textura i wysokość wody (Tab. 54). Nie stwierdzono zależności parametrów rzadkości od występowania zmiennych środowiskowych. Niezbyt wyraźne są także różnice pomiędzy poszczególnymi kategoriami rzadkości gatunków biegaczowatych związanymi z liczbą krain geograficznych, w jakich stwierdzono ich występowanie. Zaznacza się jednak gradient wzdłuż pierwszej osi ordynacyjnej, która

opisuje 99.2 % wariacji (Tab. 55), związany z wysokością wody i występowaniem łąki na terasie zalewowej C. Wykazano, iż najwięcej gatunków pospolitych spotykanych na wielu stanowiskach jest dodatnio skorelowanych z występowaniem łąki na terasie zalewowej C, w przeciwieństwie do gatunków rzadkich, których bogactwo gatunkowe i liczebność jest wyższa tam gdzie są duże wahania poziomu wody, a zatem w bezpośrednim jej sąsiedztwie.

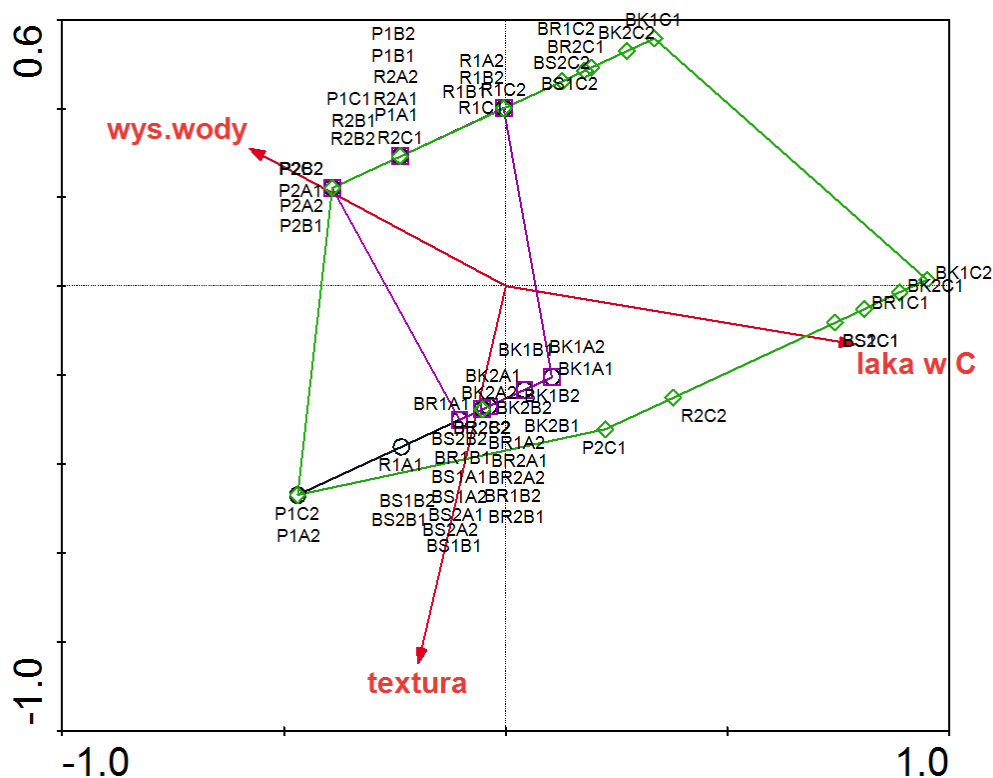
**Tab. 54 Ranking czynników środowiskowych (skrót jak w Tab. 1) istotnych statystycznie na podstawie selekcji postępującej analizy redundancji (RDA) dla parametrów rzadkości biegaczowatych Porębianki.**

Zmienna	Lambda	test permutacji Monte Carlo
łąka w B	0	ns
Kam w A	0	ns
żwir	0	ns
ziemia	0.01	ns
trawa/za	0.01	ns
reg.kam	0.01	ns
las w C	0.01	ns
skała	0.01	ns
textura	0.02	ns
% roślin	0.02	ns
odc.natu	0.03	ns
głęb do s	0.03	ns
nachyl.	0.06	ns
zar w B	0.06	ns
wys rośl	0.06	ns
reg.beto	0.07	ns
reg.kory	0.09	ns
odl od b	0.09	ns
wys	0.12	ns
wys.wody	0.13	P= 0.0020 ; F= 10.49
łąka w C	0.24	P=0.0020; F= 18.54

**Tab. 55 Wartości własne dla dwóch pierwszych osi ordynacyjnych analizy redundancji (RDA) dla parametrów rzadkości biegaczowatych Porębianki.**

osie	1	2	3	4
wartości własne	0.391	0.003	0	0.549
korelacje gatunkowo-środowiskowe	0.646	0.284	0.142	0
skumulowany procent wariacji danych gatunkowych	39.1	39.5	39.5	94.3
relacji gatunkowo-środowiskowych	99.2	100	100	0

Podobne wyniki wskazuje diagram ordynacyjny analizy redundancji dla zgrupowań biegaczowatych potoku Porębianka na podstawie obecności gatunków rzadkich (Ryc. 49). Zaznacza się gradient wzdłuż pierwszej osi ordynacyjnej związany z dwoma zmiennymi środowiskowymi jakimi są: wysokość wody i występowanie łąki na terasie zalewowej C. W gradiencie tym zgrupowania biegaczowatych układają się od zgrupowań charakterystycznych dla terasy zalewowej pierwszej (A), skorelowanych dodatnio z wysokością wody, po zgrupowania charakterystyczne dla terasy zalewowej trzeciej (C), skorelowane z występowaniem tam łąki.



Ryc.49 Diagram ordynacyjny analizy redundancji (RDA) dla zgrupowań biegaczowatych Porębianki na podstawie obecności gatunków rzadkich. Skróty nazw zmiennych środowiskowych i zgrupowań objaśniono odpowiednio w Tab. 1 i 2.

W przypadku Czarnego Dunajca, Białego Dunajca i Białki również przeprowadzono analizy wskazujące na wpływ regulacji koryta rzeczno i innych przekształceń na rzadkie i chronione gatunki.

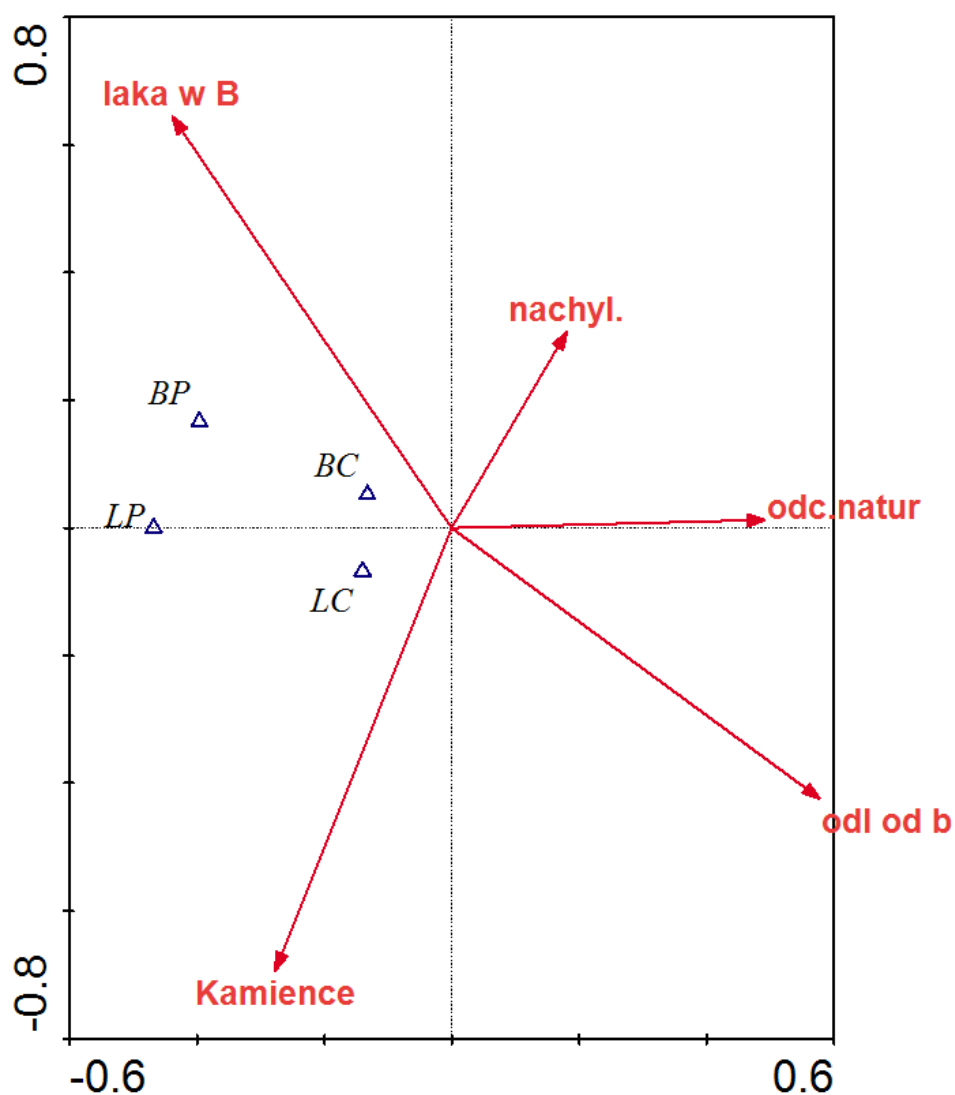
Rycina 50 przedstawia wyniki analizy redundancji dla parametrów gatunków chronionych Czarnego Dunajca, Białego Dunajca i Białki. Czynniki istotnymi statystycznie mającymi wpływ na rozkład parametrów zgrupowań biegaczowatych są: odległość od brzegu oraz nachylenie, ale także obecność odcinków naturalnych, kamieńców oraz łąki na terasie zalewowej B (Tab. 56). Zauważono iż bogactwo gatunkowe i liczebność gatunków chronionych badanych systemów rzek górskich leżą w gradiencie z pierwszą osią ordynacyjną, która opisuje 99.6 % wariacji (Tab. 57). Gatunki chronione dodatnio korelują z występowaniem odcinków naturalnych oraz z odległością od brzegu. Natomiast pozostałe gatunki skupiają się bliżej zmiennej jaką jest występowanie łąki na terasie zalewowej B.

**Tab. 56 Ranking czynników środowiskowych (RDA) istotnych statystycznie na podstawie selekcji postępującej analizy redundancji dla parametrów gatunków chronionych biegaczowatych Czarnego Dunajca, Białego Dunajca i Białki.**

Zmienna	Lambda	test permutacji Monte Carlo
ziemia	0	ns
piach	0	ns
reg.beto	0	ns
% roślin	0	ns
zarosła	0.01	ns
nachyl.	0.01	P= 0.0580 ; F= 3.45
las w C	0.01	ns
gleb do	0.01	ns
wys	0.01	ns
wys.wody	0.01	ns
laka w C	0.02	ns
zwir	0.02	ns
Kamience	0.02	ns
skala	0.02	ns
wys rosl	0.02	ns
textura	0.02	ns
reg.kam	0.03	ns
laka w B	0.04	ns
odc.natu	0.05	ns
odl od b	0.07	P=0.0320 ; F= 5.24

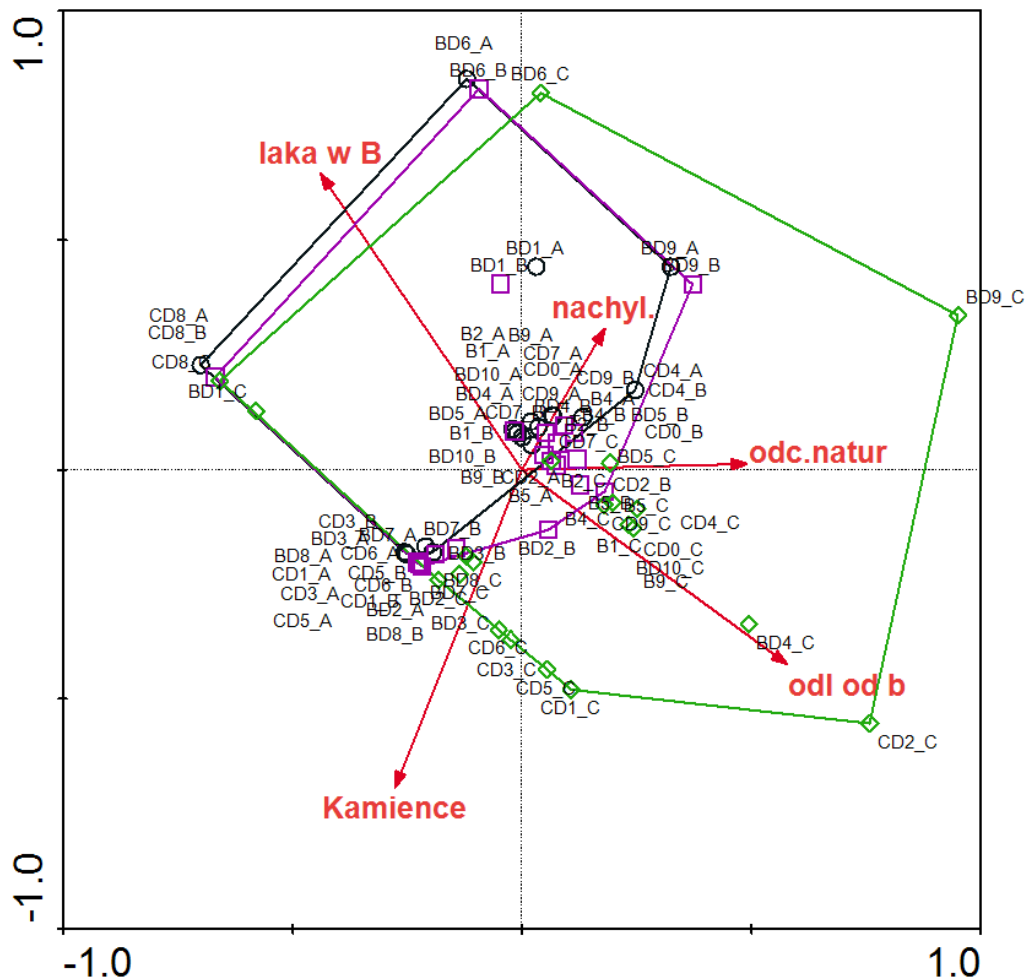
Tab. 57 Wartości własne dla dwóch pierwszych osi ordynacyjnych analizy redundancji (RDA) dla parametrów gatunków chronionych biegaczowatych Czarnego Dunajca, Białego Dunajca i Białki.

osie	1	2	3	4
wartości własne	0.2	0.001	0	0
korelacje gatunkowo-środowiskowe	0.47	0.126	0.025	0.019
skumulowany procent wariacji danych gatunkowych	20	20.1	20.1	20.1
relacji gatunkowo-środowiskowych	99.6	100	100	100



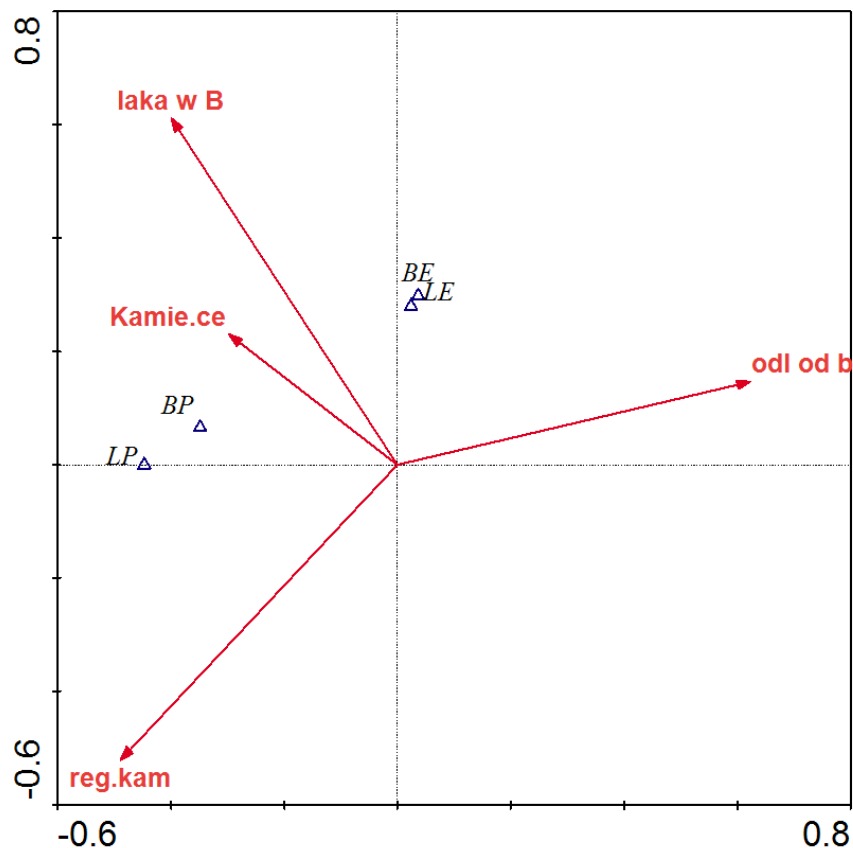
Ryc.50 Diagram ordynacyjny analizy redundancji (RDA) dla parametrów gatunków chronionych biegaczowatych Czarnego Dunajca, Białego Dunajca i Białki. Skróty nazw zmiennych środowiskowych jak w Tab. 1; L – liczebność, B - bogactwo gatunkowe, C – gatunki chronione, P - gatunki pozostałe.

W przypadku analizy redundancji dla zgrupowań biegaczowatych Czarnego Dunajca, Białego Dunajca i Białki na podstawie klasyfikacji na gatunki chronione (Ryc. 51) nie stwierdzono zależności zróżnicowania zgrupowań biegaczowatych od występowania wyżej opisanych zmiennych środowiskowych. Niezbyt wyraźne są także różnice pomiędzy poszczególnymi badanymi systemami rzecznyymi oraz pomiędzy poszczególnymi terasami zalewowymi. Widoczny jest jednak gradient związany z odległością od brzegu.



Ryc.51 Diagram ordynacyjny analizy redundancji (RDA) dla zgrupowań biegaczowatych Czarnego Dunajca, Białego Dunajca i Białki na podstawie obecności gatunków chronionych. Skróty nazw parametrów środowiskowych i zgrupowań kolejno jak w Tab. 1 i 2.

Inaczej przedstawia się diagram ordynacyjny analizy redundancji dla parametrów obecności gatunków endemicznych w badanych systemach rzek górskich Kotliny Nowotarskiej, który przedstawiono na rycinie 52. Zmienne zestawione w tabeli numer 58 są czynnikami istotnymi statystycznie zarówno dla rozkładu parametrów struktury zgrupowań jak i dla samych zgrupowań biegaczowatych. Zarówno bogactwo gatunkowe jak i liczebność gatunków endemicznych *Carabidae* znajdują się w gradiencie z pierwszą osią ordynacyjną, która opisuje 99.1 % wariancji (Tab. 59). Przeciwnie gatunki pozostałe korelują dodatnio z występowaniem kamieńców oraz regulacji kamienistych w badanych systemach rzecznych.



Ryc. 52 Diagram ordynacyjny analizy redundancji (RDA) dla parametrów gatunków endemicznych biegaczowatych Czarnego Dunajca, Białego Dunajca i Białki. Skróty nazw parametrów środowiskowych jak w Tab. 1; L – liczebność, B - bogactwo gatunkowe, E - gatunki endemiczne, P - gatunki pozostałe.



