

*Tomasz Skalski, Renata Kędzior, Artur Radecki-Pawlik*

**CZYNNIKI KSZTAŁTUJĄCE STRUKTURĘ  
ZGRUPOWAŃ BIEGACZOWATYCH  
(*COLEOPTERA: CARABIDAE*)  
NA TERENACH ZALEWOWYCH RZEK GÓRSKICH**

---

***CHANGES OF GROUND BEETLE ASSEMBLAGES  
STRUCTURE ON MOUNTAIN STREAM ALLUVIAL AREAS***

**Streszczenie**

Testowano zmiany struktury biegaczowatych w zależności od przepływu brzegowego w potokach górskich. Badania prowadzono w jednym z potoków Karpat Polskich w rejonie Gorców: potoku Ochotnica. Jako indeks określający wartości przepływu brzegowego zastosowano wielkość ciała występujących w przekroju koryta bezkręgowców lądowych, odzwierciedlających przystosowanie do zmiennych warunków przepływu. Analiza redundancji wskazuje na ścisłą zależność pomiędzy biomasą zgrupowań biegaczowatych a frekwencją zmian poziomu wody w potoku. Rozkład średnich liczebności biegaczowatych w klasach wielkości dla zgrupowań wyższych teras jest zgodny z rozkładem normalnym, podczas gdy na pierwszej terasie zalewowej liczebność maleje liniowo wraz ze wzrostem wielkości ciała owada. Parametr ten może być używany jako dobry wskaźnik przepływu brzegowego potoków górskich. W dyskusji przedstawiono rolę naturalnych procesów fluwialnych dla zachowania zagrożonych zespołów bezkręgowców nadrzecznych.

**Słowa kluczowe:** przepływ brzegowy, terasy, potok górski, biegaczowate, bioma-  
sa, Polskie Karpaty

***Summary***

*Changes in ground beetles assemblage structure in relation to bankfull discharge in mountain stream have been tested. The research was performed in one of the Polish Carpathian streams in the Gorce Mountains region: the Ochotnica Stream. As the index of determination of bankfull volume the size of terrestrial*

*invertebrates (carabids) was advocated which were present in the investigated research cross-section and were resistant to specific water discharge conditions. Redundancy analysis showed that only variation of community biomass depended on frequency of changing water discharge. Distribution of mean abundance in body length classes is unimodal for upper benches meanwhile on the lowest bench abundance decreased linearly. This parameter can be used in practice as a good indicator of bankfull discharge on mountain streams. The need of fluvial processes in conservation approach for riverine communities is discussed.*

