

Wpływ budowli hydrotechnicznych na skład i strukturę zgrupowań biegaczowatych (*Coleoptera*; *Carabidae*) terenów nadbrzeżnych potoku Porębianka (Karpaty Zachodnie)

Influence of the hydrotechnical schemes on the composition and structure of riparian ground beetles (*Coleoptera*; *Carabidae*) assemblages in the Porębianka stream (Western Carpathians)

Tomasz Skalski¹, Renata Kędzior¹, Artur Radecki-Pawlik²

Abstract: The aim of the investigations was to identify factors responsible for sustaining riverine communities in stream sections with various bank regulation systems. Riverine ground beetle assemblages from 60 sample plots were significantly nested according to the nestedness calculator based on null model. The temperature of the maximally packed matrix, indicating the degree of organization of species distribution between sites, were significantly lower than mean temperatures of randomly organised matrices of the same size. The most important correlate of nestedness was vegetation height ($r_s = 0.39$, $p < 0.001$) and site elevation above mean water level ($r_s = 0.27$, $p < 0.05$). A detrended correspondence analysis (describing 20% of species variance for the first two axes) divided the recorded ground beetle communities into two main groups: communities inhabiting low channel benches and those living on medium- and highly elevated benches. However, among low channel bench communities, ground beetles of concrete bank revetments were placed close to high bench communities. The forward selection of a canonical correspondence analysis revealed five factors significantly describing ground beetle communities. The most important factor, correlating with the first canonical axis ($r_w = 0.82$), was slope of the bench ($\lambda = 0.37$, $F = 4.06$, $p < 0.001$) and presence of alluvial deposits ($\lambda = 0.33$, $F = 2.04$, $p < 0.001$). The second factor, corresponding to the second ordination axis ($r_w = 0.63$), was altitude of the site above sea level ($\lambda = 0.29$, $F = 2.53$, $p < 0.001$). The two first axes described 60% of the total variance in the data about species-environment relations. We conclude that the ground beetle assemblages of the studied channel regulation schemes respond mainly to hydraulic parameters of the stream. Elimination of frequent bank inundation due to the formation of a regulated channel of high flow capacity is the main factor responsible for the impoverishment of riverine communities and the loss of β diversity of stream banks.

Key words: riverine habitats, insects, channel regulation, ecology, Gorce Mts, Carpathians

¹ Zakład Entomologii, Uniwersytet Jagielloński, ul. Ingardena 6, 30-060 Kraków, e-mail: tomasz_skalski@yahoo.co.uk; e-mail: renata.kedzior@uj.edu.pl

² Wydział Inżynierii Środowiska i Geodezji, Uniwersytet Rolniczy w Krakowie, al. Mickiewicza 24/28, 30-059 Kraków, e-mail: rmradeck@cyf-kr.edu.pl

WSTĘP

Krajobraz nadrzeczny w swym naturalnym stanie jest postrzegany jako krajobraz utrzymują-

cy 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 jednakże pokazuje, że

różnorodność koryt oraz brzegów rzek jest sukcesywnie zmniejszana w wyniku działalności człowieka, np. regulacje przepływów, koryt rzecznych i działalność na brzegach rzek (Bravard i in. 1986; Large i in. 1994). Różnorodność krajobrazów nadrzecznych i doliny zalewowej w dużej mierze zależy od naturalnie występujących zaburzeń w postaci zalewania (powodzi), na skutek podnoszenia się poziomu wody, erozji czy osadzenia.

Zatem środowiska nadrzeczne ulegają silnym oddziaływaniom zarówno ze strony kinetyki koryta rzecznego, jak i ze strony zjawisk powodziowych, maksymalizując nadbrzeżną bioróżnorodność (Sadler i in. 2004). Ten zespół interakcji koryta rzeczne-dolina zalewowa pozwala na tworzenie wysokiej różnorodności gatunkowej w gradientach źródło-bieg dolny oraz w gradientach przebiegających w poprzek doliny zalewowej (Bell i in. 1999; Bonn, Kleinwächter 1999).