**Tab. 58 Ranking czynników środowiskowych (skrót w Tab. 1) istotnych statystycznie na podstawie selekcji postępującej analizy redundancji (RDA) dla parametrów gatunków endemicznych biegaczowatych Czarnego Dunajca, Białego Dunajca i Białki.**

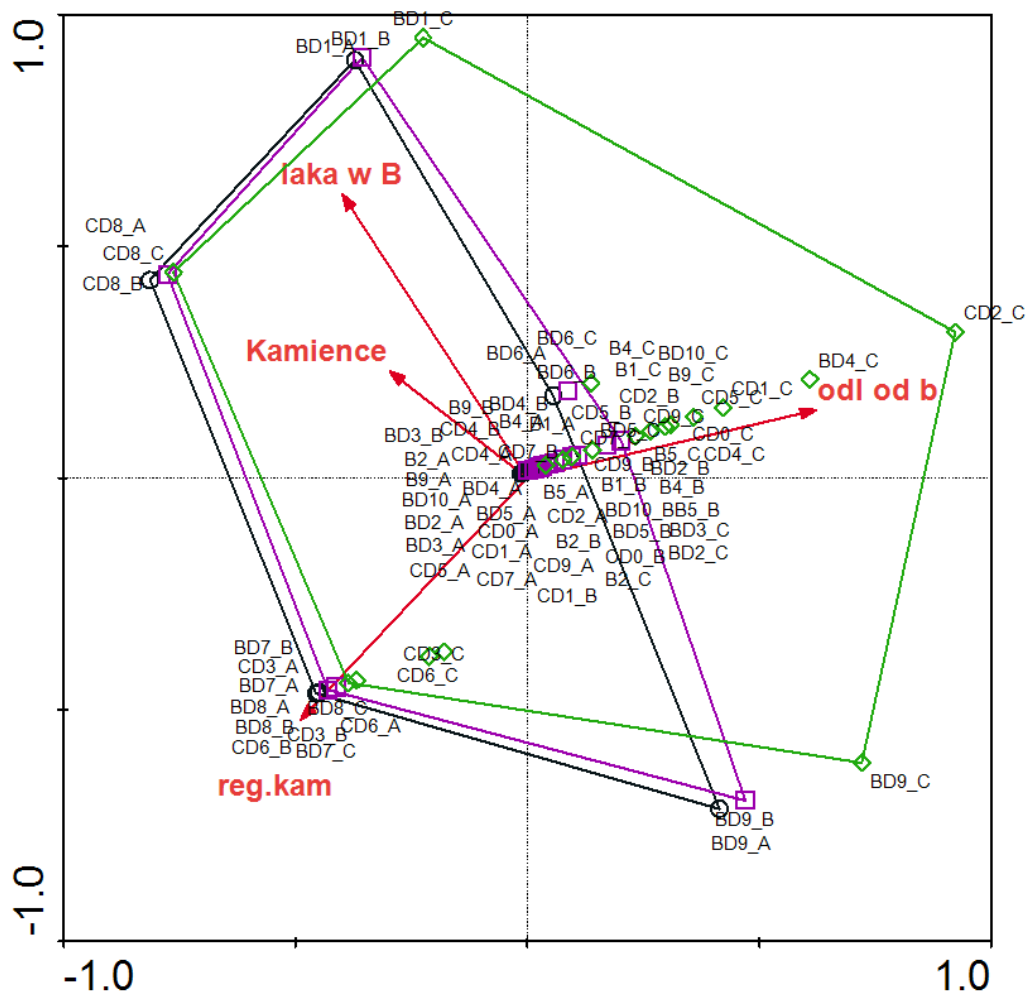
Zmienna	Lambda	test permutacji Monte Carlo
piach	0	ns
ziemia	0	ns
% roślin	0	ns
zarośla	0	ns
reg.beto	0	ns
las w C	0.01	ns
nachyl.	0.01	ns
wys	0.01	ns
wys.wody	0.01	ns
głęb do s	0.01	ns
łąka w C	0.01	ns
żwir	0.01	ns
skała	0.02	ns
Kamieńce	0.02	P=0.0240 ; F= 5.74
textura	0.02	ns
wys rośl	0.02	ns
łąka w B	0.03	ns
reg.kam	0.05	ns
odc.natu	0.05	ns
odl od b	0.08	P0.0260 ; F= 6.03

**Tab. 59 Wartości własne dla dwóch pierwszych osi ordynacyjnych analizy redundancji (RDA) dla parametrów gatunków endemicznych biegaczowatych Czarnego Dunajca, Białego Dunajca i Białki.**

osie	1	2	3	4
wartości własne	0.196	0.001	0.001	0
korelacje gatunkowo-środowiskowe	0.448	0.295	0.295	0
skumulowany procent wariancji				
danych gatunkowych	19.6	19.7	19.8	0
relacji gatunkowo-środowiskowych	99.1	99.7	100	0

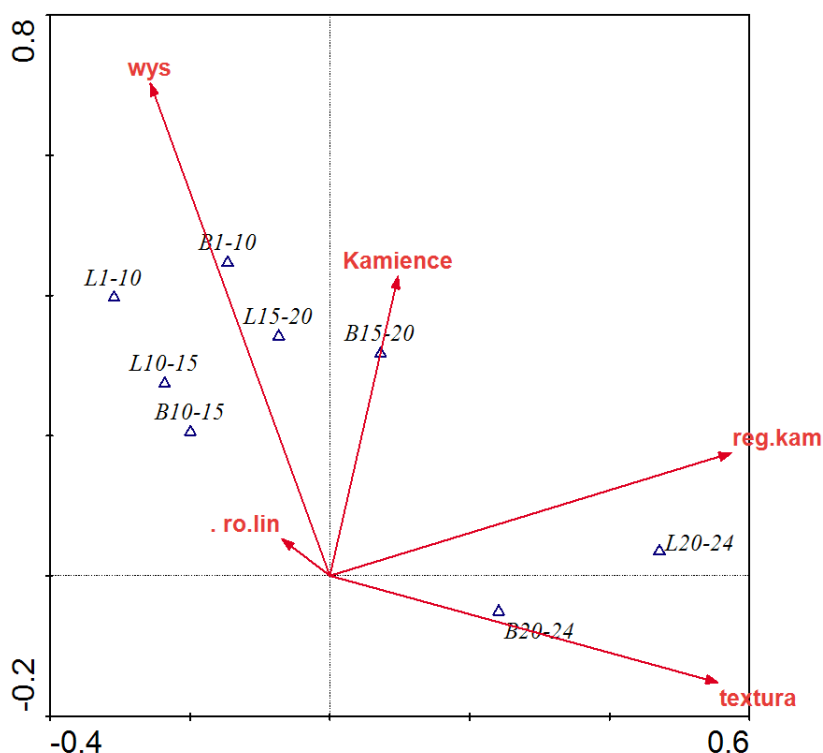
Natomiast w przypadku analizy redundancji dla zgrupowań biegaczowatych rzek Czarnego Dunajca, Białego Dunajca i Białki na podstawie występowania gatunków endemicznych (Ryc. 53) nie stwierdzono obecności wyraźnych grup zgrupowań biegaczowatych w zależności od zmiennych środowiskowych jakimi są odległość od brzegu, występowanie łąki na terasie zalewowej B, kamieńców oraz regulacji kamienistych. Zaznacza się jednak gradient wzdłuż pierwszej osi ordynacyjnej związany z występowaniem kamieńcy, regulacjami kamienistymi, odległością od brzegu oraz z

rozdziałem na poszczególne terasy zalewowe. Po lewej stronie diagramu znajdują się zgrupowania biegaczowatych terasy zalewowej A, negatywnie skorelowane z odległością od brzegu a dodatnio z kamieńcami i regulacjami kamienistymi. Natomiast po prawej stronie diagramu grupują się zgrupowania terasy zalewowej C, skorelowane dodatnio ze zmienną odległości od brzegu. Zgrupowania terasy zalewowej B znajdują się pośrodku opisanego gradientu.



Ryc.53 Diagram ordynacyjny analizy redundancji (RDA) dla zgrupowań biegaczowatych Czarnego Dunajca, Białego Dunajca i Białki na podstawie obecności gatunków endemicznych. Skrótów nazw parametrów środowiskowych i zgrupowań objaśniono odpowiednio w Tab. 1 i 2.

Rozpatrywano także wpływ czynników środowiskowych zestawionych w tabeli numer 61 na zróżnicowanie parametrów struktury zgrupowań biegaczowatych na podstawie występowania gatunków rzadkich w badanych systemach Czarnego Dunajca, Białego Dunajca i Białki, co ilustruje rycina 54. Bogactwo gatunkowe i liczebność gatunków biegaczy oznaczonych jako najrzadszych w przedziale klas rzadkości jest dodatnio skorelowane z wysokością n.p.m., stopniem pokrycia przez rośliny oraz z kamieńcami, natomiast negatywnie skorelowane z występowaniem textury i regulacji kamienistych. W przypadku bogactwa gatunkowego i liczebności gatunków charakterystycznych dla wielu stanowisk, zaznacza się gradient wzdłuż pierwszej osi ordynacyjnej, opisującej 87 % wariacji (Tab. 60), w kierunku występowania textury i regulacji kamienistych.



Ryc.54 Diagram ordynacyjny analizy redundancji (RDA) dla parametrów gatunków rzadkich biegaczowatych Czarnego Dunajca, Białego Dunajca i Białki. Skróty nazw zmiennych środowiskowych jak w Tab.1; L - liczebność, B – bogactwo gatunkowe, N-N1 – wartości graniczne liczby krain geograficznych, w jakich występuje dany gatunek.

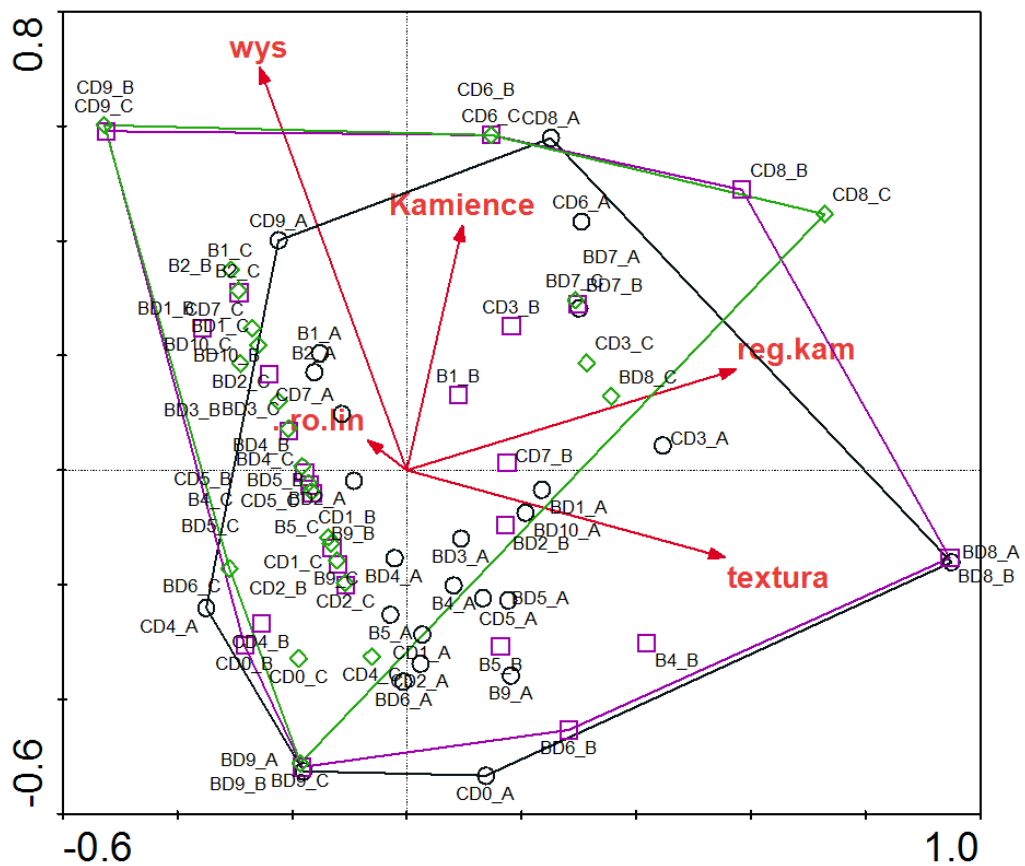
**Tab. 60 Wartości własne dla dwóch pierwszych osi ordynacyjnych analizy redundancji (RDA) dla parametrów gatunków rzadkich biegaczowatych Czarnego Dunajca, Białego Dunajca i Białki.**

<b>osie</b>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>
wartości własne	0.187	0.026	0.001	0.001
korelacje gatunkowo-środowiskowe	0.491	0.416	0.223	0.147
skumulowany procent wariacji danych gatunkowych	18.7	21.2	21.4	21.4
relacji gatunkowo-środowiskowych	87	99	99.6	99.9

**Tab. 61 Ranking czynników środowiskowych (skrót jak w Tab. 1) istotnych statystycznie na podstawie selekcji postępującej analizy redundancji dla parametrów gatunków rzadkich biegaczowatych Czarnego Dunajca, Białego Dunajca i Białki.**

<b>Zmienna</b>	<b>Lambda</b>	<b>test permutacji Monte Carlo</b>
%roślin	0	ns
piach	0	ns
las w C	0	ns
ziemia	0.01	ns
Kamieńce	0.01	ns
łąka w C	0.01	ns
nachyl.	0.01	ns
reg.beto	0.01	ns
łąka w B	0.02	ns
głęb do s	0.02	ns
wys	0.03	ns
wys.wody	0.03	ns
zarośla	0.03	ns
odc.natu	0.04	ns
wys roślin	0.04	ns
żwir	0.04	ns
odl od b	0.05	ns
skała	0.05	ns
textura	0.06	P=0.0240 ; F= 4.60
reg.kam	0.06	P= 0.0260 ; F= 4.85

W celu zbadania różnorodności zgrupowań biegaczowatych Czarnego Dunajca, Białego Dunajca i Białki na podstawie obecności gatunków rzadkich zastosowano analizę redundancji (Ryc. 55). Nie stwierdzono zależności zróżnicowania zgrupowań biegaczowatych od występowania czynników środowiskowych to znaczy tekstury, regulacji kamienistych, kamieńcy, wysokości n.p.m. i procentu pokrycia przez rośliny. Nie zauważono także różnic pomiędzy zgrupowaniami poszczególnych systemów rzecznych w badanych przekrojach.



Ryc.55 Diagram ordynacyjny analizy redundancji (RDA) dla grupowań biegaczowatych Czarnego Dunajca, Białego Dunajca i Białki na podstawie obecności gatunków rzadkich. Skróty nazw zmiennych środowiskowych oraz grupowań zestawiono odpowiednio w Tab.1 i 2.

## **5. Dyskusja**

### **5.1 Wpływ przekształceń na skład gatunkowy i strukturę zgrupowań biegaczowatych zamieszkujących tereny nadrzeczne.**

Życie ludzkie od zawsze związane było z dostępnością do wody, dlatego człowiek pierwotnie zakładał osady, a później miasta w dolinach rzek. Zapewniało mu to nie tylko nieograniczony dostęp do słodkiej wody, ale także możliwość wykorzystywania żyznych gleb dolin rzecznych dla celów gospodarczych i rolniczych. Intensywna działalność człowieka na obszarach nadrzecznych doprowadziła do dużych zmian i zaburzeń w naturalnym funkcjonowaniu tego typu ekosystemów. Poczynając od regulacji i zmian przebiegu koryt rzek, po przekształcenia całej struktury brzegowej, przez karczowania lasów dolin zalewowych i zastępowanie ich pastwiskami, łąkami lub polami uprawnymi. Tego typu aktywność doprowadziła do daleko idących zmian składu gatunkowego naturalnych zespołów (Ward i Tockner, 2001), w tym także zgrupowań biegaczowatych.

Dla prawidłowego funkcjonowania ekosystemów na terenach nadrzecznych bardzo ważna jest naturalna dynamika zmian poziomu wody w korytach rzek (Radecki Pawlik i Skalski, 2008). Na kształtowanie środowisk brzegów rzecznych znaczny wpływ mają procesy hydrogeomorfologiczne związane z cyklem zaburzeń, takie jak erozja, akumulacja czy transport osadu w korycie. Te procesy wykształcają, degradują i zarazem utrzymują ekosystemy nadrzeczne (Steiger i in., 2005). Dynamiczna wzajemna relacja pomiędzy wodą, osadem, formami wodno-ładowymi i biotycznymi elementami kontroluje bioróżnorodność i szereg procesów w granicach strefy brzegowej, stwarzając miejsca do życia tylko dla wysoce wyspecjalizowanej grupy organizmów.

Zmiany środowisk nadrzecznych wynikają z wielu czynników. Jednym z głównych jest wartość przepływu brzegowego, która może ulegać wahaniom, powodując zmiany

strefy brzegowej (Tockner i in., 2000). Ponadto dynamika związana z transportowaniem i osadzaniem materii nieorganicznej i organicznej (Petts i in., 1989), zmiany spowodowane użytkowaniem terenów nadrzecznych (Walling, 1999), jak i globalna zmiana klimatu (Brown i Quine, 1999), także przyczyniają się do zmian brzegów, co nie pozostaje bez wpływu na żyjące tam gatunki roślin i zwierząt.

Zaburzeniami związanymi z działalnością człowieka, najsilniej wpływającymi na kształt i strukturę krajobrazów nadrzecznych są regulacje koryt rzecznych (Stanford i in., 1996). Regulacje te zmniejszają wartości przepływowe, obniżając znacznie częstotliwość powodzi. Powodują stabilizowanie się warunków środowisk bezpośrednio powiązanych z lustrem wody, co prowadzi do redukcji lub zmiany bioróżnorodności i pojawiania się innych napływowych taksonów. Wszystko to przyczynia się do zubożenia pierwotnej fauny nadrzecznej. Dotyczy to także chrząszczy z rodziny biegaczowatych (*Carabidae*), które posłużyły jako organizmy wskaźnikowe w wielu badaniach ekosystemów brzegów rzek (Follner i Henle, 2006; Dzioczek i in., 2006) i zostały wykorzystane jako biowskaźniki w niniejszej pracy. Ze względu na działalność człowieka związaną z przekształcaniami koryt rzecznych, nadbrzeżne biegaczowate stają się bardzo rzadkimi i zagrożonymi wyparciem przez inne gatunki (Andersen i Hanssen, 2005).

Jak wspomniano powyżej, różnego typu regulacje dolin rzecznych wpływają na wahania dynamiki koryta rzecznego, co z kolei powoduje zmianę i zróżnicowanie warunków siedliskowych. Bardzo silna ingerencja w naturalność warunków brzegowych, powoduje zmniejszanie się lub całkowity zanik osadów aluwialnych, zwłaszcza zaobserwowano to w dolinach z regulacjami betonowymi. Występowanie aluwii jest bardzo ważnym czynnikiem środowiskowym, kształtującym zróżnicowanie zgrupowań biegaczowatych na terenach nadbrzeżnych (Sadler i Bates, 2008). Różne behawioralne, morfologiczne i fizjologiczne adaptacje „nadbrzeżnych” *Carabidae* są odzwierciedleniem

występowania szerokiego spektrum specjalistów środowiskowych w obrębie tej grupy (Lott, 1996). Potwierdzono również w wielu badaniach, iż omawiane chrząszcze reprezentują jedną z ekologicznie najbardziej wrażliwych grup, z wieloma wysoce wyspecjalizowanymi gatunkami (Andersen, 1985; Luff i in., 1989; Rushton i in., 1991; Sanderson i in., 1995). Zatem zmiany w aluwialnych środowiskach wpływają na nie o wiele bardziej niż na inne bezkręgowce (Sustek, 1994), ponieważ piaszczyste i wilgotne aluwialne podłoże jest miejscem gdzie biegaczowate składają jaja. Ponadto brzegi rzek stanowią doskonałe miejsce do zdobywania pokarmu, w postaci larw oraz imago bezkręgowców wodnych, lub zamieszkujących środowiska bezpośrednio przy linii brzegowej (Paetzold i in., 2006). Hering i Plachter (1997) wykazali, iż nadbrzeżna fauna rzek górskich składa się głównie z gatunków drapieżnych. Niestabilne warunki środowiskowe wymuszają także na tej grupie chrząszczy specjalne przystosowania w zakresie pewnych parametrów struktury zgrupowań, jak na przykład małe rozmiary ciała, (Andersen, 1983), czy duża siła dyspersji (Bonn, 2000). Wyniki uzyskane w trakcie prowadzonych badań w dolinach: Porębianki, Czarnego Dunajca, Białego Dunajca i Białki wskazują również na zróżnicowanie wielkości ciała chrząszczy z rodziny *Carabidae*. Jako charakterystyczne dla terasy zalewowej pierwszej, która leży w bezpośrednim kontakcie z linią brzegową, są zawsze gatunki o małych rozmiarach ciała. Zatem ciągle zmieniające się warunki środowiskowe na brzegach rzek górskich, gdzie wartości przepływu brzegowego stale się zmieniają i frekwencja zalewu jest duża wymuszają na żyjących tam organizmach szereg przystosowań w warunkach ciągłego zalewania i depozycji rumoszu skalnego.