**Key words:** bankfull discharge, bench, mountainous stream, ground beetles, biomass, Polish Carpathian Mountains

## WSTĘP

Doliny rzeczne charakteryzuje duża dynamika procesów geomorfologicznych, a w konsekwencji znaczne zróżnicowanie środowiskowe ekosystemów. Występowanie obszarów zalewowych, fluktuacja przepływu brzegowego rzeki, a także mozaika sukcesyjna różnych stadiów rozwojowych wpływają na powstawanie unikalnych ekosystemów o olbrzymiej bioróżnorodności [Junk 2000; Tockner i in. 2000, Ward i in. 1999]. Silna urbanizacja i zmiany linii brzegowej związanej z regulacją rzek powodują, że ekosystemy te należą do grupy najbardziej przekształconych i zagrożonych [Andersen, Hanssen 2005; Sadler i in. 2004]. Środowiska nadrzeczne zasiedlane są głównie przez specjalistów środowiskowych przystosowanych do silnie zmieniających się warunków siedliskowych [Van Looy i in. 2005]. Zwierzęta tam występujące cechuje duża tolerancja na zatapianie [Andersen 1968], duża siła dyspersji [Aukema 1995; Bonn 2000], etologiczna i fenologiczna plastyczność [Adis 1997; Andersen 2006], a zasoby pokarmowe często czerpią ze środowiska wodnego [Paetzold i in. 2005, 2006]. Brak jest jednak jednoznacznej odpowiedzi w jaki sposób środowisko naturalne wpływa na kształtowanie zgrupowań organizmów nadbrzeżnych w skali lokalnej. Poznanie tych mechanizmów przyczyni się do opracowania odpowiedniej strategii ochrony i zarządzania środowiskami nadbrzeżnymi [Sadler i in. 2004]. Określenie grup wskaźnikowych zwierząt zasiedlających ekosystemy przybrzeżne może być również wykorzystane przez hydrologów do określania parametrów przepływu brzegowego na podstawie indeksów biotycznych [Woodyer 1968; Radecki-Pawlik, Skalski w druku]. Powszechnie uważa się, że zaburzenia obniżają różnorodność organizmów w skali lokalnej [Rosenzweig 1995]. Ribeiro i in. [2001], powodują jednak powstanie zróżnicowania funkcjonalnego i morfologicznego, związanego z budżetem energetycznym poszczególnych gatunków. Według naszych przewidywań zaburzenia spowodowane okresowymi zalewami brzegów rzek górskich mogą przyczyniać się do znacznych zmian dostępu do środowiska, co w konsekwencji spowoduje obniżenie tempa asymilacji i wykorzystania zasobów energetycznych. W takich warunkach preferowane będą głównie gatunki o niewielkich rozmiarach ciała i niewielkiej biomasie. Czynnikiem zaburzającym będzie więc spełniał decydującą rolę selekcyjną,

pozwalającą na utrzymanie wielogatunkowych zgrupowań, w których występują często gatunki zagrożone i rzadkie [Andersen, Hansen 2005].

## MATERIAŁ I METODY

Badania ilościowe chrząszczy, z zastosowaniem pułapek Barbera prowadzono w otulinie Gorczańskiego Parku Narodowego w dolinie rzeki Ochotnica w ciągu całego sezonu wegetacyjnego 2003 roku (N49°31'114', E020°17'056').

Na powierzchni badawczej założono 12 rzędów pułapek ziemnych ułożonych w linii, biegnących wzdłuż biegu rzeki górskiej. Każdy rząd zawierał 10 pułapek ziemnych ułożonych w odstępach pięciometrowych. Poszczególne rzędy pułapek (numery od 1 do 12) zlokalizowane były na powierzchniach różniących się właściwościami fizycznymi, związanymi z wartościami przepływu brzegowego i frekwencji zalewów (tab. 1). Wartości przepływu wyznaczono na podstawie analizy parametrów abiotycznych, głównie związanych z morfologią przekroju poprzecznego cieku oraz z prawdopodobieństwem pojawienia się przepływu. Do obliczenia poziomu wody brzegowej skorzystano z metody Woloszyna i Wodyera. Szczegółowy opis metod służących do obliczenia wielkości przepływu zamieszczono w pracy Radeckiego-Pawlika [2002].

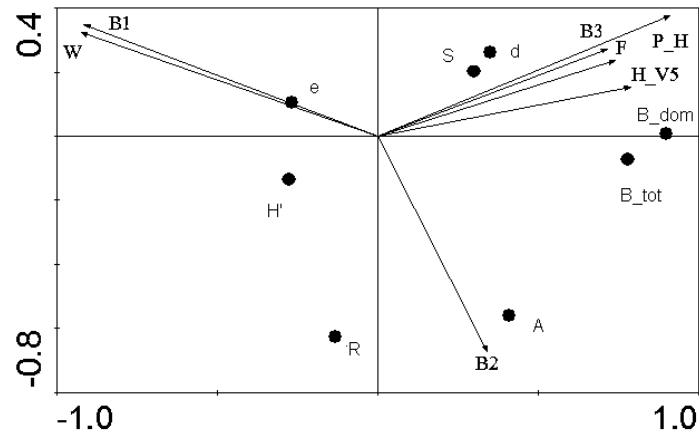
**Tabela 1.** Parametry środowiskowe charakteryzujące poszczególne stanowiska  
**Table 1.** Environmental factors characterizing particular locality.