W wielu przypadkach na skutek regulacji brzegów rzek dochodzi do zmniejszenia lub całkowitego zatrzymania transportu materiału rzeczno (rumoszu skalnego) oraz sedymentacji. Powoduje to, jak wspomniano powyżej zmniejszenie frekwencji zalewów i w efekcie ustabilizowanie się nadbrzeżnych warunków środowiskowych. Na skutek takiej



działalności, w środowiskach znajdujących się najbliżej powierzchni wody pojawiają się gatunki z innych środowisk, bardziej oddalonych od brzegu rzeki. Wyniki takie uzyskano na podstawie badań przeprowadzonych w rozpatrywanych systemach rzek górskich. W przypadku potoku Porębianka (Ryc. 15) biegaczowate o małych rozmiarach ciała, w przeciwieństwie do osobników dużych, występują na brzegach, gdzie roślinność jest skąpa lub nie występuje wcale, a więc w miejscach o silnej działalności sedymentacyjnej. Kiedy badano przekroje koryta rzeki regulowane wzmocnieniami betonowymi lub zupełnie naturalne, ale o podobnym kształcie przekroju, okazało się iż roślinność porasta tereny znajdujące się dużo bliżej linii brzegowej. W związku z tym gatunki o dużych rozmiarach ciała, charakterystyczne dla środowisk bogatych w roślinność, mogą także w takich okolicznościach zamieszkiwać tę część doliny. Prowadzi to do wymiany gatunków na brzegach bardzo wysokich lub regulowanych betonami. Ponadto przekształcenia brzegów rzecznych, zwłaszcza w obrębie terasy zalewowej pierwszej (A) przez wybieranie żwiru (w przypadku rzek Kotliny Nowotarskiej), także prowadzi do zmiany warunków środowiskowych na tych obszarach, powodując pojawianie się nowych gatunków biegaczowatych, nie charakterystycznych dla środowisk nadbrzeżnych. Sadler i in. (2004) wykazali również, iż typ substratu, procent pokrycia przez rośliny terenu, jak i występowanie procesu sedymentacji na brzegu rzeki jest ważne w różnicowaniu zespołów nadbrzeżnych bezkręgowców. Autorzy podkreślili także ważność transportu rumoszu skalnego w okresach powodzi dla tworzenia naturalnych żwirowisk, które są środowiskiem życia dla rzadkich gatunków biegaczowatych. Niemeier i in. (1997) oraz Von Manderbach i Reich (1995) podkreślali, iż regulowanie przepływu wody w korycie rzeki wpływa na zgrupowania żwirowiskowe poprzez wzrastanie stabilności brzegu oraz wzmaganie sukcesji roślinności. Zgrupowania chrząszczy z zarośniętych roślinnością żwirowisk różnią się znacznie od tych gdzie roślinność jest skąpa lub nie występuje wcale (Sadler i in.,

2004). Podobne wyniki uzyskali także Boscaini i in. (2000) oraz Andersen i Hanssen (2005). Van Looy i in. (2005) stwierdzili wyższą różnorodność gatunkową biegaczowatych w środowiskach o większym zróżnicowaniu siedliskowym na brzegach rzek. Podkreślili także, że zgrupowania biegaczowatych z wysoce modyfikowanych brzegów zawierają mniejszą liczbę gatunków wskaźnikowych, w przeciwieństwie do stanowisk nieprzekształconych.

Czy regulowanie brzegów rzek, wywiera tak silny wpływ na zgrupowania biegaczowatych tylko na pierwszej terasie zalewowej, gdzie frekwencja zalewów jest duża, czy też na terasie zalewowej drugiej i trzeciej także? Poszczególne terasy różnią się od siebie głównie częstotliwością zalewów oraz pokryciem roślinami (Woodyer, 1968). Według Woodyera (1968) terasa pierwsza (A) odsłania się podczas najniższych stanów wody. Ze względu na dużą frekwencję zalewów (częściej niż raz w roku) jest ona nie porośnięta lub skąpo pokryta warstwą traw. Terasa zalewowa druga (B) jest porośnięta przez roślinność o większym zapotrzebowaniu na wodę oraz odporną na długotrwałe zalewy spowodowane zmiennymi przepływami. Frekwencja zalewów dla tej terasy waha się w granicach 1-1.5 roku. Natomiast brzeg terasy zalewowej trzeciej (C) stanowią większe krzewy oraz pas drzew rosnące najdalej od lustra wody, gdzie frekwencja zalewów waha się od 1.5-3 lat. W takim przypadku można się spodziewać, że efekt oddziaływania regulacji w korycie rzeki będzie szczególnie istotny dla zgrupowań biegaczowatych zamieszkujących środowisko terasy zalewowej A. Ogólnie analizy statystyczne wykonane na podstawie badań przeprowadzonych w systemach rzecznych Porębianki oraz Czarnego Dunajca, Białego Dunajca i Białki wskazują, że przekształcenia związane z regulowaniem koryt badanych rzek powodują zmiany w zgrupowaniach chrząszczy na wszystkich terasach zalewowych.

## **5.2 Parametry środowiskowe wpływające na zróżnicowanie składu gatunkowego i struktury nadbrzeżnych zgrupowań biegaczowatych.**

Wyniki selekcji postępującej kanonicznej analizy korespondencji (CCA) dla badanych systemów rzek górskich wskazały na czynniki środowiskowe o istotnym znaczeniu dla zróżnicowania zgrupowań biegaczowatych. Największą rolę odgrywają przede wszystkim procesy aluwialne ograniczające zdecydowanie rozwój zbiorowisk roślinnych, jak też występowanie żwirowisk lub dobrze wykształconej warstwy gleby. Drugorzędne znaczenie ma natomiast antropopresja związana z przekształceniem brzegowych siedlisk naturalnych, zwłaszcza lasów na terasie zalewowej trzeciej (C). Wyniki te znalazły potwierdzenie w literaturze naukowej.

Bonn i in (2002) w swoich badaniach nad znaczeniem cykliów zalewania dla zespołów chrząszczy i pająków w nadbrzeżnych środowiskach podkreślali, że to właśnie procesy aluwialne mają bardzo duży wpływ na zróżnicowanie tych organizmów. Dodatkowo na obszarach o dużej frekwencji zalewów, występujące tam rośliny mają głównie charakter efemeryczny, są niewielkie a przy dynamicznym korycie rzeczonym i dużej ilości materiału aluwialnego ich zagęszczenie jest także niewielkie (Radecki-Pawlik i in., 2000). Tylko na obszarach z regulacjami betonowymi oraz na obszarach o brzegach bardzo stromych, których przekroje poprzeczne były podobne do tych z regulacjami betonowymi, może pojawiać się warstwa gleby gęsto porośnięta roślinnością, o większych rozmiarach (krzewy, drzewa). Stąd zapewne duże znaczenie tego parametru dla kształtowania zgrupowania biegaczowatych w korytach rzek górskich. Armitage in (2001) podkreślali, iż brzegi rzek stanowią dynamiczne środowiska, gdzie zespoły organizmów zmieniają się między innymi w zależności od roślinności porastającej brzegi.

Gordon i Meentemeyer (2006) badali, jak różnicuje się szata roślinna na brzegach rzek w zależności od wielu czynników, między innymi od procesów regulacyjnych, wycinania roślinności brzegowej i zastępowania jej łąkami, pastwiskami lub polami uprawnymi. W przypadku rzek o naturalnym przebiegu struktury linii brzegowej obserwowali oni niewielki procent poszycia przez rośliny na terenach w bezpośrednim sąsiedztwie wody. Natomiast w odcinkach, gdzie występowała regulacja przepływu brzegowego w postaci tam lub kamiennych wzmocnień stopień pokrycia przez roślinność wzrastał. Obserwowany jest także spadek poszycia roślin wskutek działalności człowieka na brzegach rzek, dotyczy to zarówno odcinków referencyjnych jak i regulowanych. Regulacje rzeczne powodują spadek zdarzeń powodziowych i przyczyniają się do silniejszego rozwoju roślinności, która bujniej może porastać tereny leżące bliżej powierzchni wody (Gilvear i in., 2000; Parsons i Gilvear, 2002).

Jak w związku z tym zachowywać się będą biegaczowate, dla których czynnik środowiskowy (procentu pokrycia powierzchni przez rośliny) jest istotny? Uzyskane wyniki wskazują, że z procentowym wzrostem pokrycia przez rośliny, pozytywnie korelują zgrupowania teras zalewowych drugiej i trzeciej (B i C), w przeciwieństwie do terasy pierwszej (A), gdzie roślinność jest bardzo uboga lub nie występuje wcale (Woodyer, 1968). Odnośnie do gatunków „nadbrzeżnych” biegaczowatych, wyróżniają się dwie grupy: gatunki małe (na przykład rodzaj *Ocydromus*, *Amara*), które występują w siedliskach gdzie roślinność jest skąpa, oraz gatunki o dużych rozmiarach ciała (między innymi z rodzaju *Carabus*), charakterystyczne głównie dla środowisk łąkowych i leśnych.

Chcąc utrzymać i chronić zgrupowania biegaczowatych obszarów nadrzecznych należy chronić te fragmenty, w których następuje akumulacja materiału skalnego i dynamika procesów zalewowych jest duża.

### **5.3 Czynniki środowiskowe wpływające na zróżnicowanie zgrupowań biegaczowatych na poszczególnych rzecznych terasach zalewowych.**

Istnieje wiele czynników środowiskowych wpływających na rozkład zgrupowań biegaczowatych na brzegach rzek, wśród nich związane z budowlami hydrotechnicznymi (tamy, wzmocnienia batonowe, kamienne) lub ze zmianami powstałymi na wskutek różnorodnej działalności człowieka (pola uprawne, pastwiska, zabudowania). Zatem odpowiedzi wymaga pytanie, jakie czynniki środowiskowe w szczególności kształtują zróżnicowanie biegaczowatych na poszczególnych terasach zalewowych?

W przypadku pierwszej terasy zalewowej (A) czynnikami tymi są: wysokość wody oraz odległość od brzegu, a zatem parametry hydrauliczne. Żwirowiska są najbardziej niestabilnymi środowiskami brzegów rzek, łączącymi cechy środowiska wodnego z lądowym. W związku z tym charakteryzują je zespoły organizmów, które są bardzo dobrze zaadaptowane do wysokiej częstotliwości zaburzeń (Sadler i in., 2004, Plachten i Reich, 1998). Szczególnie chrząszcze z rodziny *Carabidae* są organizmami, które bardzo dobrze opanowały te środowiska (Andersen, 1978, 1983, Plachter, 1986, Höppner i Hering, 1997, Eyre i in., 2001). Fowles (1994) podkreślił wagę środowisk otwartych żwirowisk w zapewnianiu siedlisk dla rzadkich gatunków chrząszczy. Hammond (1998) oszacował, że 3.5% całkowitej fauny chrząszczy na terenie Wielkiej Brytanii to gatunki „nadrzeczne”. Procesy sedymentacyjne podczas okresowych wezbrań wody w rzekach są bardzo ważnym czynnikiem kształtującym środowiska żwirowiskowe terasy zalewowej pierwszej (A). Wpływ mają także czynniki geologiczne, usytuowanie zlewni, gromadzenie osadów i stopień rozwoju roślinności porastającej brzegi (Eyre i in., 2001). Zatem regulowanie przepływu brzegowego wpływa na żyjące tam zespoły organizmów poprzez stabilizację warunków środowiskowych (zwiększona sukcesja roślinności) (Niemeier i in., 1997; Von

Manderbach i Reich, 1995). Praca Sadlera i in (2004) wskazuje, że zgrupowania biegaczowatych zamieszkujących zwirowiska porośnięte roślinnością różnią się znacznie od tych z terenów skąpo lub wcale nie porośniętych.

W przypadku terasy zalewowej drugiej (B), czynnikami decydującymi o rozkładzie zgrupowań biegaczowatych są: charakter podłoża oraz stopień pokrycia przez rośliny w przypadku zgrupowań Porębianki, natomiast wysokość wody, wysokość roślin i odległość od brzegu w przypadku zgrupowań rzek Kotliny Nowotarskiej. Terasa druga (B) jest położona w większej odległości od lustra wody, zatem frekwencja zalewów jest tam mniejsza. Efektem są bardziej stabilne warunki środowiskowe, co ma wpływ na zróżnicowanie zgrupowań nadbrzeżnych biegaczowatych. W przypadku środowisk tej terasy zalewowej wydaje się, iż przekształcenia brzegów rzek (regulacje koryta), ale i w dużym stopniu zmiany wynikające z działalności człowieka (inne sposoby zagospodarowania) mają bardzo duże znaczenie dla rozmieszczenia biegaczowatych.

Najdalej od poziomu wody w rzece znajduje się terasa zalewowa trzecia (C). Czynniki mające wpływ na zróżnicowanie zgrupowań nadbrzeżnych biegaczowatych tej terasy, związane ze stopniem rozwoju zbiorowisk leśnych lub ich przekształcenia. Częstotliwość zalewów jest tutaj najmniejsza, w związku z tym warunki siedliskowe są najbardziej stabilne, a biegaczowate nie muszą wykształcać szeregu specyficznych przystosowań, aby móc zasiedlać te środowiska.

Widać więc, że problem zalewania i bezpośredniego sąsiedztwa wody ma duże znaczenie zwłaszcza dla zgrupowań terasy zalewowej pierwszej (A), natomiast w mniejszym stopniu dla terasy drugiej (B) i w najmniejszym dla terasy zalewowej trzeciej (C). Czynniki hydrauliczne nie wpływają w znaczący sposób na zróżnicowanie zgrupowań terasy trzeciej (C). O wiele większe znaczenie w tym przypadku ma występowanie środowisk łąkowych oraz wysokość roślin (średnia wysokość roślin dominujących na

stanowisku). Ma to odzwierciedlenie w zróżnicowaniu zgrupowań biegaczowatych zamieszkujących brzegi rzek. Zgrupowania terasy zalewowej pierwszej (A) wykształcają szereg przystosowań do często zmieniających się warunków środowiskowych, takich jak małe rozmiary ciała, duża siła dyspersji czy duże zdolności rekolonizacji obszarów po ustaniu zaburzenia. Adaptacji takich nie muszą wykształcać zgrupowania zasiedlające terasy znajdujące się w dalszej odległości od brzegu koryta.

#### **5.4 Zróżnicowanie czynników środowiskowych, a parametry struktury zgrupowań biegaczowatych.**

Istnieje wiele czynników środowiskowych wpływających na parametry struktury zgrupowań biegaczowatych. Różnorodność i bogactwo gatunkowe jest parametrem struktury zgrupowań wrażliwym na zmienne wartości frekwencji zalewów. Stąd wyższe wartości wskaźników różnorodności gatunkowej (zwłaszcza Margalef'a, bogactwa gatunkowego czy Shannon'a) występowały na obszarach położonych w pobliżu lustra wody. Widać także, że duża frekwencja zalewów czyli zaburzenia w środowisku nie przyczyniają się do wzrostu ogólnej puli gatunkowej na terenach potencjalnie zalewanych. Zatem terasa zalewowa pierwsza (A) nie jest „ujściem” dla gatunków występujących wyżej.

Uporządkowanie zgrupowań biegaczowatych metodą zagnieżdżeń (Nestedness) wskazuje, że dla terasy zalewowej pierwszej (A) żaden czynnik środowiskowy nie koreluje istotnie statystycznie z uporządkowaniem zgrupowań. Natomiast dla terasy zalewowej drugiej (B) i trzeciej (C) istotnie statystycznie ujemnie wpływa czynnik pojawiania się łąk na obszarach sąsiednich. Zgrupowania takie mają najwyższe temperatury idiosynkratyczne przekraczające temperatury uporządkowania.

W systemie potoku Porębianka na terasie zalewowej pierwszej (A), najwięcej gatunków biegaczowatych związanych było z regulacjami kamienistymi, najmniej natomiast z obszarami gęsto porośniętymi przez roślinność. Na terasie trzeciej (C) Porębianki duże znaczenie miała natomiast wysokość n.p.m. i występowanie odcinków naturalnych. Na tych obszarach grupuje się największa liczba taksonów.

Hipoteza średnich zaburzeń Connell'a (1978), przewiduje niski poziom różnorodności gatunkowej w wysoce zaburzanych środowiskach, gdzie gatunki satelitarne potrafiące szybko kolonizować oraz rozmnażać się stają się dominantami. Niska różnorodność gatunkowa występuje także w środowiskach stałych, gdzie konkurencja o zasoby prowadzi do zmonopolizowania dostępności zasobów (Sadler i Bates, 2007). Średni poziom zaburzeń w środowisku powinien maksymalizować różnorodność, jako szeroką rangę organizmów mogących koegzystować w takich warunkach. Ward i Tockner (2001) dostarczyli dowodów popierających występowanie modeli hipotezy Connell'a dla bioróżnorodności nadrzecznej. W przypadku środowisk terasy zalewowej pierwszej (A), którą w stanie naturalnym tworzą najczęściej okresowo zalewane żwirowiska, różnorodność gatunkowa brzegowych specjalistów jest duża. Zgodnie z modelem Connell'a działania regulacyjne koryt i brzegów rzek obniżają różnorodność ze względu na obniżanie poziomu zaburzeń do minimum. Bates i in (2005) wyróżnili czynniki, które mogą zmniejszać bogactwo i różnorodność gatunkową ekosystemów brzegowych. Spowodowane jest to redukcją procesów sedymentacyjnych oraz erozji bocznej ze względu na regulacje korytowe oraz wzrost sukcesji roślinności na otwartych żwirowiskach. Ellis i in. (2001) wykazali, że zalewanie nie wpływa na liczebność nadbrzeżnych chrząszczy, natomiast prowadzi do zmiany składu gatunkowego tych zespołów.



W przypadku zgrupowań biegaczowatych zamieszkujących środowiska znajdujące się w większej odległości od brzegu (terasa B i C), ważnym czynnikiem środowiskowym wpływającym na różnorodność gatunkową jest roślinność. Bardzo często naturalne lasy dolin zalewowych rzek są przekształcane przez człowieka. Wycinanie drzewostanów powoduje zmianę składu gatunkowego zespołów i zastąpienie ich przez gatunki terenów otwartych. Często skutkuje to podwyższeniem całkowitej różnorodności gatunkowej (Levesque, 1976, Niemelä i in., 1993; Duchesne i McAlpine, 1993; Beaudry i in., 1997; Addison i Barber, 1997, Duchesne i in., 1999; Pearce i in., 2003). Również otrzymane wyniki sugerują, iż na terenach otwartych, zmienionych przez człowieka występuje najwięcej gatunków, a dostępność zasobów powoduje, że zagęszczenie populacji biegaczowatych jest tam bardzo wysokie.

### **5.5 Wpływ czynników środowiskowych na parametry historii życiowej biegaczowatych w badanych systemach rzek górskich.**

Brzegi rzek, zwłaszcza górskich poprzez duże wahania i niestabilność warunków środowiskowych stanowią środowisko życia tylko dla wysoce wyspecjalizowanych grup organizmów, szczególnie chrząszczy z rodziny *Carabidae*. Dwa parametry historii życiowej a mianowicie niewielkie rozmiary ciała oraz duża siła dyspersji korelują dodatnio z czynnikami środowiskowymi wynikającymi z zaburzeń spowodowanych frekwencją zalewów. Gatunki o małych rozmiarach ciała (klasa wielkości ciała: 1-12 mm) preferują tereny otwarte w bliskiej odległości od brzegu i o niewielkim pokryciu przez rośliny.

Na terenach terasy zalewowej pierwszej (A) biomasa zgrupowań biegaczowatych jest mniejsza, w przeciwieństwie do rzadko zaburzanej terasy trzeciej (C). Z biomasa zgrupowań ściśle związana jest wielkość ciała *Carabidae* (Jarosik, 1989). Andersen (2005)

oraz Bates i in. (2005) wykazali że głównie gatunki z rodzaju *Bembidion* potrafią sukcesywnie zasiedlać brzegi rzek dzięki swoim niewielkim rozmiarom ciała oraz dużej sile dyspersji. Natomiast im dalej od brzegu tym wielkość ciała biegaczowatych zwiększa się.

Jak zatem wytłumaczyć mniejszą biomasę na zalewowych terasach rzecznych? Trzeba wspomnieć o roli zaburzeń w ekosystemach naturalnych. Zaburzenia przyczyniają się do zmiany różnorodności w strukturze i dynamice naturalnych zespołów. Zaburzenia to rzadkie, nieregularne wydarzenia, które powodują nagłe strukturalne zmiany w ekosystemach naturalnych. Kiedy na przykład temperatury lub opady oscylują blisko wartości średnich, organizmy odpowiadają fizjologicznie lub behawioralnie, tak aby zminimalizować możliwość negatywnych efektów zmian. Bardziej ekstremalne sezonowe zmiany w środowisku mogą powodować ograniczenie wzrostu i reprodukcji, ale kiedy stres staje się jeszcze większy organizmy narażone są na wyginięcie, a liczba eliminowanych gatunków może wahać się od jednego lub kilku, po całe zgrupowanie. Zaburzenia mogą mieć jednakże i pozytywny wpływ na populację zwierząt. Te, które zwiększają śmiertelność, mogą ostatecznie podnosić w populacji wielkość i liczebność osobników. Na przykład pożar z jednej strony, może wyeliminować pewne gatunki ptaków czy ssaków, ale z drugiej strony redukuje też populacje pasożytów, które zagrażają wielu gatunkom (Bendell, 1974). Badając zaburzenia starano się określić czynniki, które je wywołują, wpływ na organizmy oraz odpowiedź i reakcję samych organizmów na warunki stresowe w środowisku. Wśród czynników zaburzeń wyróżniono przede wszystkim zdarzenia naturalne, na przykład burze, pożary, powodzie, susze, porywiste wiatry, osuwiska czy ogromne fale. O ile stosunkowo łatwo jest ocenić wpływ zaburzeń na organizmy nie poruszające się, o tyle staje się to trudne w przypadku zwierząt, które wykazują aktywny ruch, który cechuje także biegaczowate.

W związku z tym jak na zaburzenia reagują chrząszcze z rodziny *Carabidae*? W systemach silnie zaburzonych jakimi niewątpliwie są brzegi rzek górskich wielkość ciała jest dodatnio skorelowana z frekwencją zaburzeń i ich intensywnością. Istnieje w biologii szereg wyjaśnień dotyczących relacji pomiędzy wielkością ciała, a czynnikami środowiskowymi. Szyszko (1983) i Blake (1994) wskazali, że wysoki poziom zaburzeń spowodowanych działalnością człowieka wpływa na zmianę proporcji ciała w zgrupowaniach w stronę mniejszych rozmiarów. Podobnie obniżanie się wielkości ciała w zgrupowaniu w gradiencie zaburzeń notowane było przez wielu badaczy (Alaruikka i in., 2002; Niemelä i in., 2000, 2002; Gaublomme i in., 2005; Magura i in., 2002, 2003). Skalski i in. (2008) podkreślali, że duża frekwencja zaburzeń, negatywnie wpływa na ilość energii konwertowanej w potomstwo. Gatunki o mniejszych rozmiarach ciała potrzebują niewiele czasu na zakumulowanie energii i przekazanie jej w potomstwo, w przeciwieństwie do gatunków dużych, które potrzebują na to więcej czasu. Dlatego właśnie na naturalnych zwirowiskach notowane były głównie biegaczowate mieszczące się w najmniejszych klasach wielkości ciała, a gatunki większe zamieszkiwały obszary położone powyżej, gdzie zalewania nie występowały lub występowały bardzo rzadko. Inaczej sytuacja wygląda w przypadku brzegów rzecznych regulowanych, zwłaszcza wzmocnieniami betonowymi. Taki typ regulacji powoduje, że frekwencja zalewów jest minimalizowana co skutkuje zmianą warunków środowiskowych na brzegach, zwłaszcza na terenie terasy zalewowej pierwszej (A). Brak zalewania oraz sukcesja roślinności sprzyja kolonizacji przez większe gatunki biegaczowatych, które zaczynają opanowywać to środowisko, tym samym przyczyniając się do eliminacji gatunków małych.

Drugim parametrem historii życiowej związanym z elementami hydraulicznymi rzeki jest siła dyspersji. Ważność lotu w efemerycznych środowiskach była wskazywana dla różnych taksonów takich jak prostoskrzydłe (Roff, 1994; Denno i in., 1996), oraz

biegaczowate (Den Boer i in., 1980; Aukema, 1995). Jak wskazywali Koivula (2002) oraz Koivula i in. (1999, 2002) mniejsze, uskrzydłone gatunki powinny być liczniejsze w czasowych, zaburzanych środowiskach, jakimi także są ekosystemy nadrzeczne. Większość gatunków potrafiących szybko kolonizować nowe środowiska jest uskrzydłona (As, 1984).

W porównawczych badaniach Matalin (1996) pokazał, że zwłaszcza gatunki z nadbrzeżnych środowisk były aktywnymi lotnikami w porównaniu z gatunkami z innych bardziej stabilnych środowisk. Oprócz środowisk brzegowych lot jest także bardzo ważny w innych niestabilnych środowiskach jak poldery (Aukema, 1995), słone bagna (Desender, 1989), obszary rolnicze (Desender, 1986), lub w czasie kolonizacji nowych środowisk (Den Boer, 1970; Niemelä i Spence, 1991).

Bonn (2000) udowodniła, że lot jest ważną cechą dla przeżywalności biegaczowatych na brzegach rzek. Udoskonalanie aktywności lotu w czasie i po powodzi pozwalało nie tylko na ucieczkę od niesprzyjających warunków, ale także pomagało szybko ponownie kolonizować wolne obszary powstałe w wyniku cofania się wody. Dzięki temu biegaczowate mogły eksploatować krótkotrwałe, ale obfite w pokarm środowiska brzegów rzek. Bonn (2000) podkreślała także, że szybka rekolonizacja za pomocą aktywnego lotu może zapewnić stałość populacji w tych czasowych i niestabilnych środowiskach. Również Desender (1989) oraz Adis i Junk (2002) wskazali, iż duża siła dyspersji nadbrzeżnych biegaczowatych jest bardzo przydatną cechą w środowisku, gdzie zalewanie występuje przypadkowo. Około 91-99% z brzegowych biegaczowatych jest aktywnymi lotnikami zamieszkującymi bezpośrednie sąsiedztwo linii brzegowej. Natomiast ta proporcja spada do 76% na obszarach gdzie frekwencja zalewów jest niższa (Plachter, 1986).

Do podobnych wniosków można dojść na podstawie otrzymanych wyników. Zarówno biegaczowate zamieszkujące brzegi Porębianki jak i rzek Kotliny Nowotarskiej wykształciły zróżnicowanie w typie uskrzydlenia. Gatunki makropteryczne charakterystyczne były głównie dla obszarów bogatych w kamieńce lub z regulacjami korytowymi. Natomiast w większej odległości od brzegu, gdzie poszycie roślin było duże odnajdywano gatunki brachypteryczne. W tym przypadku także frekwencja zalewów kształtuje rozkład zgrupowań biegaczowatych w gradiencie odległości od brzegu, i gatunków o dużej sile dyspersji (zgrupowania terasy zalewowej A) po gatunki nie posiadające zdolności aktywnego lotu (zgrupowania terasy zalewowej C).

Pozostałe parametry historii życiowej nie zależą znacząco od parametrów hydraulicznych rzeki, co wskazuje, że zarówno preferencje pokarmowe jak i okres rozrodu w niewielkim stopniu kształtowane są przez zaburzenia spowodowane zatapianiem.

Na obszarach silnie zaburzonych przez skażenia metalami ciężkimi występują gatunki o szerokich preferencjach pokarmowych, gdzie jako główne źródło pokarmu mogą być rośliny. Na obszarach skażonych szczególnie wrażliwe na stężenie metali ciężkich są gatunki glebowe na przykład z rodziny *Lumbricidae* i *Collembola* (Hopkin i Hames, 1994). Teoretycznie można więc powiedzieć, że zaburzenia spowodowane dużą frekwencją wylewów mogą w znacznym stopniu ograniczyć podstawową bazę pokarmową biegaczowatych, którą stanowią *Lumbricidae* i *Collembola* (Hengewelt, 1980 a i b). Brak jednak prostych zależności pomiędzy występowaniem drapieżników a zaburzeniami spowodowanymi frekwencją wylewów w środowisku. Może to wynikać z tego powodu, że wiele gatunków bezkręgowców nadbrzeżnych jako źródło pokarmu wykorzystuje bezkręgowce wodne.

Jakie zatem czynniki środowiskowe kształtują zróżnicowanie biegaczowatych na brzegach rzek pod względem preferencji pokarmowych ? Lądowa fauna zamieszkująca

brzegi rzek głównie składa się z drapieżnych gatunków stawonogów: *Araneae*, *Staphylinidae*, *Formicidae* i *Carabidae*, które skutecznie potrafią przystosować się do zmiennych warunków linii brzegowej (Bigot i Gautier, 1982; Boumezzough, 1983; Boumezzough i Musso, 1983; Kühnelt, 1943; Manderbach i Reich, 1995; Plachter, 1986). Wielu badaczy wskazywało, że drapieżna fauna brzegowa odżywia się organizmami wodnymi ((Arens and Bauer 1987; Boumezzough 1983; Boumezzough i Musso 1983; Kühnelt 1943; Juliano 1986; Pearson i Knisley 1985; Plachter 1986). Wodne organizmy wypłukane na brzeg mogą się stać bazą pokarmową dla drapieżnych chrząszczy nadbrzeżnych, w przypadku kiedy ich rozmiary ciała są odpowiednie do możliwości łowieckich i rozmiarów ciała biegaczowatych. Hering i Plachter (1997) badali preferencje pokarmowe nadbrzeżnych biegaczowatych w czterech alpejskich dolinach rzecznych w Niemczech. Wskazali oni, że rodzaj *Bembidion*, który jest charakterystyczny dla żwirowisk ze względu na swoje niewielkie rozmiary ciała preferuje głównie małe larwy (głównie *Plecoptera*) lub osobniki dorosłe *Chironomidae*, rezygnując z pokarmu pochodzenia roślinnego. Zagęszczenie populacji nadbrzeżnych biegaczowatych w dużej mierze zależy od frekwencji zalewów, jak i także od dostępności pokarmu (Hering i Plachter, 1997). W przypadku odcinków z regulacjami betonowymi (jak na przykład w dolinie potoku Porębianka), dostępność ta jest niewielka, ponieważ organizmy wodne stanowiące bazę pokarmową dla brzegowych drapieżników nie mogą zostać wypłukane ani też same wydostać się na brzeg.

Natomiast im większa odległość od brzegu tym warunki środowiskowe stają się coraz bardziej stabilne a procent pokrycia powierzchni przez rośliny coraz większy. Bardzo często obszary położone w dużej odległości od brzegu (terasa zalewowa C) porośnięte są przez roślinność krzaczastą lub drzewiastą, ale często się zdarza także, że obszary te podlegają w znacznej mierze działalności człowieka, który przekształca je w

pastwiska, łąki czy pola uprawne. Otrzymane wyniki wskazują, że najwięcej gatunków drapieżnych i roślinożernych występowało na łąkach na terasie B i C. Generalnie w agrocenozach, gdzie dostępność pokarmu jest bardzo duża wzrasta biomasa i liczebność biegaczowatych.

Frekwencja zalewów nie jest skorelowana z kolejnym parametrem struktury zgrupowań jakim jest okres rozrodczy. Zaburzenia w środowiskach nadrzecznych (występowanie wody z brzegów w czasie wezbrań ) mogą pojawiać się w różnych porach roku, od wiosny aż do jesieni, chociaż w przypadku rzek górskich występują okresy kiedy jest zwiększone ryzyko wylewów, jak na przykład na wiosnę, kiedy w górach topi się śnieg. Dlatego okres rozrodczy biegaczowatych nie wydaje się być czynnikiem decydującym o sukcesie reprodukcyjnym tych owadów (Adis, 2002). W przypadku gatunków typowo żwirowiskowych (rodzaj *Bembidion*) zimują dorosłe osobniki, natomiast rozmnażają się głównie na wiosnę (Bauer, 1975; Kurka, 1975; Langer i Larson, 1983). Zapotrzebowanie pokarmowe jest niższe w miesiącach zimowych, natomiast wyższe w okresie letnim, ze względu na wzrastający metabolizm (Meissner, 1983). Dostępność do odpowiedniego pożywienia jest istotna w okresie dojrzewania jaj wiosną (maj, czerwiec) i dla zwiększania biomasy w lecie (lipiec i sierpień). Zatem gatunki charakterystyczne dla pierwszej terasy zalewowej (gatunki żwirowiskowe) w znacznej mierze zimują jako osobniki dorosłe w środowiskach, które są mniej narażone na zalewanie (wysoko na drzewach lub w kępach traw powyżej brzegów) (Lott, 1996). Niektóre z nich w tym okresie przenoszą się na dużą odległość od koryta rzeki (Zulka, 1994). Ponadto letnie larwy wielu biegaczowatych składających jaja na wiosnę i larwy zimowe kilku gatunków składających jaja jesienią muszą być odporne na zalewanie, ponieważ nie przemieszczają się w okresie trwania zaburzenia. Biegaczowate należące do grupy gatunków składających jaja jesienią, mają dłuższy okres kumulowania zasobów energetycznych (biomasy), w celu

wydania potomstwa. Jak podkreślali Paetzhold i in. (2006), zgrupowania środowisk nadbrzeżnych charakteryzują się małą biomasa, a krótki okres akumulacji zasobów energetycznych jest rekompensowany przez jego ilość na terenach zaburzonych przez zalewanie. Skalski i in. (2002) oraz Skalski (2009) wskazują, że gatunki składające jaja jesienią występują przede wszystkim na terenach niezaburzonych. Zupełnie inna sytuacja jest w przypadku gatunków rozmnażających się wiosną. Unikają one stresu środowiskowego przez skrócenie długości życia larw, w porównaniu z długością życia osobników dorosłych. Stadium larwalne jest okresem największej śmiertelności u chrząszczy. Autorzy cytowani powyżej wykazali także, że w zaburzonym środowisku, wiele energii jest wykorzystywanej w procesach adaptacyjnych do zmieniających się często warunków środowiskowych. Dodatkowo jeszcze baza pokarmowa jest zubożona, a czas akumulacji energii w potomstwo musi być więc dłuższy, zatem w tych warunkach sukces reprodukcyjny osiągają gatunki rozmnażające się wiosną.

### **5.6 Wpływ przekształceń na ochronę gatunków *Carabidae*.**

Ochrona gatunkowa w Polsce jest jedną z form przeciwdziałania degradacji przyrody. Zgodnie z brzmieniem Ustawy z 2004 roku, ma ona na celu zapewnienie przetrwania i właściwego stanu ochrony dziko występujących roślin, grzybów i zwierząt oraz ich siedlisk, a także zachowanie różnorodności gatunkowej i genetycznej. Dotyczy to gatunków rzadko występujących, endemicznych, podatnych na zagrożenia i zagrożonych wyginięciem oraz objętych ochroną na podstawie umów międzynarodowych. W Polsce pod ochroną znajduje się około 400 gatunków zwierząt, 213 gatunków roślin oraz 265 gatunków grzybów i porostów (stan na koniec 2002 roku). Wśród nich znajdują się także chrząszcze z rodziny biegaczowatych, rodzaju *Carabus* i *Calosoma*. Rodzina



biegaczowatych (*Carabidae*), jest jedną z najliczniejszych gatunkowo w rzędzie chrząszczy, liczy około 30 000 opisanych do tej pory gatunków. Według opinii wielu współczesnych specjalistów potencjalnie możliwa liczba wszystkich gatunków jest około dwukrotnie większa. Chrząszcze należące do tej rodziny są szeroko zróżnicowane, zarówno w aspekcie morfologicznym, jak i ekologicznym. Biegaczowate, liczące w Polsce powyżej 500 gatunków (ponad 70 rodzajów) najbliżiej spokrewnione są z rodzinami *Cicindelidae*, *Rhysodidae* i *Trachypachidae*.

Rodzaj *Carabus* charakteryzuje się przede wszystkim dużymi rozmiarami ciała oraz brakiem skrzydeł błoniastych. Pierwsza para skrzydeł wykształcona jest w postaci twardych pokryw silnie zesklebionych, co skutkuje bardzo niewielką siłą dyspersji tych owadów (Hurka, 1996). Dlatego też większość gatunków z rodzaju *Carabus* związana jest z terenami o niewielkiej frekwencji zaburzeń oraz jest wrażliwa na wszelkie zmiany w środowisku.

Biegacze jako bio wskaźniki były wykorzystywane z powodzeniem w wielu badaniach. Ponieważ chrząszcze z rodziny biegaczowatych odgrywają kluczową rolę w wielu procesach ekologicznych (Stork i Eggleton, 1992), przedstawiają wiele cennych informacji dla ochrony naturalnych lasów (Duchesne i in., 1993). Duchesne (1993) zwrócił uwagę, że biegaczowate mogą być wykorzystywane do oceny zakłóceń środowiska, ponieważ ich zgrupowania są wrażliwe między innymi na pożary (Holliday, 1992; Beaudry, 1997), wycinanie lasów (Šustek, 1981), meliorację (Day, 1988) czy zmiany klimatu (Elias, 1991).

Koivula (2002) badał występowanie biegaczowatych wzdłuż gradientu sukcesji lasu w centralnej Finlandii. Okazało się, że wiele gatunków leśnych nie występowało wcale lub bardzo rzadko w młodych drzewostanach, a stawały się liczniejsze w starszych wiekiem kompleksach leśnych.

Podobne wyniki uzyskali Magura i in. (1999), wykazując dużo większą różnorodność biegaczowatych na terenach, gdzie występowały kompleksy lasów naturalnych. Według tych autorów sztuczne nasadzenie świerka ma szkodliwy wpływ na zgrupowania biegaczowatych.

Koivula (2002) na podstawie badań pokazał, że gospodarcza eksploatacja drzewostanów bardzo zmieniła strukturę wiekową lasów. Udokumentował on obniżenie populacji zagrożonych fińskich gatunków biegaczowatych o około 30%. Ekstensywne wycinanie, likwidacja wielu naturalnych elementów lasu (na przykład rumowisk, starych, powalonych drzew) powodowały obniżanie liczebności populacji i wymarcie wielu leśnych taksonów (Heliövaara i Väisänen, 1984; Essen, 1992; Berg i in., 1994; Haila, 1994; Fries, 1997). Również fragmentacja starych drzewostanów przyczyniała się do ograniczenia występowania zgrupowań biegaczowatych (Niemela, 1999; Siitonen i Saaristo, 2000). Właściwa gospodarka leśna umożliwia powrotne zasiedlanie i wzrost różnorodności zgrupowań biegaczowatych w lasach o charakterze naturalnym. Szybkość tego procesu zależy również od struktury krajobrazu i od migracji z sąsiadujących środowisk (den Boer, 1990; Taylor, 1993; Fahrig i Merriam, 1994). Wiele leśnych gatunków ma zdolności do ponownego zasiedlania tych terenów, chociaż niektóre charakterystyczne dla starego lasu gatunki potrzebują prawdopodobnie dłuższego czasu i sprzyjających warunków środowiskowych, aby odzyskać dawną liczebność i różnorodność (Koivula, 2002).

Podobne wyniki zaobserwowano w przeprowadzonych badaniach. Ze względu na specyfikę środowisk nadrzecznych (głównie okresowo zalewane tereny otwarte, słabo porośnięte przez roślinność, z dużą liczbą kamieńcy), duże biegaczowate (na przykład z rodzaju *Carabus*) odławiane były w dużej odległości od linii brzegowej, w środowiskach gęsto porośniętych przez roślinność zielną oraz drzewa. Niestety często te tereny są

przekształcane przez człowieka (łaki, pola uprawne, zabudowania lub drogi) powodując spadek różnorodności gatunkowej.

Innym determinantem oddziałującym silnie na chronione gatunki leśne z rodzaju *Carabus* jest temperatura. Tolerują one tylko niewielkie wahania tego czynnika (Thiele, 1977). Na kamieńcach nadrzecznych, które są terenami otwartymi temperatury mogą ulegać dużym wahaniom w ciągu doby, co skutecznie uniemożliwia zasiedlenie ich przez duże chrząszcze (Petit i Usher, 1998). Wypas, zmiana stosunków wodnych prowadzi także do zaburzenia środowiska, co wpływa również negatywnie na występowanie dużych gatunków chrząszczy. Cechą specyficzną obszaru nadrzeczego jest jego naturalny, mozaikowy charakter (Ward i in., 2002). Wiele prac wskazuje na to, że ograniczona dyspersja i wyraźna izolacja obszarów jest podstawowym czynnikiem eliminującym gatunki z rodzaju *Carabus* (Eyre, 1990; Petit i Usher, 1998; Rushton i in., 1990). Tietze (1987) wskazuje, że intensywne zaburzanie środowiska powoduje eliminację największych gatunków biegaczy. Można zatem podsumować, że środowiska zaburzone faworyzują faunę biegaczowatych o średnich i mniejszych rozmiarach ciała (Blake i in., 1994). Podobne spostrzeżenia można także znaleźć w pracach Radeckiego- Pawlika i Skalskiego, (2008), a także Skalskiego i in. (2008). Na terenach zalewowych rzek górskich, wielkość ciała jest jednym z najważniejszych parametrów określających wartości potencjalnych przepływów brzegowych w rzekach górskich. Duża frekwencja zalewów przyczyniła się do eliminacji ze zgrupowań gatunków o dużych rozmiarach ciała.

Wśród przedstawicieli rodziny *Carabidae* objęte ochroną są wszystkie gatunki z rodzaju *Carabus* i *Calosoma*. Jak wspomniano powyżej, te owady o dużych rozmiarach ciała zasiedlają obszary znajdujące się w dużej odległości od linii brzegowej. Jednak koryto rzeki jest tak bardzo dynamiczne i równocześnie poddawane sztucznym regulacjom, że istnieją odcinki charakteryzujące się bardzo podobnymi kształtami

przekrojów poprzecznych, pomimo różnej morfologii. Na przykład w dolinie Porębianki do badania wybrano dwa obszary, które cechował zbliżony kształt przekrojowy, jednak na jednym występowała regulacja betonowa (P1 i P2), natomiast w drugim przypadku odcinek był naturalny, ale o bardzo stromych i mocno wcinanych brzegach (R1 i R2). W związku z tym, w obu przekrojach nie występowało żwirowisko (bardzo niska frekwencja zalewów), a roślinność gęsto porastała cały brzeg. Tylko w takich przypadkach chronione gatunki *Carabus* są w stanie zasiedlać środowisko całego profilu brzegowego, także w bezpośrednim sąsiedztwie ostrej krawędzi brzegu.