Stanowisko	Wysokość od poziomu V5 [m]	Wskaźnik Woloszyna	Terasa 1	Terasa 2	Terasa 3	Frekwencja zalewów [lata]	Średnia wysokość roślin [m]
locality	height of V5 level [m]	Woloszyn index	bench1	bench2	bench3	frequency of flood [years]	mean plant height [m]
1	97.6	34.5	0	1	0	100	4
2	97.55	34.5	0	1	0	50	4
3	97.5	34.5	0	1	0	10	2.5
4	97.17	265	1	0	0	4	0.3
5	97	265	1	0	0	1	0.1
6	95.85	265	1	0	0	1	0.1
7	96.8	265	1	0	0	1	0.3
8	97	265	1	0	0	1	0.6
9	97.1	265	1	0	0	2	0.5
10	97.75	19.7	0	0	1	1000	0.2
11	97.9	19.7	0	0	1	1000	10
12	98.2	19.7	0	0	1	1000	10

Pierwszą terasę zalewową (stanowiska 4–9) stanowiły łachy korytowe zbudowane ze żwirów grubo- i drobnoziarnistych. Jest to środowisko leżące najbliżej brzegu rzeki i w związku z tym jest bardzo często zalewana podczas okresów wezbrań rzeki. Drugą terasę zalewową stanowią gęsto porośnięte zarosła wierzbowe (stanowiska 1–3), rzadziej zalewane podczas wahań poziomu wody w rzece. Natomiast terasa trzecia (stanowiska 10–12) to łąka i las świerkowy, gdzie roślinność jest liczna i dobrze rozwinięta, a zagrożenie wezbraniem najmniejsze. Cechy charakterystyczne zgrupowań biegaczowatych, które brano pod uwagę to: liczebność (liczba osobników na stanowisku w danej próbie) ( $n$ ), transformowanych w analizach wieloczynnikowych jako  $\log(n+1)$ ; bogactwo gatunkowe ( $R$ ) (liczba gatunków zebranych w poszczególnych próbach na danym stanowisku); różnorodność gatunkowa (wskaźnik Shannona-Wienera ( $H$ ), Simpsona ( $S$ ), dominacji Bergera-Parkera ( $d$ ), współczynnik równomierności ( $e$ ) [Magurran 1988]; wskaźnik biomasy ( $B$ ) [Jarošik 1989, zmodyfikowany]  $B = \sum n_i (0,03069 a_i^{2,63885})$ , gdzie:  $n_i$ - liczebność  $i$ -tego gatunku,  $a_i$  – średnia długość chrząszcza charakterystyczna dla gatunku i na podstawie klucza Hurki [1996]. Wpływ parametrów środowiskowych na populacje występujących w całym systemie gatunków oraz parametry struktury zgrupowań testowano przy użyciu analizy redundancji [teer Braak, Prentice 1988]. Aby wyodrębnić te czynniki, które w największym stopniu opisują zmienne zależne, zastosowano metodę selekcji postępującej.

## WYNIKI BADAŃ

W trakcie badań zebrano i oznaczono w sumie 5394 chrząszczy należących do 80 gatunków z rodziny *Carabidae*. Materiały dowodowe oraz lista gatunków zdeponowane są w Zakładzie Entomologii Uniwersytetu Jagiellońskiego. Rozmieszczenie parametrów zgrupowań biegaczowatych w gradiencie zmiennych środowiskowych analizowano na podstawie analizy redundancji. Wyniki tych analiz pokazano w diagramie na rycinie 1. Selekcja postępująca analizy redundancji (tab. 2) wskazuje, że parametr przepływu brzegowego (wskaźnik Wołoszyna) oraz wysokość roślin jako jedyne w istotny sposób opisują zróżnicowanie parametrów zgrupowań biegaczowatych. Procent wariacji jaki związany jest z tymi parametrami wynosi aż 99,7%. Wzdłuż pierwszej osi analizy redundancji, z którą związany jest wskaźnik przepływu Wołoszyna ( $R = 0,92$ ), grupuje się rozkład biomasy zgrupowania oraz rozkład biomasy gatunku dominującego.