Rozważenia wymaga również zjawisko endemizmu wśród nadrzecznych gatunków biegaczowatych. Brzegowe endemity cechują się małymi rozmiarami ciała, a ich zasięg europejski jest niewielki. Wśród gatunków terasy zalewowej pierwszej (A), którą stanowią głównie naturalne żwirowiska, występuje większość endemitów, gdyż preferują one głównie obszary naturalne, nieregulowane lub też w niewielkim stopniu zmienione przez człowieka. Gatunki te eliminowane są na łąkach lub obszarach z regulacją kamienistą, czyli na terenach, gdzie naturalne środowisko jest przekształcone. Wydaje się zatem uzasadnione utrzymywanie odcinków referencyjnych brzegów rzek, gdzie zalewania występują w sposób naturalny kształtując tym samym specyficzne środowiska życia będące swoistymi refugiami dla rzadkich gatunków biegaczowatych.

W przypadku gatunków o szerokich preferencjach siedliskowych, związanych z większością krain geograficznych lub nawet całą Polską, w badanych dolinach rzecznych występują licznie na brzegach przekształconych i regulowanych. Natomiast większość gatunków rzadkich, na przykład *Pterostichus foveolatus* (występujący w górach i należący do elementu środkowoeuropejskiego, preferuje niezaburzone obszary leśne), *Bembidion fulvipes* (żyje nad brzegami potoków górskich w obszarze alpejsko-sudecko-karpackim) związana jest z naturalnymi obszarami górskimi w dolinach rzecznych (las, żwirowisko).

W dolinach rzecznych panuje specyficzny mikroklimat, zbliżony do tego panującego w momencie kiedy cofały się lodowce i następowało ocieplenie klimatu. Zatem większość z występujących biegaczowatych to gatunki reliktowe związane w okresie plejstocenu z obszarami aktywności lodowcowej. Dzięki klimatowi górskiemu mogą one występować dalej na obszarach zalewowych. Jednakże jakakolwiek ingerencja człowieka na przykład w postaci regulacji koryt rzecznych, czy też tworzenia środowisk półnaturalnych (np. łąk) powoduje ich eliminację. Andersen (2000) wskazuje, że obszary nadrzeczne powstałe w późnym glacie są źródłami gatunków dla innych obszarów półnaturalnych i otwartych w Europie.

Koryta wielu europejskich rzek uległy i nadal poddawanych jest licznym modyfikacjom na wskutek działalności człowieka, związanych z regulacją i przekształcaniem terenów nadrzecznych. Doprowadziło to do stanu, kiedy tylko niewiele odcinków cieków wodnych jest w stanie naturalnym (Petts, 1989). W konsekwencji tak intensywnej działalności na brzegach rzek, koryta i całe doliny zalewowe są wśród najbardziej zagrożonych form krajobrazów (Olson i Dinersein, 1998; Tockner i Stanford, 2002). Nie pozostaje to bez wpływu na organizmy zamieszkujące te środowiska, a zwłaszcza chrząszcze z rodziny *Carabidae*. Ich parametry historii życiowej wskazują na wysokie przystosowanie do niestabilnych środowisk brzegów rzek górskich, gdzie okres dostępnych zasobów jest krótki, a przestrzenna dynamika terenu i różnorodność podłoża jest duża (Ryc. 56). Zatem biegaczowate osiągają niewielkie rozmiary ciała i posiadają dużą siłę dyspersji oraz różnorodność zależną od typu terasy zalewowej. Na wskutek działalności człowieka, obecnie wiele nadrzecznych gatunków biegaczowatych należy do zagrożonych, ponieważ dochodzi do stabilizacji linii brzegowej, zmniejszenia różnorodności podłoża i procesu sedymentacji. Na terenach, gdzie frekwencja zaburzeń jest niewielka, panują stabilne i korzystne warunki środowiskowe, a okres dostępnych

zasobów jest długi. Występujące tam gatunki osiągają duże rozmiary ciała, cechuje je także mała siła dyspersji i różnorodność oraz przypadkowość w zasiedlaniu brzegów.

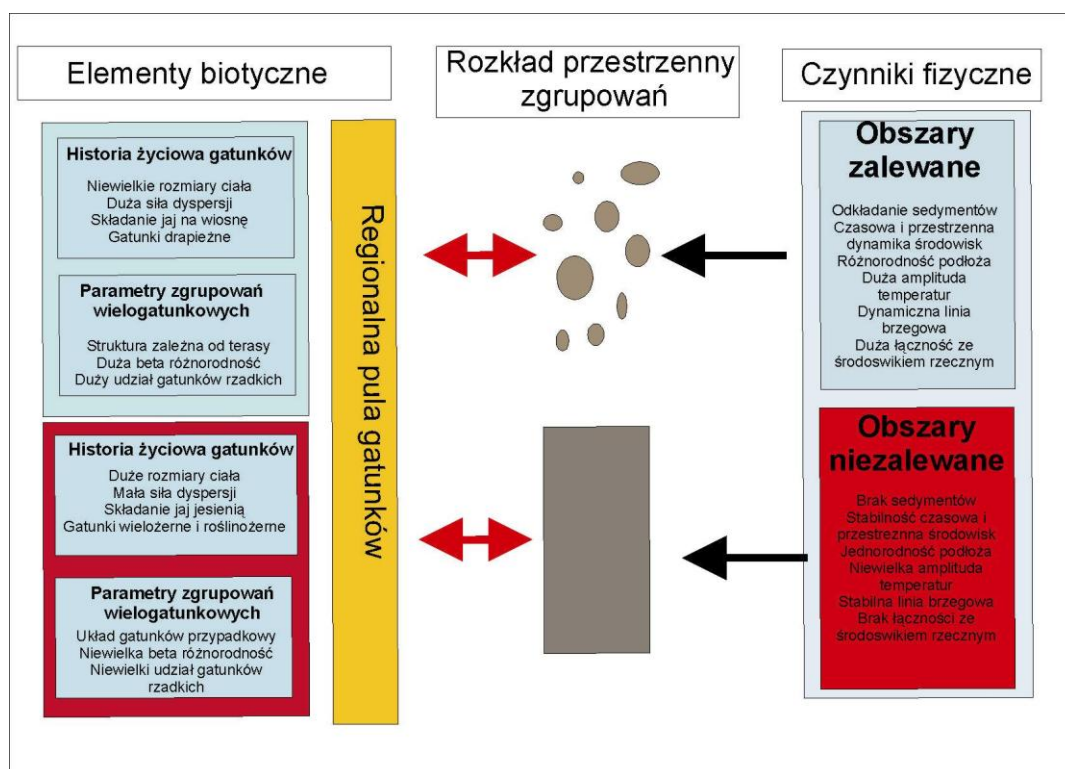
Badania struktury zgrupowań biegaczowatych (*Coleoptera; Carabidae*) na terenach zalewowych rzek górskich, zawarte w niniejszej pracy, potwierdziły testowane hipotezy. Silna zależność pomiędzy procesami fizycznymi związanymi z wahaniami się poziomu wód, a parametrami historii życiowej tych owadów stwarza możliwość zastosowania tej grupy jako organizmów wskaźnikowych (indykatorów) przepływu brzegowego.

Brak ochrony tych zgrupowań może doprowadzić do wymarcia wielu bardzo ciekawych i rzadkich gatunków *Carabidae*. Wyniki niniejszych badań dowodzą, iż niezmiernie ważne jest utrzymywanie odcinków naturalnych w systemach rzecznych, gdzie organizmy te będą miały szansę przetrwać.

#### Wnioski:

1. Procesy inundacyjne związane z fluktuacjami przepływu brzegowego są głównym motorem przemian fauny obszarów nadrzecznych (Ryc. 16, 17; Tab. 11, 13).
2. Zmiany kształtu koryta i regulacje zapobiegające wypływowi wody z kanału przyczyniają się do zaniku fauny typowej dla brzegów rzek i powoduje ekspansję zgrupowań charakterystycznych dla wyższych elewacji w korycie (Ryc. 10, 13).
3. Regulacje betonowe oddziałują nie tylko na zgrupowania obszarów zalewanych corocznie z terasy A, ale również na skład gatunkowy zgrupowań terasy B (Ryc. 11, 14b).
4. Występowanie podłoża kamienistego, a co za tym idzie niewielkie pokrycie roślinności jest jednym z najważniejszych czynników kształtujących zróżnicowanie gatunkowe biegaczowatych obszarów nadrzecznych (Ryc. 16, 17; Tab. 11, 13).

5. W obrębie terasy zalewowej A najważniejszym czynnikiem opisującym ponad 60% różnicowania gatunkowego jest wysokość do lustra wody (Ryc. 18; Tab. 15) oraz odległość od brzegu (Ryc. 19; Tab. 17), odzwierciedlające przepływ brzegowy na danym przekroju rzeki.
6. Dla wyższych elewacji (terasa zalewowa B i C) ważne są przede wszystkim czynniki związane z pokryciem przez rośliny, a także kształt koryta rzecznej (Tab. 19, 23, 25).
7. Parametrem historii życiowej biegaczowatych najlepiej korelującym z frekwencją zalewów jest wielkość ciała (Ryc. 26, 27), ale także siła dyspersji (Ryc. 28, 29), sezon rozrodczy (Ryc. 31) i specjalizacja pokarmowa (Ryc. 33).



Ryc. 56 Schemat oddziaływania czynników związanych ze zmianami frekwencji i poziomu zalewania na organizmy terenów nadbrzeżnych na podstawie analizy grupowań biegaczowatych (*Carabidae*).

## 6. LITERATURA

1. **Adis J.** (1992) How to survive six months in a flooded soil: strategies in Chilopoda and Symphyla from central Amazonian floodplains. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*. 27: 117-129.
2. **Adis J.** (1997) Terrestrial invertebrates: survival strategies, group spectrum, dominance and activity patterns. In: *The Central Amazon Floodplain: Ecology of a Pulsing System* (Ed.W.J. Junk), pp.299-317. Springer-Verlag, Berlin.
3. **Adis J.M., Amorim A., Erwin T.L, Bauer T.** (1997) On ecology, life history and survival strategies of a wing-dimorphic ground beetle (Col.:Carabidae: Odacanthini: Colliuris) inhabiting Central Amazonian inundation forests. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*. 32: 174-192.
4. **Adis J., Junk W.J.** (2002) Terrestrial invertebrates inhabiting lowland river floodplains of Central Amazonia and Central Europe: a review. *Freshwater Biology*. 47: 711-732.
5. **Addison J.A., Barber K.N.** (1997) Response of soil invertebrates to clearcutting and partial cutting in a boreal mixedwood forest in northern Ontario, Natural Resources Canada, Canadian Forest Service, Great Lakes Forestry Centre Information report GLC-X-1.
6. **Allan J.D.** (1995) *Stream Ecology: Structure and Function of Running Waters*. Chapman and Hall, New York, pp.388.
7. **Alaruikka, D.M., Kotze, D.J. Matveinen K., Niemelä J.** (2002). Carabid and spider assemblages along an urban to rural gradient in Southern Finland. *J. Insect Conserv.* 6: 195–206.
8. **Amoros C., Roux A.L.** (1988) Interaction between water bodies within the floodplains of large rivers: function and development of connectivity. In Schreiber,



- K.F. (Ed.), *Connectivity in Landscape Ecology*, Proceedings of the 2nd International Seminar of the International Association for Landscape Ecology. Munstersche Geographische Arbeiten. pp. 125–130.
9. **Andersen J.** (1968) The effect of inundation and choice of hibernation sites of *Coleoptera* living on river banks. *Norsk entomologisk Tidsskrift*. 15: 115-133.
  10. **Andersen J.** (1978) The influence of the substratum on the habitat selection of *Bembidiini* (*Col.*, *Carabidae*). *Norw. J. Entomol.* 25: 119–138.
  11. **Andersen J.** (1983) Towards an ecological explanation of the geographical distribution of riparian beetles in western Europe. *J. Biogeogr.* 10: 421–435.
  12. **Andersen J.** (1983) The habitat distribution of species of the tribe *Bembidiini* (*Coleoptera*, *Carabidae*) on banks and shores in northern Norway. *Notulae Entomologicae*. 63: 131–142.
  13. **Andersen J.** (1985) Humidity responses and water balance of riparian species of *Bembidiini* (*Coleoptera*, *Carabidae*). *Ecology and Entomology*. 10: 363–376.
  14. **Andersen J.** (2000) What is the origin of the carabid beetle fauna of dry, anthropogenic habitats in western Europe? *J. Biogeogr.* 27: 795–806.
  15. **Andersen J., Hanssen O.** (2005) Riparian beetles, a unique, but vulnerable element in the fauna of Fennoscandia. *Biodiversity and Conservation*. 14: 3497-3524.
  16. **Arens W., Bauer T.** (1987) Diving behaviour and respiration in *Blethisa multipunctata* in comparison with two other ground beetles. *Physiol Entomol.* 12: 255-261.
  17. **Armitage P.D., Lattmann K., Kneebone N., Harris I.** (2001) Bank profile and structure as determinants of macroinvertebrate assemblages- seasonal changes and management. *Regul. Rivers: Res. Mgmt.* 17: 543–556.

18. **As S.** (1984) To Fly or Not to Fly? Colonization of Baltic Islands by Winged and Wingless Carabid Beetles. *Journal of Biogeography*. 11: 413-426.
19. **Atmar W., Paterson B.D.** (1993) The nestedness temperature calculator: a Visual Basic program, including 249 presence absence matrices. –AICS Research, Univ. Park, NM and Field Museum, Chicago (<http://aics-research.com/nestedness/tempcalc.html>).
20. **Aukema B.** (1995) The evolutionary significance of wing dimorphism in carabid beetles (*Coleoptera: Carabidae*). *Researches in Population ecology*. 37: 105-110.
21. **Baars M.A.** (1979a) Pattern of movements of radioactive carabid beetles. *Oecologia*. 44, 125-140.
22. **Bates A.J., Sadler J.P., Fowles A.P., Butcher C.R.** (2005) Spatial dynamics of beetles living on exposed riverine sediments in the upper River Severn: method development and preliminary results *Aquatic Conserv: Mar. Freshw. Ecosyst*. 15: 159–174.
23. **Bauer T.** (1975) Zur Biologie und Autoökologie von *Notiophilus biguttatus* F. und *Bembidion forami nosum* Strm. (*Coleopt., Carabidae*) als Bewohner ökologisch extremer Standorte ± zum Lebensformtyp des visuell jagenden Raubers unter den Laufkäfern II. *Zool Anz*, 194: 305-318.
24. **Baumgart-Kotarba M.** (1983) Kształtowanie koryt i teras rzecznych w warunkach zróżnicowanych ruchów tektonicznych (na przykładzie wschodniego Podhala). Wydawnictwo Polskiej Akademii Nauk, Prace Geograficzne nr 145.
25. **Beaudry S., Duchesne L.C., Côté B.** (1997) Short-term effects of three forestry practices on carabid assemblages in a jack pine forest. *Can. J. For. Res.* 27: 2065-2071.

26. **Bell D., Petts G.E., Sadler J.P.** (1999) The distribution of species in the wooded riparian zone of three rivers in western Europe. *Regulated Rivers: Research & Management*. 15: 141-158.
27. **Bendell J. F.** (1974) Effects of fire on birds and mammals. W: Kozlowski, T. T.; Ahlgren, C. E., (red). *Fire and ecosystems*. New York, NY: Academic Press: 73-138.
28. **Berg Å., Ehnoström B., Gustaffsson L., Hallingbäck T., Jonsell M., Weslien J.** (1994) Threatened plant, animal, and fungus species in Swedish forests: distribution and habitat associations. *Conservation Biology*. 8: 718-731.
29. **Bigot L., Gautier G.** (1982) La communauté des arthropodes des rives de l'Ouveze (Vaucluse). *Ecol Medit* 8 (4):11-36.
30. **Binot M., Bless R., Boye P., Gruttke H., Pretscher P.** (1998) Rote liste gefährdeter Tiere Deutschlands. *Schriftenreihe für Landschaftspflege und Naturschutz*. 55: 1–434.
31. **Blake S., Foster G.N., Eyre M.D., Luff M.L.** (1994) Effects of habitat type and grassland management practices on the body size distribution of carabid beetles. *Pedobiologia*. 38: 502–512.
32. **Bonn A., Kleinwächter M.** (1999) Microhabitat distribution of spider and ground beetle assemblages (Araneae, Carabidae) on frequently inundated river banks of the River Elbe. *Zeitschrift für Ökologie und Naturschutz*. 8: 109-123.
33. **Bonn A.** (2000) Flight activity of carabid beetles on a river margin in relation to fluctuating water levels. In: P. Brandmayr i in. (Eds), *Natural History and Applied Ecology of Carabid Beetles*, pp. 147-160.
34. **Bonn A., Hagen K., Wohlgemuth-Von Reiche D.** (2002) The significance of flood regimes for Carabid beetle and spider communities in riparian habitats- a

- comparison of three major rivers in Germany. *River Research and Applications*. 18: 43-64.
35. **Boscaini A., Franceschini A., Maiolini B.** (2000) River ecotones: carabid beetles as a tool for quality assessment. *Hydrobiologia*. 422/423: 173-181.
36. **Boumezzough A.** (1983) Les communaute s animales ripicoles du bassin versant de la rivieÁre Aille (Var-France). II Composition et structure de la faune eÂpigeÂ e. *Ecol Medit*. 9 (2): 1-33.
37. **Boumezzough A., Musso J.J.** (1983) Etude des communaute s animales ripicoles du bassin de la rivieÁre Aille (Var-France). I. Aspects biologiques et eÂco-eÂthologiques. *Ecol Medit*. 9 (1): 31-56.
38. **Bravard J.P., Amoros C., Pautou G.** (1986) Impact of civil engineering works on the successions of communities in a fluvial system. *Oikos*. 47: 92–111.
39. **Bray D.J.** (1975) Representative discharges for gravel-bed rivers in Alberta, Canada. *J. Hydrol.*, 27:143-153.
40. **Bromham L., Cardillo M., Bennett A.F., Elgar M.A.** (1999) Effects of stock grazing on the ground invertebrate fauna of woodland remnants. *Aust.J.Ecol*. 24: 199-207.
41. **Brown A.G., Quine T.A. (eds).** (1999) *Fluvial Processes and Environmental Change*. John Wiley and Sons: Chichester.
42. **Butterfield J., Luff M.L., Baines M., Eyre M.D.** (1995) Carabid beetle communities as indicators of conservation potential in upland forests. *For. Ecol. Manag.* 79: 63-77.
43. **Connell J.** (1978) Diversity in tropical rainforests and coral reefs. *Science*. 199: 1302-1310.
44. **Crowson R.A.** (1981) *The Biology of the Coleoptera*, Academic Press, London.

45. **Day K.R., Carthy J.** (1988) Changes in Carabid Beetle Communities Accompanying a Rotation of Sitka Spruce. 24: 407-415.
46. **Den Boer P.J.** (1970): On the significance of dispersal power for populations of carabid-beetles (Coleoptera, Carabidae).- *Oecologica*. 4:1-28.
47. **Den Boer D.J., Van Huizen T.H.P., Den Boer-Daanje W., Aukema B., Den Biemann C.F.M.** (1980) Wing polymorphism and dimorphism in ground beetles as stages in a evolutionary process (*Coleoptera: Carabidae*). *Entomologia Generalis*,. 6: 107-134.
48. **Den Boer P.J.** (1990) Density limits and survival of local population in 64 carabid species with different powers of dispersal. *Journal of Evolutionary Ecology*. 3: 19-48.
49. **Denno R.F., Roderick G.K., Peterson M.A., Huberty A.F., Döbel H.G., Eubanks M.D., Losey J.E., Langellotto G.A.** (1996) Habitat persistence underlies intraspecific variation in the dispersal strategies of planthoppers.- *Ecological Monographs*. 66:389-408.
50. **Desender K., Maelfait J. P.** (1986) Pitfall trapping within enclosures : a method for estimating the relationship between the abundance of coexisting carabid species (Coleoptera, Carabidae). *Holarctic Ecology*. 9: 245-250.
51. **Desender K., Pollet M.** (1988) Sampling pasture carabids with pitfalls: evaluation of species richness and precision. *Mededelingen Faculteit Landbouwwetenschappen Rijksuniversiteit Gent*. 53: 1109-1117.
52. **Desender K.** (1989) Ecomorphological adaptations of iparian carabid beetles. Preceding of The Symposium "Invertebrates of Belgium". L'Institut Royal des Science Naturelles de Belgique, Brussels, pp.309-314.