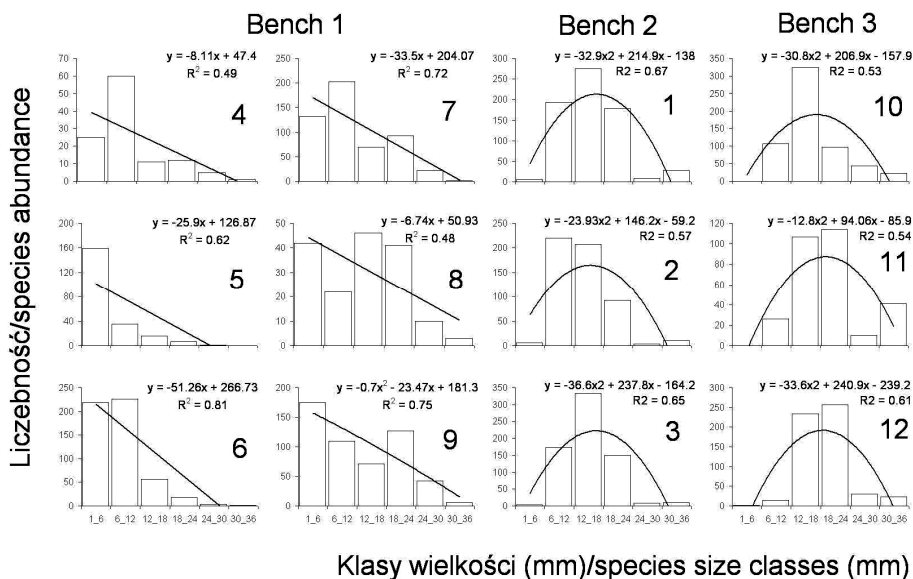


**Rysunek 1.** Diagram rozkładu parametrów zgrupowań biegaczowatych (H – indeks Shannona-Wienera; S – indeks Simpsona; d – indeks dominacji Bergera-Parkera; e – równomierność; A – ogólna liczebność zgrupowania; R – ogólna liczba gatunków na stanowisku; B\_dom – ogólna biomasa gatunku dominującego; B\_tot – biomasa zgrupowania) w gradiencie zmiennych środowiskowych (H\_V5 – wysokość od poziomu V5, W – wskaźnik Wołoszyna, B1 – terasa 1, B2 – terasa 2, B3 – terasa 3, F – frekwencja zalewów, P\_H – średnia wysokość roślin) na podstawie analizy redundancji

**Figure 1.** Biplot based on redundancy analysis of ground beetles assemblage parameters (H – Shannon-Wiener index of diversity; S – Simpson index of diversity; d – Berger-Parker dominance index; e – evenness; A – total abundance of each assemblage; R – number of species on each site; B\_dom – total biomass of dominant species; B\_tot – total biomass of whole assemblage) with respect to environmental variables (H\_V5 – height of V5 level, W – Woloszyn index, B1 – bench1, B2 – bench2, B3 – bench3, F – frequency of flood, P\_H – mean plant height)

Zależność między tymi grupami zmiennych jest odwrotnie proporcjonalna. Wskaźniki różnorodności gatunkowej nie tworzą jednej grupy ordynacyjnej. Wskaźnik Shannona (H') oraz równomierności związane są przede wszystkim z dużą wartością przepływu brzegowego, podczas gdy wskaźnik różnorodności Simpsona (S) oraz Bergera-Parkera (d), których wartości zależą od proporcji gatunków dominujących, korelują z frekwencją zalewów (F). Największe bogactwo gatunkowe oraz liczebność związana jest z drugą terasą zalewową czyli czynnikiem najbardziej korelującym z drugą osią ordynacyjną analizy ( $r = 0,67$ ). Efekt związany z zaburzeniami w środowisku zauważalny jest także w przypadku rozkładów liczebności w przedziałach wielkości ciała (rys. 2). Na terasie zalewowej pierwszej widocznie przeważają gatunki najmniejsze, podczas gdy na terasach 2 i 3 dominuje rozkład normalny typowy dla większości zespołów.

Parametr ten może mieć duże znaczenie indykacyjne dla określania frekwencji zalewów rzek na podstawie indeksu biotycznego.



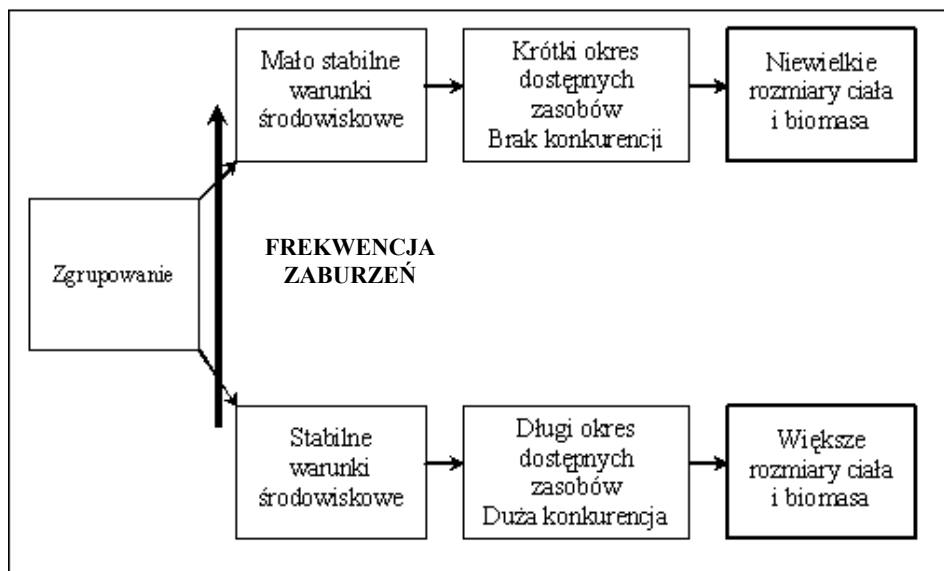
**Rysunek 2.** Rozkłady liczebności w klasach wielkości dla poszczególnych stanowisk biegaczowatych (1–12) rozmieszczonych na trzech terasach zalewowych  
**Figure 2.** Distribution of species abundance in size classes for particular carabid localities (1–12) located on three benches

**Tabela 2.** Ranking zmiennych środowiskowych w zależności od istotności wpływu na zmienność wskaźników zgrupowań biegaczowatych  
**Table 2.** Rank of the environmental factors according to forward selection of Redundancy Analysis for Ground Beetle assemblage indices

Zmienne środowiskowe Environmental factors	Lambda A	p	F
W (wskaźnik Wołoszyna) (Wołoszyn index)	0.67	0.002	20.52
P_H (średnia wysokość roślin) (mean plant height)	0.12	0.046	4.85
H_V5 (wysokość od poziomu V5) (height of V5 level)	0	0.73	0.21
B1 (terasa 1) (bench 1)	0.01	0.876	0.09
F (frekwencja zalewów) (frequency of flood)	0.01	0.58	0.41

## DYSKUSJA

Zmieniająca się frekwencja zalewów w rzekach, spowodowana dynamiką przepływu wody, jest czynnikiem zaburzającym strukturę żyjących w rzekach zgrupowań biegaczowatych. Gatunki słabo przystosowane do częstych zaburzeń w postaci zalewów, nie będą w stanie stale utrzymać się w takim środowisku. Przeżyją tylko gatunki doskonale przystosowane do sezonowych zalewań podczas wezbrań rzeki [Andersen 1968, 2006, Van Looy i in. 2005]. Model zależności biomasy od dynamiki linii brzegowej (rys. 3) wyjaśnia jak okres zalewów wpływa na strukturę zgrupowań biegaczowatych.