53. **Diamond J.M.** (1975) Assembly of species communities. W: Cody M. I Diamond J.M. (eds) Ecology and evolution of communities. Harvard Press, pp. 342-444.
54. **Duchesne L.C., McAlpine R.S.** (1993) Using carabid beetles (*Coleoptera: Carabidae*) as a means to investigate the effect of forestry practices on soil diversity. Forestry Canada Petawawa National Forestry Institute, Chalk River, Ontario, Canada Report No.16.
55. **Duchesne L.C., Lautenschlager R.A., Bell F.W.** (1999) Effects of clear-cutting and plant competition control methods on carabid (*Coleoptera: Carabidae*) assemblages in northwestern Ontario. Environ. Monit. Assess. 5: 87-96.
56. **Dudziak J.** (1965) Dzika eksploatacja kamienia w powiecie nowotarskim. Ochrona Przyrody. 31:161-187.
57. **Duelli P., Obrist M.K., Schmatz D.R.** (1999) Biodiversity evaluation in agricultural landscapes: above-ground insects. Agriculture, Ecosystems and Environment. 74: 33-64.
58. **Duffey E.** (1978) Ecological strategies in spiders including some characteristics of species in pioneer and mature habitats. Symposium of the Zoological Society of London. 42: 109–123.
59. **Dziok F., Henle K., Foeckler F., Follner K., Scholz M.** (2006) Biological indicator systems in floodplains – a review. – Internat. Rev. Hydrobiol. 91: 271–291.
60. **Elias S.A.** (1991) Insects and Climate Change, Bioscience. 41: 552-559.
61. **Ellis L.M., Crawford C.S., Molles M.C.** (2001) Influence of annual flooding on terrestrial arthropod assemblages of a Rio Grande riparian forest. Regul. Rivers: Res. Mgmt. 17: 1–20.

62. **Englund G., Jonsson B.G., Malmqvist B.** (1997) Effects of flow regulation on bryophytes in North Swedish rivers. *Biol. Conser* 6. 79: 79–86.
63. **Essen P.A., Ehnström B., Ericson L., Sjöberg K.** (1992) Boreal forests-the focal habitats of Fennoscandia. In: Hansson, L. (ed), *Ecological Principles of Nature Conservation*. Elsevier, London, pp. 252-325.
64. **Eyre M.D., Luff M.L.** (1990) A preliminary classification of European grassland habitats using ground beetles. In: Stork N.E. (ed), *The Role of Ground Beetles in Ecological Environmental Studies*. Intercept, Andover, UK, pp. 227-236.
65. **Eyre M.D., Luff M.L., Phillips D.A.** (2001) The ground beetles (Coleoptera: Carabidae) of exposed riverine sediments in Scotland and northern England. *Biodiversity and Conservation*. 10: 403-426.
66. **Fahrig L., Merriam G.** (1994) Conservation of fragmented populations. *Conservation Biology*. 8: 50-59.
67. **Föllner K., Henle K.** (2006) The performance of Plants, Molluscs, and Carabid Beetles as Indicators of Hydrological Conditions in Floodplain Grasslands. *Internat. Rev. Hydrobiol.* 91: 364-379.
68. **Fowles A.P.** (1994) *Invertebrates of Wales: A River of Important Sites and Species*. Joint Natur Conservation Committee, Peterborough, UK, pp. 157
69. **Fries C., Johansson O., Pettersson B., Simonsson P.** (1997) Silvicultural models to maintain and restore natural stand structures in Swedish boreal forests. *Forest Ecology and Management*. 94: 89-103.
70. **Gardner S.M.** (1991) Ground Beetle (*Coleoptera: Carabidae*) communities on upland heath and their association with heathland flora. *J. Biogeogr.* 18: 281-289.
71. **Gärdenfors U.** (2000) *Rödlistade arter i Sverige 2000. The 2000 Swedish Red List of threatened species*. ArtDatabanken, SLU, Uppsala.

72. **Gaublomme E., H. Dhuyvetter P. Verdyck, Desender K.** (2005) Effects of urbanisation on carabid beetles in old beech forests. DIAS Report. 114: 111–123.
73. **Gerken B., Doerfer K., Buschmann M., Kamps-Schwob S., Berthelmann J., Gertenbach G.** (1991) Rivers and ponds in the region of Upper Weser (NW-NDSFRG) with respect to protection and management of a floodplain ecosystem. *Regulated Rivers: Research and Management*. 6: 313–320.
74. **Gilvear D.J., Cecil J., Parsons H.** (2000) Channel change and vegetation diversity on a low-angle alluvial fan, River Feshie, Scotland. *Aquatic Conservation – Marine and Freshwater Ecosystems*. 10: 53–71.
75. **Gordon E., Meentemeyer R.K.** (2006) Effects of dam operation and land use on stream channel morphology and riparian vegetation. *Geomorphology*. 82: 412- 429.
76. **Greenslade P.J.M.** (1964) Pitfall trapping as a method for studying populations of Carabidae (Coleoptera). *Journal of Animal Ecology*: 33: 301-310.
77. **Gurnell A. M., Petts G. E.** (2002) Island-dominated landscapes of large floodplain rivers, a European perspective. *Freshwater Biology*. 47: 581-600.
78. **Haila Y.** (1994) Preserving ecological diversity in boreal forests. *Annales Zoologici Fennici*. 31: 203-217.
79. **Hammond P.** (1998) Survey of the invertebrates on exposed riverine sediments on the Rivers Teign and Bovey near their confluence. Unpublished Report, Environment Agency, Devon Area.
80. **Hengeveld R.** (1980a) Qualitative and quantitative aspects of the food of ground beetles (*Coleoptera, Carabidae*): a review. *Netherlands Journal of Zoology*. 30(4), 555-563.
81. **Hengeveld R.** (1980b) Polyphagy, oligophagy and food specialisation in ground beetles (*Coleoptera, Carabidae*). *Netherlands Journal of Zoology*. 30(4), 564-584.



82. **Heliövaara K., Väisänen R.** (1984) Effects of modern forestry on northwestern European forest invertebrates: a synthesis. *Acta Forestalia Fennica*. 189: 1-32.
83. **Hering D., Plachter H.** (1997) Riparian ground beetles (*Coeloptera, Carabidae*) preying on aquatic invertebrates: a feeding strategy in alpine foodplains. *Oecologia* (1997). 111: 261-270.
84. **Holliday N.J.** (1992) The carabid fauna (*Coleoptera, Carabidae*) during post-fire regeneration of boreal forest: properties and dynamics of species assemblages, *Can.J.Zool.*70: 440-452.
85. **Hopkin S.P., Hames C.A.C.** (1994). Zinc, among a 'cocktail' of metal pollutants, is responsible for the absence of the terrestrial isopod *Porcellio scaber* from the vicinity of a primary smelting works. *Ecotoxicology*. 2: 68-78.
86. **Höppner J., Hering D.** (1997) Uferbewohnende Laufkäfer auf Schotterbänken von fließgewässern des östlichen Rheinischen Schiefergebirges. *Entomologische Zeitschrift*. 107: 465–481.
87. **Hughes F.M.R.** (1997) Floodplain biogeomorphology. *Progress in Physical Geography*. 21: 501–529.
88. **Hurka K.** (1996) Carabidae of the Czech and Slovak Republics. *Kabourek, Zlin* 1996, s. 565.
89. **Hyman P.S., Parsons M.S.** (1992) A review of the scarce and threatened Coleoptera of Great Britain 1. *UK Nat. Conserv.* 3
90. **Hyman P.S., Parsons M.S.** (1994) A review of the scarce and threatened Coleoptera of Great Britain 2. *UK Nat. Conserv.* 12. Direktoratet for naturforvaltning 1999. Nasjonal rødliste for truede arter i Norge 1998. *DN-rapport*. 3: 1–161.

91. **Jarošik V.** (1989) Mass vs. Length relationship for carabid beetles (*Col. Carabidae*). *Pedobiologia*. 33: 87-90.
92. **Jongman R.H.G., Ter Braak C.J.F., Van Tongeren O.F.R.** (1987): *Data Analysis in Community and Landscape Ecology*. Wageningen, The Netherlands: Pudoc. Reissued in 1995 by Cambridge University Press.
93. **Junk W.J., Bayley P.B., Sparks R.E.** (1989) The flood pulse concept in river-floodplain systems. *Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences*. 106: 110-127.
94. **Junk W.J.** (2000) Mechanisms of development and maintenance of biodiversity in neotropical floodplains. In: *Biodiversity in Wetlands: Assessment, Function and Conservation* (Eds B. Gopal, W.J. Junk i J.A. Davis), pp.119-139. Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands.
95. **Kaczka R. J., Wyżga B.** (2008) Formowanie i dynamika kęp rzeki górskiej w zapisie dendrochronologicznym na przykładzie dolnego biegu Białki. [w:] B. Wyżga (red.), *Stan środowiska rzek południowej Polski i możliwości jego poprawy – wybrane aspekty*. Instytut Ochrony Przyrody PAN, Kraków. 93-102.
96. **Klimaszewski M.** (red.) (1972) *Geomorfologia Polski, t. 1: Polska południowa-góry i wyżyny*. PWN Warszawa.
97. **Koczur A.** (1999) Godny ochrony odcinek doliny Czarnego Dunajca. *Chrońmy Przyrodę Ojczystą*. 55(3), 39-50.
98. **Koivula M., Punttila P., Niemelä J.** (1999) Leaf litter and the small-scale distribution of carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) in the boreal forest. *Ecography*. 22: 424–435.
99. **Koivula M.** (2002) Alternative harvesting methods and boreal carabid beetles (*Coleoptera, Carabidae*). *Forest Ecology and Management*. 167: 103–121.

100. **Koivula M., Kukkonen J., Niemelä J.** (2002) Boreal carabidbeetle (Coleoptera: Carabidae) assemblages along the clear-cut originated succession gradient. *Biodiversity and Conservation*. 11: 1269–1288.
101. **Korpak J.** (2007) The influence of river training on mountain channel changes (Polish Carpatian Mountains). *Geomorphology*. 92: 166- 181.
102. **Kościelniak J.** (2005) Skuteczność hydrotechnicznej regulacji koryta górskiej rzeki na przykładzie Białego Dunajca. [w:] A Kotarba, K. Krzemień, J. Święchowicz (red.) *Materiały VII Zjazdu Geomorfologów Polskich: Współczesna ewolucja rzeźby Polski*, IG i GP UJ, Kraków. 221-226.
103. **Krzemień K.** (2003) The Czarny Dunajec River, Poland, as an example of human-induced development tendencies in a mountain river channel. *Landform Analysis*. 4: 57-64.
104. **Kuèhnelt W.** (1943) Die litorale Landtierwelt ostalpinen Gewässer. *Int Rev Ges Hydrobiol*. 43:430-457.
105. **Kurka A.** (1975) The life cycle of *Bembidion tibiale* (Coleoptera, Carabidae). *Acta Entomol Bohemoslov*. 72: 374-382.
106. **Lake P.S.** (2000) Disturbance, patchiness and diversity in streams. *J.N.Am .Benthol. Soc.* 19: 573-592.
107. **Lake S., Bond N., Reich P.** (2006) Floods Down Rivers: From Damaging to Replenishing Forces. *Advances in Ecological research* Vol.39.
108. **Lambor J.** (1971) *Hydrologia inżynierska*. PWN, Warszawa.
109. **Langer D.W., Larson D.J.** (1983) Alary polymorphism and life history of a colonizing ground beetle, *Bembidion lampros* Herbst (Coleoptera: Carabidae). *Coleopt Bull*. 37: 365-377.

110. **Large A.R.G., Prach K., Bickerton M.A., Wade P.M.** (1994) Alteration of patch boundaries on the floodplain of the regulated River Trent UK. *Regulated Rivers: Research and Management*. 9: 71–78.
111. **Leopold B., Wolman M., Miller J.** (1964): *Fluvial processes in geomorphology*. Dover publications, New York.
112. **Lepš J., Šmilauer P.** (2003) *Multivariate Analysis of Ecological Data using CANOCO*. Cambridge University Press.
113. **Levesque C., Dubé J., Pilon J.G.** (1976) Inventaire et etude des coléoptères carabidae de biotopes forestires des Laurentides (Québec). *Naturaliste Can.* 103: 569- 582.
114. **Lindenmayer D.B, Margules C.R., Botkin D.B.** (2000) Indicators of biodiversity for ecologically forest management. *Conserv. Biol.* 14: 941-950.
115. **Loreau M.** (1994) Ground beetles in a changing environment: determinants of species diversity and community assembly. In: Boyle T.J., Boyle C.E.B. (Eds) *Biodiversity, Temperate Ecosystems and Global Change*. Springer, Berlin, Heidelberg, pp.77-98.
116. **Lott D. A.** (1996) Beetles by rivers and the conservation of riparian and floodplain habitats. In: Eyre, M. D. (ed.), *Environmental Monitoring, Surveillance and Conservation Using Invertebrates*. EMS Publications, Newcastle upon Tyne: 31–46.
117. **Lövei G.L., Sunderland K.D.** (1996) Ecology and behavior of ground beetles (*Coleoptera: Carabidae*). *Annual Review of Entomology*. 41: 231-256.
118. **Luff M.L.** (1975) Some features influencing the efficiency of pitfall traps. *Oecologia*, Berlin. 19: 345-357.

- 119.**Luff M.L., Eyre M.D., Rushton S.P.** (1989) Classification and ordination of habitats of ground beetles (*Coleoptera, Carabidae*) in north-east England. *Journal of Biogeography*. 16: 121–130.
- 120.**Lytle D.A., Poff N.L.** (2004) Adaptation to natural flow regimes. *Trends Ecol.Evol.* 19: 94-100.
- 121.**Magura T., Tóthmérész B., Bordán Zs.** (1999) Effects of nature management practice on carabid assemblages (*Coleoptera: Carabidae*) in a non- native plantation. *Biological Conservation*. 93: 95-102.
- 122.**Magura T., Elek Z., Tóthmérész B.** (2002) Impacts of non-native spruce reforestation on ground beetles. *European Journal of Soil Biology*. 38: 291–295.
- 123.**Magura T., Tóthmérész B., Elek Z.** (2003) Diversity and composition of carabids during a forestry cycle. *Biodiversity and Conservation*. 12: 73–85.
- 124.**Malanson G.P.** (1995) *Riparian Landscapes*. Cambridge University Press, Cambridge, MA.
- 125.**Manderbach V.R., Reich M.** (1995) Effects of dams and weirs on the ground beetle communities (*Coleoptera, Carabidae*) of braided sections of the Isar floodplain. *Archiv für Hydrobiologie*. 9: 573-588.
- 126.**Matalin A.V.** (1996) Use of light traps in ecological studies of round beetles (*Coleoptera: Carabidae*). *Entomological Review*. 76: 282-293.
- 127.**Marlette, R., Walker, H.** (1968) Dominant discharge at plate Missouri confluence. *J. Wat. Div.* 96: 5801-5805.
- 128.**McCracken D.I.** (1994) A fuzzy classification of moorland ground beetle (*Coleoptera: Carabidae*) and plant communities. *Pedobiologia*. 38: 12-27.
- 129.**McGeoch M.** (1998) The selection, testing and application of terrestrial insects as bioindicators. *Biological Reviews*. 73: 181–201.

- 130.**Meijer J.** (1977) The immigration of spiders (*Araneida*) into a new polder. Ecology and Entomology. 2: 81–90.
- 131.**Meissner R.G.** (1983) Zur Biologie und Ökologie der ripicolen Carabiden *Bembidion femoratum* Sturm und *B. punctulatum* Drap.I. Vergleichende Untersuchungen zur Biologie und zum Verhalten beider Arten. Zool Jahrb Syst. 110:521-546.
- 132.**Michalik S.** (1989) Gorce. Wiedza Powszechna, Warszawa.
- 133.**Naiman R.J., Décamps H., McClain M.E.** (2006) Riparia. Ecology, Conservation and Management of Streamside Communities. Elsevier Academic Press.
- 134.**Nanson G.C., Croke J.C.** (1992) A genetic classification of floodplains. Geomorphology. 4: 459-486.
- 135.**Niemeier S., Reich M., Plachter H.** (1997) Ground beetle communities (Coleoptera: Carabidae) on the banks of two rivers in the eastern Carpathians, the Ukraine. Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie. 27: 365-372.
- 136.**Niemelä J.** (1990) Effects of changes in the habitat on carabid assemblages in a wooded meadow on the Åland Islands. Notulae Entomologicae. 69: 169-174.
- 137.**Niemelä J., Spence J.R.** (1991) Distribution and abundance of an exotic ground-beetle (*Carabidae*): a test of Community impact. – Oikos. 62:351-359.
- 138.**Niemelä J., Langor D., Spence J.R.** (1993) Effects of clear-cut harvesting on boreal ground beetle assemblages (*Coleoptera: Carabidae*) in western Canada. Conserv.Biol. 7: 551-561.
- 139.**Niemelä J.** (1999) Management in relation to disturbance in the boreal forest. Forest Ecology and Management. 115: 127-134.

140. **Niemelä J., Kotze J., Ashworth A., Brandmayr P., Desender K., New T.** (2000) The search for common anthropogenic impacts on biodiversity: a global network. *Journal of Insect Conservation*. 4: 3-9.
141. **Niemelä J., Kotze J.D., Venn S. Penev L., Stoyanov I., Spence J., Hartley D., Montes de Oca E.** (2002) Carabid beetle assemblages (*Coleoptera, Carabidae*) cross urban-rural gradients: an international comparison. *Landscape Ecology*. 17: 387–401.
142. **Nilsson C., Ekblad, A., Gardfjell, M., Carlberg, B.** (1991a) Long-term effects of river regulation on river margin vegetation. *J. Appl. Ecol.* 28: 963–987.
143. **Nilsson C., Jansson R.** (1995) Floristic differences between riparian corridors of regulated and free-flowing boreal rivers', *Regul. Rivers*. 11: 55–66.
144. **Nixon M.** (1959) a study of the bankfull discharge of rivers in England and Wales. *Proc. of the Inst. of Civil Eng.* 12: 395-425.
145. **Noss R.F.** (1990) Indicators for monitoring biodiversity: a hierarchical approach. *Conservation Biology*. 4: 355-364.
146. **Obdrlik P., Falkner G., Castella E.** (1995) Biodiversity of *Gastropoda* in European floodplains. *Archiv für Hydrobiologie*. 101: 339-356.
147. **Olson D.M., Dinersein E.** (1998) The global 200: a representation approach to conserving the earth's most biologically valuable ecosystems. *Conservation Biology*. 12: 502-515.
148. **Oszczyk N.** (1995) Budowa geologiczna [W.] Warszńska, J. (ed) Karpaty Polskie, 1995, 15-22. Uniwersytet Jagielloński.
149. **Paetzold J. Bernet, J., Tockner, K.** (2006) Consumer-specific responses to riverine subsidy pulses in a riparian arthropod assemblage. *Freshwater Biology*. 51: 1103–1115.

150. **Palmén E.** (1945) Über Quatierwechsel und submerse Überwinterung einiger terrestrischer Uferkäfer.- *Annales Entomologici Fennici*. 11: 22-34.
151. **Parsons H., Gilvear D.** (2002) Valley floor landscape change following almost 100 years of flood embankment abandonment on a wandering gravel-bed river. *River Research and Applications*. 18: 461–479.
152. **Pawłowski, J.** (1974) Biegaczowate - Carabidae podrodziny Bembidiinae, Trechinae. *Klucze do oznaczania owadów Polski*, No. 82. 19(3b): 1-94.
153. **Pearce J.L., Venier L.A., McKee J., Pedlar J., McKenney D.** (2003) Influence of habitat and microhabitat on carabid (*Coleoptera: Carabidae*) assemblages in four stand type. *Can. Entomol.* 135: 337-357.
154. **Pearce J.L., Venier L.A.** (2006) The use of ground beetles (*Coleoptera: Carabidae*) and spiders (*Araneae*) as bioindicators of sustainable forest management: A review. *Ecological Indicators*. 6: 780-793.
155. **Pearson D.L., Knisley C.B.** (1985) Evidence for food as a limiting resource in the life cycle of tiger beetles (*Coleoptera: Cicindelidae*). *Oikos*. 45:161-168.
156. **Petit S., Usher M.B.** (1998) The carabid assemblage of woodland habitats in a lothian agricultural landscape. *Biodiversity and Conservation*. 7:1549-1561
157. **Petts G.E., Möller H., Roux A.L.** (1989) *Historical Change of Large Alluvial Rivers: Western Europe*. John Wiley and Sons: Chichester.
158. **Petts G.** (1989) *Historical Analysis of Fluvial Hydrosystems*. In: Petts GE, Möller H, Roux AL (eds) *Historical change of large alluvial rivers: Western Europe*. Wiley, Chichester, New York.
159. **Picket S.T.A., White P.S.** (1985) *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press, New York.