**Rysunek 3.** Model zależności wielkości ciała i biomasy od frekwencji zalewu  
**Figure 3.** Model of dependence of body size and biomass in respect to frequency of disturbance

Wielkość ciała, a co za tym idzie biomasa uważana jest za najważniejszy czynnik adaptacyjny związany z doбором naturalnym. Konwersja energii w potomstwo powoduje, że tworzy się rozkład unimodalny biomasy, faworyzując gatunki o średnich rozmiarach ciała [Dixon, Hemptine 2001]. W modelu zaproponowanym przez Browna i in. [1993] ważne jest tempo w jakim osobnik może zgromadzić zasoby ze środowiska i tempo w jakim może przekształcić je w wydawane potomstwo. W ekosystemach zaburzanych, takich jak zwirowe

łachy korytowe, okres dostępności zasobów między wezbraniem jest silnie ograniczony, co znacznie bardziej faworyzuje mniejsze gatunki. Zgrupowania chrząszczy z rodziny *Carabidae* rozdzielają się na dwie grupy w zależności od przesuwania się wzdłuż gradientu frekwencji zaburzeń. Na terenach, gdzie frekwencja zaburzeń jest niewielka (terasa zalewowa III – łąka i las świerkowy) panują stabilne i korzystne warunki środowiskowe, a okres dostępnych zasobów jest długi. Sprzyja to utrwalaniu konkurencji międzygatunkowej. Tak korzystne warunki środowiskowe pozwalają więc na to, aby gatunki zwiększały wydatki energetyczne, a co za tym idzie i wielkość ciała. Zatem na tych terenach faworyzowane będą gatunki o dużych rozmiarach ciała. Zupełnie inaczej dzieje się, kiedy frekwencja zaburzeń jest duża, to znaczy na terenach często zalewanych (terasa zalewowa I – żwirowisko), gdzie warunki środowiskowe są mało stabilne, a dostępne zasoby są ograniczone w czasie.

W związku z tym na łachach korytowych nie występuje lub jest bardzo mała konkurencja między gatunkami. Biegacze występujące w tak trudnych warunkach środowiskowych będą miały niewielką biomasę i rozmiary ciała, gdyż zasoby będą limitowane przez pojawiające się wezbrania rzeki. Przeprowadzone analizy wskazują również na konieczność występowania procesów fluwialnych w celu utrzymania i zachowania wielu populacji związanych z terenami nadrzeczными [Andersen 1968; Sadler i in. 2004; Greish i in. 2006]. Zatrzymanie tych procesów, co związane jest głównie z powstawaniem różnego rodzaju budowli hydrotechnicznych, jak stopnie wodne czy betonowe umocnienia zatrzymujące wodę w korycie głównym, powoduje że gatunki przystosowane do życia w warunkach częstych zalewów nie są w stanie egzystować. Zwiększa się bowiem presja konkurencyjna ze strony większych gatunków żyjących na terenach mniej zaburzonych, a z drugiej strony zanikają odpowiednie warunki środowiskowe (drobny sedyment i podłoże żwirowe, brak dostępności pokarmu w postaci bezkręgowców wodnych).

## BIBLIOGRAFIA

- Adis J. *Terrestrial invertebrates: survival strategies, group spectrum, dominance and activity patterns*. [w:] W.J. Junk (red.) *The Central Amazon Floodplain. Ecology of a Pulsing System*, s. 299–317. Ecological Studies, 126, Springer, Berlin 1997.
- Andersen, J. *The effect of inundation and choice of hibernation sites of Coleoptera living on river banks*. Norsk Entomologisk Tidsskrift, 15, 1968, s. 115-133.
- Andersen J. *Mechanisms in the shift of a riparian Ground Beetle (Carabidae) between reproduction and hibernation habitat*. Journal of Insect Behavior, 19, 2006, s. 545–558.
- Andersen J., Hanssen O. R. *Riparian beetles, a unique, but vulnerable element in the fauna of Fennoscandia*. Biodiversity and Conservation, 14, 2005, s. 3497–3524.
- Aukema B. *The evolutionary significance of wing dimorphism in carabid beetles (Coleoptera: Carabidae)*. Researches in Population ecology, 37, 1995, s. 105–110.
- Bonn A. *Flight activity of carabid beetles on a river margin in relation to fluctuating water levels*. [w:] Brandmayr P, Lövei G, Brandmayr T, Casale A, Vigna Taglianti A (red.) *Natural History and Applied Ecology of Carabid Beetles*. Pensoft: Sofia 2000, s. 145–148.



- Brown J. H., Marquet P. A., Taper M. L. *Evolution of body size: consequences of an energetic definition of fitness*. American Naturalist, 142, 1993, s. 573–584.
- Dixon A. F. G., Hemptinne J. L. 2001. *Body size distribution in predatory ladybird beetles reflects that of their prey*. Ecology 82: s. 1849–1856.
- Hurka K. *Carabidae of the Czech and Slovak Republics*. Kabourek, Zlin 1996, s. 565.
- Jarošík V. *Mass vs. Length relationship for carabid beetles (Col. Carabidae)*. Pedobiologia, 33, 1989, s. 87–90.
- Junk W.J. *Mechanisms for the development and maintenance of biodiversity in Neotropical floodplains*. [w:] B. Gopal, W.J. Junk i J.A. Davies (ed.) *Biodiversity in Wetlands: Assessment, Function and Conservation*. s. 119–139. Backhuys, Leiden 2000.
- Magurran A. E. *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press, Princeton 1988.
- Paetzold A., Bernet J. F., i Tockner K. *Consumer-specific responses to riverine subsidy pulses in a riparian arthropod assemblage*. Freshwater Biology, 51, 2006, s. 1103–1115.
- Paetzold A., Schubert C. J., Tockner, K. *Aquatic-terrestrial linkages across a braided river: Riparian arthropods feeding on aquatic insects*. Ecosystems, 8, 2005, s. 748–759.
- Radecki-Pawlik A. 2002. *Bankfull discharge in mountain streams: theory and practice*. Earth Surface Processes and Landforms. 27, s. 115–123.
- Radecki-Pawlik A., Skalski T. *Bankfull discharge determination using IBA method*. EJPAU, w druku.
- Ribera I., Doledec S., Downie I. S., Foster G. N. *Effect of land disturbance and stress on species traits of ground beetle assemblages*. Ecology, 82, 2001, s. 1112–1129.
- Rosenzweig, M. L. *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press, Cambridge 1995.
- Sadler J. P., Bell D., Fowles, A. *The hydroecological controls and conservation value of beetles on exposed riverine sediments in England and Wales*. Biological Conservation, 118, 2004, s. 41–56.
- ter Braak C. J. F., Prentice, I. C. *A theory of gradient analysis*. Advances in ecological research. 18, 1988, s. 271–317.
- Tockner K., Malard F., Ward J. V. *An extension of the flood pulse concept*. Hydrological Processes, 14, 2000, s. 2861–2883.
- Van Looy K., Vanacker S., Jochems H., De Blust G., Dufrêne M. *Ground beetle habitat templates and riverbank integrity*. River Research and Application, 21, 2005, s. 1133–1146.
- Ward J.V., Tockner K., Schiemer F. *Biodiversity of floodplain river ecosystems: ecotones and connectivity*. Regulated Rivers: Research and Management, 15, 1999, s. 125–139.
- Woodyer. K. D. *Bankfull frequency in rivers*. J. Hydrol. 6, 1968, s. 114–142.

Dr Tomasz Skalski,  
Mgr Renata Kędzior,  
Uniwersytet Jagielloński, Zakład Entomologii, Instytut Zoologii,  
ul. Ingardena 6, 30-060 Kraków  
tomasz\_skalski@yahoo.co.uk

Prof. dr hab. inż. Artur Radecki-Pawlik  
Katedra Inżynierii Wodnej,  
Uniwersytet Rolniczy w Krakowie  
al. A. Mickiewicza 24/28, 30-059 Kraków

Recenzent: Prof. dr hab. Wojciech Fiałkowski