160. **Pinay G, Decamps H, Chauvet E, Fustec E.** (1990) Functions of ecotones in fluvial system. In *The Ecology and Management of Aquatic- Terrestrial Ecotones*, Naiman RJ, Decamps H (eds). UNESCO/MAB series 4, Parthenon: New Jersey. 141–69.
161. **Plachter H.** (1986) Composition of the carabid beetle fauna of natural riverbanks and of man-made secondary habitats. In: den Boer P.J., Luff M.I., Mossakowski D. and Weber F. (eds), *Carabid Beetles. Their Adaptations and Dynamics*. Fischer, Stuttgart, pp. 509–535.
162. **Plachter H.** (1986) Die Fauna der Kies- und Schotterbänke der alpinen Flüsse und Empfehlungen für ihren Schutz. *Ber Akademie für Naturschutz Laufen*. 10:119-147.
163. **Plachter H., Reich M.** (1998) The significance of disturbance for populations and ecosystems in natural floodplains. In: *The International Symposium on River Restoration*, Tokyo, pp. 29–38.
164. **Poff N.L.** (1992) Why disturbance can be predictable: A perspective on the definition of disturbance in streams. *J.N.Am. Benthol. Soc.* 11: 86-92.
165. **Poff N.L., Allan J.D., Bain M.B., Karr J.R., Prestegard K.L., Richter B.D., Sparks R.E., Stromberg J.C.** (1997) The natural flow regime: a paradigm for river conservation and restoration. *BioScience*, 47: 769–784.
166. **Prins A., de Vries M.** (1971) On dominant discharge concept of rivers. *Proc. XIV Congr. IAHR*. 163-169.
167. **Radecki-Pawlik A., Bichońskie A., Latoń J.** (2000) Metoda wskaźników roślinnych Woodyera jako sposób określania wartości przepływu brzegowego w potoku górskim. *Zeszyty Naukowe Akademii Rolniczej im. H. Kołłątaja w Krakowie* nr 370.

168. **Radecki-Pawlik A., Skalski T.** (2008) Bankfull discharge determination using the New Invertebrate Bankfull Assessment Method. *Journal of Water and Land Development*. 12: 145-153.
169. **Radecki-Pawlik A., Skalski T.** (2008). A new concept of bankfull determination using invertebrate communities—the Ochotnica stream, Polish Carpathians, *EJPAU* 11(#1)
170. **Rassi P., Alanen A., Kanerva T., Mannerkoski I.** (2001) Suomen lajien uhanalaisuus 2000. Ympäristöministeriön ja Suomen ympäristökeskus, Helsinki.
171. **Reich M.** (1991) Grasshoppers (*Orthoptera, Saltatoria*) on alpine and dealpine riverbanks and their use as indicators for natural floodplain dynamics. *Regulated Rivers: Research and Management*. 6: 333-339.
172. **Richards C., Haro R.J., Johnson L.B., Host G.E.** (1997) Catchment and reach-scale properties as indicators of macroinvertebrate species traits. *Freshwater Biology*. 37: 219-230.
173. **Richter B.D., Baumgartner J.V., Wigington R., Braun D.P.** (1997) How much water does a river need?, *Freshw. Biol.* 37: 231–249.
174. **Riley S.J.** (1972) A comparison of morphometric measures of bankfull, *J. Hydrol.* 17: 23-31.
175. **Roff D.A.** (1994) Habitat persistence and the evolution of wing dimorphism in insects. – *The American Naturalist*. 144: 772-798.
176. **Rushton S.P., Luff M.L., Eyre M.D.** (1991) Habitat characteristics of grassland Pterostichus species (*Coleoptera, Carabidae*). *Ecology and Entomology*. 16: 91–104.
177. **Sadler J.P., Bell D.** (2000) A comparative site assessment of exposed riverine (ERS) beetles in South-West England. *English Nature Research Reports*, No.383, Peterborough.

178. **Sadler J.P., Bell D., Fowles A.** (2004) The hydroecological controls and conservation value of beetles on exposed riverine sediments in England and Wales. *Biological Conservation*. 118: 41-56.
179. **Sadler J.P., Bates A.J.** (2008) The Ecohydrology of Invertebrates Associated with Exposed Riverine Sediments. *Hydroecology and Ecohydrology: Past, Present and Future*. (eds P. J. Wood, D. M. Hannah and J. P. Sadler), John Wiley & Sons, Ltd, Chichester, UK. doi: 10.1002/9780470010198.ch3
180. **Salo J., Kalliola R., Hakkinen I., Makinen Y., Niemela P., Puhkakka M., Coley P.D.** (1986) River dynamics and the diversity of Amazon lowland forest. *Nature*. 332: 254–258.
181. **Sanderson R., Rushton S., Cherrill A., Byrne B.** (1995) Soil, vegetation and space: an analysis of their effects on the invertebrate communities of a moorland in northeast England. *Journal of Applied Ecology*. 32: 506–518.
182. **Schum S.A.** (1969) River metamorphosis. *Am.Soc.Civil.Eng.* 95: 255-273.
183. **Shafigullina S.M.** (2002) Influence of Postflood Hydrologic Conditions in the Kuibyshev Reservoir on Coastal Communities of ground Beetles (Coleoptera; Carabidae). *Russian Journal of Ecology*, Vol.35, No.1, 2004, pp.46-50.
184. **Siitonen J., Saaristo L.** (2000) Habitat requirements and conservation of *Pytho kolwensis*, a beetle species of old-growth boreal forest. *Biological Conservation*. 94: 211-220.
185. **Skalski T., Kędzior R., Radecki-Pawlik A.** (2008) Zmiany struktury biegaczowatych na terenach zalewowych rzek górskich. *Infrastruktura i ekologia terenów wiejskich*. 3: 13-21.
186. **Skalski T.** (2009) Influence of heavy metals on structure and life history pattern of ground beetles assemblages. *Alarm for biodiversity. Deliverable*, pp 1-120.

- 187.**Skalski T., Kramarz P., Laskowski R., Stone D.** (2002) Ground beetle community responses to heavy metal contamination. SETAC Europe 12 th Annual Meeting, Vienna.
- 188.**Soja R.** (1977) Depending of river channel in the light of the cross profile analysis (Carpathian river as example). *Stud. Geomorphol. Carpatho-Balc.* 11: 127-138.
- 189.**Soja R.** (1984) Mountain channel depending related to water discharge. Proceedings of the CNR-PAN Meeting, Torino, pp. 303-372.
- 190.**Sparks R.E.** (1992) Risks of altering the hydrologic regime of large rivers. In Cairns, J. Jr., Niederlehner, B.R., and Orvos, D.R. (Eds), *Predicting Ecosystem Risk, Advances in Modern Environmental Toxicology*, Vol. XX, Princeton Scientific Publishing Co., Princeton, NJ. pp. 119–152.
- 191.**Stanford J.A., Ward J.V.** (1992) Management of aquatic resources in large catchments: recognizing interactions between ecosystem connectivity and environmental disturbance. In Naiman, R.J. (Ed.), *Watershed Management: Balancing Sustainability with Environmental Change*. Springer-Verlag, New York. pp. 91–124.
- 192.**Stanford, J.A., Ward J.V., Liss W.J., Frissell C.A., Williams R.N., Lichatowich J.A., Coutant C.C.** (1996) A general protocol for restoration of regulated rivers. *Regul. Rivers: Res. Mgmt.* 12: 391–413.
- 193.**Staszkiwicz J.** (1958) Zespoły sosnowe Borów Nowotarskich. *Fragm. Flor. Et Geobot.* 7,2.
- 194.**Steiger J., James M.** (1998) Channelisation and consequences on floodplain system functioning on the Garonne River, SW France. *Regulated Rivers: Research and Management.* 14: 13–23.

195. **Steiger J., Tabacchi E., Dufour S., Corenblit D., Peiry J.L.** (2005) Hydrogeomorphic processes affecting riparian habitat within alluvial channel–floodplain river systems: a review for the temperate zone river research and applications. *River Res. Applic.* 21: 719–737
196. **Stelter C., Reich M., Grimm V., Wissel C.** (1997) Modelling persistence in dynamic landscapes: lessons from a metapopulation of the grasshopper *Bryodemla tuberculata*. *Journal of Animal Ecology.* 66: 508–518.
197. **Stone L., Roberts A.** (1990) The checkerboard score and species distributions. *Oecologia.* 85: 74-79.
198. **Stork N.E., Eggleton P.** (1992) Invertebrates as Determinants and Indicators of Soil Quality. *Am. J. alternative Agric.* 7: 38-47.
199. **Šustek Z.** (1981) Influence of Clearcutting on Ground Beetles (*Coleoptera: Carabidae*) in a Pine Forest. *Čechoslovaniae.* 12: 253-254.
200. **Šustek Z.** (1994) Impact of water management on a Carabid community (*Insecta, Coleoptera*) in a Central European floodplain forest. *Quad. Staz. Ecol. Civ. Mus. St. nat. Ferrara.* 6: 293–313.
201. **Szyszko J.** (1983) State of Carabidae (Col.) fauna in fresh pine forest and tentative valorization of this environment. Agricultural University Press, Warsaw.
202. **Taylor P.D., Fahrig L., Henein K., Merriam G.** (1993) Connectivity is a vital element of landscape structure. *Oikos.* 68: 571-573.
203. **Ter Braak C.J.F., Prentice J.C.** (1988) A theory of gradient analysis. *Advances in ecological research.* 18: 271-317.
204. **Ter Braak C.J.F., Šmilauer P.** (2003) CANOCO reference manual and users guide to CANOCO for Windows, software for Canonical Community Ordination (version 4,52). Biometris-Plant Research International, Wageningen, The Netherland.

205. **Thiele H.U.** (1977) Carabid Beetles in their Environments. Springer, Berlin.
206. **Thoms M.** (2006) Variability in riverine ecosystems. *River research and applications*. 22: 115-121.
207. **Tietze F.** (1987) Changes in the structure of carabid beetles taxocenoses affected by intensified management and industrial air pollution. *Acta Phytopathol. Entomol. Hungarica*. 22: 305-319.
208. **Tockner K.; Malard F., Ward J.V.** (2000) An extension of the flood pulse concept. *Hydrological processes*. 14: 2861-2883.
209. **Tockner K., Stanford J.A.** (2002) Riverine flood plains: present state and future trends. *Environmental Conservation*. 29: 308-330.
210. **Toner M., Keddy P.** (1997) River hydrology and riparian wetlands: a predictive model for ecological assembly. *Ecol. Appl.* 71: 236–246.
211. **Walling D.E.** (1999) Linking land use, erosion and sediment yields in river basins. *Hydrobiologia*. 410: 223–240.
212. **Ward J.V.** (1989) The four-dimensional nature of lotic ecosystems. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 8: 2–8.
213. **Ward J.V., Stanford J.A.** (1995a) Ecological connectivity in alluvial river ecosystems and its disruption by flow regulation. *Regul. Rivers: Res. Mgmt.* 11: 105–120.
214. **Ward J.V., Stanford J.A.** (1995b) The serial discontinuity concept: extending the model to floodplain rivers. *Regul. Rivers: Res. Mgmt.* 10: 159–168.
215. **Ward J.V., Bretschko G., Brunke M., Danielopol D., Gibert J., Gonser T., Hildrew A.G.** (1998) The boundaries of river systems: the metazoan perspective. *Freshwater Biology*. 40: 531-570.

216. **Ward J.V., Tockner K.** (2001) Biodiversity: Towards a unifying theme for river ecology. *Freshwater Biology*. 46: 807-819.
217. **Ward J.A., Tockner K., Arscott D.B., Claret C.** (2002) Riverine landscape diversity. *Freshwater Biology*. 47: 517-539.
218. **Warszyńska J.** (1995) *Karpaty Polskie. Przyroda, człowiek i jego działalność.* Uniwersytet Jagielloński, Kraków.
219. **Werner S.M., Raffa K.F.** (2000) Effects of forest management practices on the diversity of ground-occurring beetles in mixed northern hardwood forests of the Great Lakes Region. *For.Ecol.Manag.* 139: 135-155.
220. **Wiens J.A.** (2002) Riverine landscapes: the king landscape ecology into the water. *Freshwater Biology*. 47: 501-515.
221. **Williams G.** (1978) Bankfull discharge for rivers. *Water Resources Research*, 4, Colorado. 1141-1153.
222. **Wissinger S.A.** (1999) Ecology of wetland invertebrates: synthesis and applications for conservation and management. In: *Invertebrates in Freshwater Wetlands of North America: Ecology and Management* (Eds D.P. Batzer, R.B. Rader i S.A. Wissinger), pp.1043-1086. John Wiley and Sons, New York.
223. **Wołoszyn J., Czamara, W.** (1994) *Regulacja rzek i potoków.* Wyd. AR we Wrocławiu.
224. **Woodyer K.D.** (1968) Bankfull frequency in rivers. *J. Hydrol.* 6: 114-142.
225. **Wyżga B., Zawiejska J.** (2005) Uwarunkowania depozycji grubego rumoszu drzewnego w szerokiej rzece górskiej na przykładzie Czarnego Dunajca. *Czasopismo Geograficzne*. 76: 133-163.

226. **Wyżga B.** (2007) Gruby rumosz drzewny: depozycja w rzece górskiej, postrzeżenie i wykorzystanie do rewitalizacji cieków górskich. Instytut Ochrony Przyrody PAN, Kraków.
227. **Wyżga B., Zawiejska J., Radecki-Pawlik A., Amirowicz A.** (2008) Ocena hydromorfologicznej jakości rzeki górskiej na przykładzie Czarnego Dunajca. Stan środowiska rzek południowej Polski i możliwości jego poprawy – wybrane aspekty red. Bartłomiej Wyżga, Instytut Ochrony Przyrody PAN.
228. **Van Looy K., Vanacker S., Jochems H., De Blust G., Dufrêne M.** (2005) Ground beetle habitat templates and riverbanks integrity. *River Res. Applic.* 21: 1133–1146.
229. **Von Manderbach R., Reich M.** (1995) Effects of dams and weirs on the ground beetle communities (Coleoptera, Carabidae) of braided sections of the Isar floodplain. *Archiv Für Hydrobiologie Supplement.* 101: 573–588.
230. **Zawiejska J., Krzemiń K.,** (2004) Human impact on the dynamics of the upper Dunajec River channel: a case study. *Geografický Časopis.* 56: 111-124.
231. **Zawiejska J., Wyżga B.,** (2008) Transformacja koryta Dunajca w XX wieku jako wynik ingerencji człowieka i zmian środowiskowych w zlewni. [w:] B. Wyżga (red.), Stan środowiska rzek południowej Polski i możliwości jego poprawy – wybrane aspekty. Instytut Ochrony Przyrody PAN, Kraków. 41-50.
232. **Zulka K.P.** (1994) Carabids in a Central European floodplain: species distribution and survival during inundation. In *Carabid Beetles: Ecology and Evolution* (eds K.Desender, M.Dufrêne, M.Loreau, M.L.Luff and J.P.Maelfait). Kluwer, Dordrecht, pp. 399-405.



## Aneks 1

Spis gatunków biegaczowatych (*Coleoptera; Carabidae*) w sytemie potoku Porębianka.

Gatunki:	Skrót	Wielkość ciała (mm)	Preferencje pokarmowe	Okres rozrodu	Siła dyspersji	Występowanie w Polsce	Gat. endemiczne	Gat. chronione	terasy				
									A	B	C	Σ	
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
1	<i>Abax ovalis</i> ( Duftschmid , 1812).	Ab_oval	14.3	D	S	B	17	0	0	8	10	50	68
2	<i>Abax parallelepipedus</i> ( Piller et Mitte., 1783).	Ab_prpi	18.6	D	S	B	17	0	0	4	106	360	470
3	<i>Abax parallelus</i> ( Duftschmid , 1812).	Ab_par	15.1	D	S	B	13	0	0	26	75	208	309
4	<i>Acupalpus maculatus</i> ( Schaum , 1860).	Ac_mac	4.4	R	S	M	18	0	0	1	0	0	1
5	<i>Agonum muelleri</i> ( Herbst , 1784).	Ag_mue	8.1	D	S	M	23	0	0	13	0	2	15
6	<i>Agonum sexpunctatum</i> ( Linné , 1758).	Ag_sexp	8.7	D	S	M	24	0	0	105	3	14	122
7	<i>Amara aenea</i> ( De Geer , 1774).	Am_ae	7.5	R	S	M	24	0	0	7	9	112	128
8	<i>Amara aulica</i> ( Panzer , 1796).	Am_aul	12.5	R	A	M	21	0	0	2	9	2	13
9	<i>Amara communis</i> ( Panzer , 1797).	Am_com	6.6	R	S	M	23	0	0	5	11	37	53
10	<i>Amara cursitans</i> C. Zimmermann , 1832.	Am_cur	7.7	R	S	M	5	0	0	0	0	1	1
11	<i>Amara curta</i> Dejean , 1828.	Am_cu	6.6	R	S	M	19	0	0	0	0	2	2
12	<i>Amara equestris</i> ( Duftschmid , 1812).	Am_eque	8.9	R	A	M	18	0	0	0	2	0	2
13	<i>Amara famelica</i> C. Zimmermann , 1832.	Am_fame	7.8	R	S	M	18	0	0	0	1	0	1
14	<i>Amara montivaga</i> Sturm , 1825.	Am_mont	8.2	R	S	M	16	0	0	7	9	14	30
15	<i>Amara ovata</i> ( Fabricius , 1792).	Am_ova	9	R	S	M	21	0	0	52	96	54	202
16	<i>Amara plebeja</i> ( Gyllenhal , 1810).	Am_pleb	6.8	R	S	M	21	0	0	0	2	0	2
17	<i>Amara praetermissa</i> ( C. R. Sahlberg , 1827).	Am_prae	6.8	R	A	M	11	0	0	0	3	2	5
18	<i>Amara schimperi</i> Wencker , 1866.	Am_schi	7.7	R	S	M	8	0	0	11	0	23	34
19	<i>Amara similata</i> ( Gyllenhal , 1810).	Am_simi	8.7	R	S	M	23	0	0	30	0	0	30
20	<i>Amara spreta</i> Dejean , 1831.	Am_spr	7.8	R	S	M	22	0	0	45	1	3	49
21	<i>Anchomenus dorsalis</i> ( Pontoppidan , 1763).	Anch_dors	6.8	D	S	M	21	0	0	1	0	0	1
22	<i>Anisodactylus binotatus</i> ( Fabricius , 1787).	Anis_bin	11.1	R	S	M	24	0	0	47	2	0	49
23	<i>Asaphidion flavipes</i> ( Linné , 1761).	As_flav	4.4	D	S	M	20	0	0	29	0	1	30
24	<i>Badister bullatus</i> ( Schrank , 1798).	Bad_bul	5.4	D	S	M	20	0	0	1	0	2	3
25	<i>Bembidion ascendens</i> ( K. Daniel , 1902).	Ocy_asc	7.1	D	S	M	9	0	0	12	1	0	13
26	<i>Bembidion lampros</i> ( Herbst , 1784).	Me_lam	3.6	D	S	H	22	0	0	1	0	13	14

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
27	<i>Bembidion obtusum</i> Audinet-Serville, 1821.	Phy_obt	3.1	D	S	H	9	0	0	1	0	0	1
28	<i>Bembidion properans</i> ( Stephens, 1828).	Me_prop	4	D	S	H	20	0	0	3	2	1	6
29	<i>Bembidion punctulatum</i> Drapiez, 1821.	Pri_punc	5	D	S	M	16	0	0	1	0	1	2
30	<i>Bembidion ruficorne</i> ( Sturm, 1825).	Sin_rufic	6.7	D	S	M	8	0	0	12	0	0	12
31	<i>Bembidion testaceum</i> ( Duftschmid, 1812).	Ocy_test	5	D	S	M	12	0	0	30	0	1	31
32	<i>Bembidion tetracolum</i> Say, 1823.	Ocy_tetr	5.4	D	S	H	21	0	0	12	1	0	13
33	<i>Bembidion tibiale</i> ( Duftschmid, 1812).	Ocy_tib	6	D	S	M	14	0	0	5	0	0	5
34	<i>Bembidion varicolor</i> ( Fabricius, 1803).	Ocy_var	5.3	D	S	M	11	0	0	27	0	0	27
35	<i>Calathus erratus</i> ( C. R. Sahlberg, 1827).	Cal_erra	9.7	D	A	B	21	0	0	5	41	67	113
36	<i>Carabus arcensis</i> Herbst, 1784.	Car_arc	18	D	S	B	22	0	1	0	2	0	2
37	<i>Carabus cancellatus</i> Illiger, 1798.	Car_canc	23.5	D	S	B	23	0	1	7	5	8	20
38	<i>Carabus convexus</i> Fabricius, 1775.	Car_conv	17	D	S	B	23	0	1	36	68	92	196
39	<i>Carabus coriaceus</i> Linné, 1758.	Car_cori	36.5	D	A	B	24	0	1	4	11	37	52
40	<i>Carabus glabratus</i> Paykull, 1790.	Car_glab	28	D	A	B	23	0	1	1	0	0	1
41	<i>Carabus granulatus</i> Linné, 1758.	Car_gran	19.5	D	S	H	23	0	1	58	95	34	187
42	<i>Carabus linnei</i> Panzer, 1810.	Car_lin	18.5	D	S	B	15	0	1	3	3	16	22
43	<i>Carabus ulrichii</i> Germar, 1824.	Car_ulri	27.5	D	A	B	16	0	1	2	4	43	49
44	<i>Carabus violaceus</i> Linné, 1787.	Car_viol	28.5	D	A	B	24	0	1	12	37	99	148
45	<i>Chlaenius nitidulus</i> ( Schrank, 1781).	Chla_niti	11.5	D	S	M	18	0	0	138	2	1	141
46	<i>Chlaenius tibialis</i> Dejean, 1826.	Chla_tib	11.1	D	S	M	15	0	0	18	2	0	20
47	<i>Clivina collaris</i> ( Herbst, 1784).	Cli_col	5.4	D	S	M	17	0	0	8	0	0	8
48	<i>Elaphrus aureus</i> P. W. J. Müller, 1821.	Ela_aur	6.7	D	S	M	20	0	0	1	0	0	1
49	<i>Elaphrus riparius</i> ( Linné, 1821).	Ela_ripa	7	D	S	M	20	0	0	49	0	0	49
50	<i>Harpalus affinis</i> ( Schrank, 1781).	Har_affi	10.2	R	S	M	23	0	0	6	2	20	28
51	<i>Harpalus latus</i> ( Linné, 1758).	Har_lat	9.3	R	S	M	24	0	0	8	0	0	8
52	<i>Harpalus luteicornis</i> ( Duftschmid, 1812).	Har_lute	7.5	R	S	M	15	0	0	3	3	10	16
53	<i>Laemostenus terricola</i> ( Herbst, 1784).	Lae_terri	15.1	D	A	H	17	0	0	4	0	0	4
54	<i>Limodromus assimilis</i> ( Paykull, 1790).	Platyn_ass	11	D	S	M	5	0	0	100	27	61	188
55	<i>Loricera pilicornis</i> ( Fabricius, 1775).	Lor_pili	7.4	D	S	M	20	0	0	12	0	0	12
56	<i>Molops piceus</i> ( Panzer, 1793).	Mol_pice	12	D	S	B	17	0	0	3	4	13	20
57	<i>Nebria brevicollis</i> ( Fabricius, 1792).	Ne_bre	11.5	D	A	M	17	0	0	6	0	19	25
58	<i>Nebria rufescens</i> ( Strom, 1768).	Ne_rufe	10.2	D	S	M	11	0	0	3	0	0	3
59	<i>Notiophilus palustris</i> ( Duftschmid, 1812).	Not_pal	5.2	D	S	H	20	0	0	1	1	4	6
60	<i>Oodes helopioides</i> ( Fabricius, 1792).	Oo_hel	8.7	D	S	M	18	0	0	8	0	5	13
61	<i>Ophonus cordatus</i> ( Duftschmid, 1812).	Op_cor	8.5	R	A	M	3	0	0	5	2	8	15

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
62	<i>Oxypselaphus obscurus</i> ( Herbst , 1784).	Ox_obsc	5.5	D	S	H	17	0	0	4	0	0	4
63	<i>Panagaeus cruxmajor</i> ( Linné , 1758).	Pan_crux	8.1	D	S	M	16	0	0	3	0	0	3
64	<i>Patrobis assimilis</i> Chaudoir , 1844.	Patr_assi	7.8	D	S	B	5	0	0	8	0	0	8
65	<i>Poecilus cupreus</i> ( Linné , 1758).	Poe_cup	12.1	D	S	M	23	0	0	75	4	8	87
66	<i>Poecilus lepidus</i> ( Leske , 1785).	Poe_lepi	12.9	D	A	H	24	0	0	77	20	1	98
67	<i>Poecilus versicolor</i> ( Sturm , 1824).	Poe_vers	10.7	D	S	M	22	0	0	391	248	599	1238
68	<i>Pterostichus burmeisteri</i> Heer , 1838.	Pte_burm	13.5	D	A	B	11	0	0	1	1	5	7
69	<i>Pterostichus foveolatus</i> ( Duftschmid , 1812).	Pte_fove	13.3	D	A	B	6	1	0	0	2	0	2
70	<i>Pterostichus melanarius</i> ( Illiger , 1798).	Pte_melan	15.7	D	A	H	24	0	0	146	60	491	697
71	<i>Pterostichus niger</i> ( Schaller , 1783).	Pte_nig	18.5	D	A	M	24	0	0	45	39	340	424
72	<i>Pterostichus nigrita</i> ( Paykull , 1790).	Pte_nigr	11	D	S	M	24	0	0	9	1	5	15
73	<i>Pterostichus oblongopunctatus</i> ( Fabricius , 1787).	Pte_oblo	11.4	D	S	M	24	0	0	50	61	104	215
74	<i>Pterostichus strenuus</i> ( Panzer , 1796).	Pte_stre	6.1	D	S	H	22	0	0	4	0	7	11
75	<i>Pterostichus unctulatus</i> ( Duftschmid , 1812).	Pte_unct	6.9	D	A	B	8	1	0	1	0	0	1
76	<i>Stenolophus teutonius</i> ( Schrank , 1781).	Sten_teu	6.6	D	S	M	16	0	0	4	0	0	4
77	<i>Pterostichus melanarius</i> ( Illiger , 1798)	Pte_mel	15.7	D	S	B	23	0	0	1	17	34	52
78	<i>Trichotichnus laevicollis</i> ( Duftschmid , 1812).	Trich_laev	7.6	R	S	H	15	0	0	1	5	17	23
Suma:										1818	1093	3017	7285

## Aneks 2

### Spis gatunków biegaczowatych (*Coleoptera; Carabidae*) w sytemie rzek górskich Kotliny Nowotarskiej.

Gatunki	Skrót	Wielkość ciała (mm)	Preferencje pokarmowe	Okres rozrodu	Sila dyspersji	Występowanie w Polsce	Gat. endemiczne	Gat. chronione	Białka			Biały Dunajec			Czarny Dunajec			Σ	
									A	B	C	A	B	C	A	B	C		
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
1	<i>Abax ovalis</i> (Duftschmid, 1812)	Ab_oval	14	D	S	B	17	0	0	0	2	0	0	0	11	0	0	0	13
2	<i>Abax parallelus</i> (Duftschmid, 1812)	Ab_par	15	D	S	B	13	0	0	0	0	0	6	13	52	0	0	0	71
3	<i>Abax parallelepipedus</i> (Piller et Mitte., 1783).	Ab_prpi	19	D	S	B	17	0	0	2	2	1	3	9	44	0	0	2	63
4	<i>Abax schueppeli</i> (Germar, 1839)	Ab_schu	23	D	S	B	5	0	0	0	2	1	0	2	31	0	2	8	46
5	<i>Acupalpus maculatus</i> (Linné, 1761)	Ac_mac	4.4	R	S	M	18	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1
6	<i>Agonum gracile</i> (Sturm, 1824)	Ag_grac	6.4	D	S	M	20	0	0	0	0	0	0	0	0	3	4	0	7
7	<i>Agonum muelleri</i> (Hebrst, 1784)	Ag_mue	8.1	D	S	M	23	0	0	1	0	0	15	1	0	7	27	0	51
8	<i>Agonum sexpunctatum</i> (Linné, 1758)	Ag_sexp	8.7	D	S	M	24	0	0	0	0	0	0	0	0	3	2	0	5
9	<i>Amara aenea</i> (De Geer, 1774)	Am_ae	7.5	R	S	M	24	0	0	0	0	0	8	16	2	7	0	1	34
10	<i>Amara aulica</i> (Panzer, 1796)	Am_aul	13	R	A	M	21	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	2
11	<i>Amara communis</i> (Panzer, 1797)	Am_com	6.6	R	S	M	23	0	0	0	2	0	3	9	6	3	3	3	29
12	<i>Amara curta</i> Dejean, 1828	Am_cu	6.6	R	S	M	19	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	2
13	<i>Amara famelica</i> Zimmermann, 1832	Am_fam	7.8	R	S	M	18	0	0	0	0	0	1	0	3	0	0	0	4
14	<i>Amara lunicollis</i> Schiodte 1837	Am_lun	7.7	R	S	M	20	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
15	<i>Amara montivaga</i> Sturm, 1825	Am_mont	8.2	R	S	M	16	0	0	0	0	0	5	3	1	1	3	2	15
16	<i>Amara nitida</i> Sturm, 1825	Am_nit	7.4	R	S	M	15	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
17	<i>Amara ovata</i> (Fabricius, 1792)	Am_ova	9	R	S	M	21	0	0	0	0	0	21	7	5	7	0	0	40
18	<i>Amara praetermissa</i> (C. R. Sahlberg, 1827)	Am_pra	6.8	R	A	M	11	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
19	<i>Amara similata</i> (Gyllenhal, 1810)	Am_sim	8.7	R	S	M	23	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
20	<i>Amara spreta</i> Dejean, 1831	Am_spr	7.8	R	S	M	22	0	0	0	7	1	16	14	14	61	5	1	119
21	<i>Anisodactylus binotatus</i> (Fabricius, 1787)	Anis_bin	11	R	S	M	24	0	0	0	0	0	26	22	2	6	12	3	71
22	<i>Asaphidion flavipes</i> (Linné, 1761)	As fla	4.4	D	S	M	20	0	0	3	4	11	0	2	8	7	35	6	76
23	<i>Badister bullatus</i> (Schränk, 1798)	Bad_bul	5.4	D	S	M	20	0	0	1	0	1	0	1	3	0	7	2	15
24	<i>Bembidion ascendens</i> (Duftschmid, 1812)	Ocy_fas	7.1	D	S	M	6	0	0	0	0	0	0	0	0	14	0	0	14
25	<i>Bembidion fulvipes</i> (Sturm, 1827)	Ocy_ful	7.3	D	S	M	1	0	0	2	0	0	2	3	0	2	1	0	10
26	<i>Bembidion geniculatum</i> (Heer, 1837)	Ocy_gen	5.1	D	S	M	10	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
27	<i>Bembidion guttula</i> (Fabricius, 1792)	Phil_gut	3.2	D	S	M	16	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
28	<i>Bembidion lampros</i> (Herbst, 1784)	Met_lam	3.6	D	S	H	22	0	0	1	0	1	11	11	0	12	10	0	46
29	<i>Bembidion properans</i> (Stephens, 1828)	Met_pro	4	D	S	H	20	0	0	0	1	0	9	3	2	0	0	1	16
30	<i>Bembidion punctulatum</i> Drapiez, 1821	Pri_pun	5	D	S	M	16	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	2
31	<i>Bembidion striatum</i> (Fabricius, 1792)	Odo_str	5.6	D	S	M	15	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
32	<i>Bembidion tetracolum</i> Say, 1823	Ocy_tet	5.4	D	S	H	21	0	0	7	3	0	43	4	0	44	10	0	111
33	<i>Bembidion varicolor</i> (Fabricius, 1803)	Ocy_var	5.3	D	S	M	11	0	0	4	0	0	0	0	0	4	1	2	11
34	<i>Calathus erratus</i> (C. R. Sahlberg, 1827)	Cal_err	9.7	D	A	B	21	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
35	<i>Calathus micropterus</i> (Duftschmid, 1812)	Cal_mic	7.9	D	A	B	21	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	1	4
36	<i>Calathus erratus</i> (C. R. Sahlberg, 1827).	Car_cor	36	D	A	B	24	0	1	0	0	0	0	2	0	1	0	0	3
37	<i>Carabus arcensis</i> Herbst, 1784.	Car_arc	18	D	S	B	23	0	1	3	3	1	72	84	9	10	23	14	219
38	<i>Carabus cancellatus</i> Illiger, 1798.	Car_can	24	D	S	B	23	0	1	0	0	1	0	0	0	2	0	0	3
39	<i>Carabus convexus</i> Fabricius, 1775	Car_con	17	D	S	B	23	0	1	13	15	1	0	1	0	2	0	1	33
40	<i>Carabus coriaceus</i> Linné, 1758.	Car_cor	36	D	A	B	24	0	1	0	2	9	0	0	0	0	0	0	11
41	<i>Carabus glabratus</i> Paykull, 1790.	Car_gla	28	D	A	B	23	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	2
42	<i>Carabus granulatus</i> Linné, 1758.	Car_gra	19	D	S	B	23	0	1	0	0	60	0	0	8	2	4	21	95
43	<i>Carabus linnei</i> Panzer, 1810.	Car_lin	18	D	A	B	15	0	1	2	16	22	1	26	13	5	37	29	151
44	<i>Chlaenius nitidulus</i> (Schränk, 1781)	Chla_nit	12	D	S	M	18	0	0	0	0	0	4	1	0	8	0	0	13
45	<i>Chlaenius tibialis</i> Dejean, 1826.	Chla_tib	11	D	S	M	15	0	0	0	1	0	76	83	1	50	42	0	253
46	<i>Cicindela hybrida</i> Linné, 1758	Cic_hyb	14	D	S	M	24	0	0	91	7	0	0	0	0	73	0	0	171
47	<i>Clivina collaris</i> (Herbst, 1784)	Cli_col	5.4	D	S	M	17	0	0	0	0	1	5	2	0	7	10	0	25
48	<i>Clivina fossor</i> (Linné, 1758)	Cli_fos	6.2	D	S	H	21	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
49	<i>Cychrus caraboides</i> (Linné, 1758)	Cych_car	16	D	A	B	22	0	0	0	1	0	0	0	4	0	0	3	8
50	<i>Elaphrus aureus</i> P.W.J. Müller, 1821	Ela_aur	7	D	S	M	20	0	0	0	0	3	0	0	0	30	14	1	48
51	<i>Elaphrus cupreus</i> (Linné, 1758)	Ela_cup	6.7	D	S	M	18	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	3
52	<i>Harpalus affinis</i> (Schränk, 1781)	Har_affi	10	R	S	M	23	0	0	0	0	0	10	2	1	0	0	0	13
53	<i>Harpalus atratus</i> Latreille, 1804	Har_atra	12	R	S	H	9	0	0	0	1	2	0	0	6	0	1	4	14
54	<i>Harpalus latus</i> (Linné, 1758)	Har_lat	9.3	R	S	M	24	0	0	0	2	0	1	3	0	0	2	3	11
55	<i>Harpalus luteicornis</i> (Duftschmid, 1812)	Har_lute	7.5	R	S	M	15	0	0	0	1	0	2	0	4	2	3	6	18
56	<i>Harpalus tardus</i> (Panzer, 1796)	Har_tar	9.4	R	S	M	20	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
57	<i>Harpalus rufipes</i> (De Geer, 1774)	Har_rufi	14	R	S	M	21	0	0	0	0	0	1	5	3	0	0	2	11
58	<i>Laemostenus terricola</i> (Herbst, 1784)	Lae_terri	15	D	A	H	17	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
59	<i>Leistus piceus</i> Frölich, 1799	Lei_pic	8.3	D	S	B	13	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	5	6
60	<i>Leistus rufomarginatus</i> (Duftschmid, 1812)	Lei_rufo	8.9	D	S	B	8	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
61	<i>Loricera pilicornis</i> ( Fabricius, 1775)	Lor_pili	7.4	D	S	M	20	0	0	1	0	0	7	1	1	2	7	4	23
62	<i>Molops piceus</i> ( Panzer, 1793)	Mol_pice	12	D	S	B	17	0	0	0	0	0	0	0	10	0	1	15	26
63	<i>Nebria brevicollis</i> ( Fabricius, 1792)	Neb_bre	12	D	A	M	17	0	0	2	0	0	10	12	9	20	7	11	71
64	<i>Nebria picicornis</i> ( Fabricius, 1801)	Neb_pici	14	D	A	M	8	0	0	0	0	0	0	0	0	3	1	0	4
65	<i>Nebria rufescens</i> ( Strom, 1768)	Neb_rufe	10	D	S	M	11	0	0	0	1	0	2	0	1	28	12	0	44
66	<i>Notiophilus biguttatus</i> ( Fabricius, 1779)	Not_big	5	D	A	H	22	0	0	0	0	0	0	2	2	0	0	0	4
67	<i>Notiophilus palustris</i> ( Duftschmid, 1812)	Not_pal	5.2	D	S	H	20	0	0	1	0	0	4	1	3	0	1	1	11
68	<i>Oodes helopioides</i> ( Fabricius, 1792)	Oo_hel	8.7	D	S	M	18	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
69	<i>Panagaeus cruxmajor</i> ( Linné, 1758)	Pan_crux	8.1	D	S	M	16	0	0	0	0	0	7	1	0	0	0	0	8
70	<i>Patrobus atrorufus</i> ( Strom, 1768)	Patr_atror	8.5	D	A	B	22	0	0	0	0	0	2	5	1	2	0	1	11
71	<i>Platynus assimilis</i> ( Paykull, 1790)	Pla_ass	11	D	S	M	5	0	0	2	9	12	7	6	28	27	85	19	195
72	<i>Poecilus cupreus</i> ( Linné, 1758)	Poe_cup	12	D	S	M	23	0	0	1	0	0	0	11	2	2	1	0	17
73	<i>Poecilus versicolor</i> ( Sturm, 1824)	Poe_vers	11	D	S	M	22	0	0	3	1	0	20	91	9	8	21	24	177
74	<i>Pterostichus aethiops</i> Panzer, 1796	Pt_aet	13	D	S	B	19	0	0	2	1	11	0	0	6	0	0	0	20
75	<i>Pterostichus anthracinus</i> (Illiger,1798)	Pter_anth	11	D	S	H	22	0	0	0	0	0	11	2	0	0	0	0	13
76	<i>Pterostichus burmeisteri</i> Heer,1838	Pte_burm	14	D	A	B	11	0	0	0	0	0	0	0	2	1	0	4	7
77	<i>Pterostichus foveolatus</i> ( Duftschmid, 1812)	Pte_fove	13	D	A	B	6	1	0	0	2	4	0	0	25	1	3	24	59
78	<i>Pterostichus melanarius</i> (Illiger, 1798)	Pte_mel	16	D	S	H	24	0	0	1	17	34	2	17	19	3	23	43	159
79	<i>Pterostichus niger</i> ( Schaller, 1783)	Pte_nig	19	D	A	M	24	0	0	0	1	7	7	2	6	7	34	13	77
80	<i>Pterostichus nigrata</i> ( Paykull, 1790)	Pte_nigr	11	D	S	M	24	0	0	1	0	0	19	18	4	7	5	0	54
81	<i>Pterostichus oblongopunctatus</i> ( Fabricius, 1787)	Pte_oblo	11	D	S	M	24	0	0	2	7	14	0	2	5	0	3	5	38
82	<i>Pterostichus pilosus</i> (Host, 1789)	Pte_pil	16	D	A	B	7	1	0	0	0	0	1	5	25	0	1	0	32
83	<i>Pterostichus rhaeticus</i> Heer, 1837	Pte_rhae	9.6	D	S	H	24	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
84	<i>Pterostichus strenuus</i> ( Panzer, 1796)	Pte_stre	6.1	D	S	H	22	0	0	0	0	1	7	4	3	0	4	2	21
85	<i>Pterostichus unctulatus</i> ( Duftschmid, 1812)	Pte_unct	6.9	D	A	B	8	1	0	2	4	2	0	0	1	0	0	1	10
86	<i>Pterostichus vernalis</i> ( Panzer, 1796)	Pte_ver	6.7	D	S	M	21	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
87	<i>Sericoda quadripunctata</i> ( De Geer, 1774)	Ser_quad	5.3	D	S	M	14	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
88	<i>Trechoblemus micros</i> ( Herbst, 1784)	Tre_mic	4.2	D	S	M	16	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
89	<i>Trechus latus</i> Putzeys, 1847	Tre_latu	4.5	D	A	B	7	1	0	1	0	0	1	1	1	0	5	3	12
90	<i>Trechus striatulus</i> Putzeys, 1847	Tre_stri	3.5	D	A	B	6	1	0	0	1	0	0	0	1	1	2	3	8
91	<i>Epaphius secalis</i> (Paykull, 1790)	Tre_sec	3.9	D	A	B	22	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	4
92	<i>Trichotichnus laevicollis</i> ( Duftschmid,1812)	Trich_lae	7.6	R	S	H	15	0	0	1	4	4	1	4	2	2	4	3	25
Suma:										150	105	176	454	501	383	488	460	260	3136