Chrząszcze z rodziny biegaczowatych (*Coleoptera*, *Carabidae*) z powodzeniem opanowały te niestabilne środowiska. Hammond (1998) oszacował, iż 3,5 % całkowitej fauny chrząszczy Wielkiej Brytanii to nadbrzeżni specjaliści. Późniejsze badania Sadlera i Bell (2000) oraz Eyre'a i in. (2001) podkreśliły ważność siedlisk otwartych brzegów rzek dla fauny wielu gatunków chrząszczy. Shafiqullina (2002) badała 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 są lądową roślinnością i mogą być rozważane jako specjalny typ środowiska ze specyficznymi warunkami sprzyjającymi kolonizacji 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 owadom (duże bogactwo pokarmu zarówno dla chrząszczy żyjących na bujnie porośniętych terasach doliny zalewowej, jak i dla małych *Carabidae* zamieszkujących odkryte brzegi rzek). Z drugiej strony chcąc zasiedlać niestabilne brzegi rzek, owady te musiały wykształcić wiele adaptacji w odpowiedzi na częste zmiany poziomu wody w korycie. Wysoka

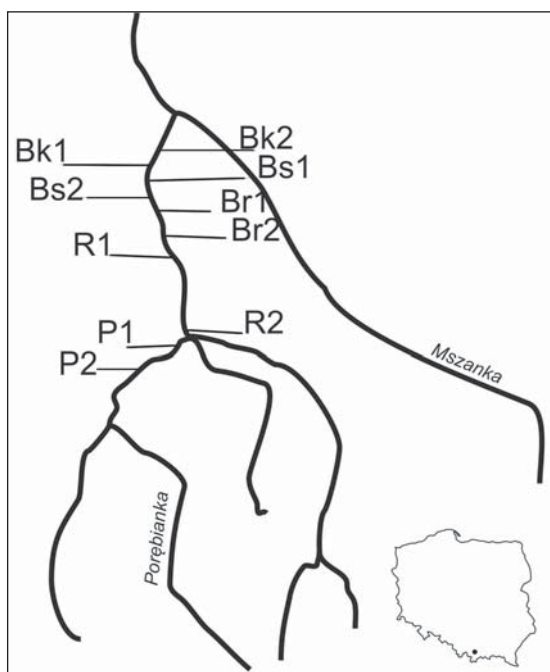
tolerancja na zatapianie (Palmén 1945; Andersen 1968), pionowa migracja po pniach drzew (Adis i in. 1997), wysoka zdolność migracji i aktywnego lotu (Den Boer i in. 1980; Aukema 1995) to kilka ze sposobów, w jaki te bezkręgowce radzą sobie w warunkach stresu. Wydaje się, że zdolność aktywnego lotu jest w tym przypadku kluczowa. W porównawczych badaniach Matalin (1996) pokazał, że zwłaszcza gatunki ze środowisk nadrzecznych były aktywnymi lotnikami w porównaniu z tymi, które zasiedlają inne, stabilniejsze środowiska. Bonn (2000) w swoich badaniach udowodniła, że to właśnie lot jest ważną cechą dla przeżywalności biegaczowatych na brzegach rzek. Podnoszenie aktywności lotu pozwalało nie tylko na szybką ucieczkę od niesprzyjających warunków w czasie powodzi, ale także pomagało szybko rekolonizować bogate w pokarm środowiska po ustąpieniu wód powodziowych. Bonn (2000) wykazała również, że 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 tą grupę bezkręgowców organizmami modelowymi w wielu badaniach biocenozy nadrzecznych.

Celem pracy było określenie roli zaburzeń naturalnego przepływu brzegowego, związane z regulacją koryt rzecznych jako przyczyny zubożenia fauny charakterystycznej dla terenów nadbrzeżnych. Starano się także wykazać czy regulacje betonowe, charakterystyczne dla potoku Porębianka wpływają na zanik populacji wielu gatunków zawiązanych z brzegami rzek.

MATERIAŁ I METODY

Chrząszcze z rodziny *Carabidae* odławiano przy pomocy pułapek ziemnych (Greenslade 1964; Luff 1975), zawierających roztwór glikolu etylowego, który wymieniano po każdym opróżnieniu pułapek. Jako pułapki zastosowano wkopane równo z powierzchnią ziemi kubki z przezroczystego plastiku. W sumie na brzegu potoku Porębianka założono 60 powierzchni badawczych na 10 przekrojach rzeki (Ryc. 1) o zróżnicowanych parametrach



Ryc. 1. Lokalizacja powierzchni badawczych w systemie potoku Porębianka. Znaczenie skrótów jak w Tabeli 1.

Fig. 1. Site distribution of examined cross-sections in the system of the Porebianka stream. For explanation of signs see Table 1.

środowiskowych i odległości od średniego poziomu wody (Tabela 1). Na każdym z przekrojów przyjęto po dwa powtórzenia stanowisk na wyróżnionych trzech terasach zalewowych. Porębianka jest potokiem silnie przekształconym przez człowieka, na badanym terenie znajdowało się wiele

różnych typów regulacji. Były to zatem przekroje o regulacji korytowej, terasowej świeżej i sukcesyjnej, betonowej oraz odcinki referencyjne.

W celu przetestowania czy gatunki, które występują w systemie rzeczny są rozmieszczone przypadkowo czy też posiadają określoną strukturę i gradient zastosowano analizę zagnieżdżenia (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 zagnieżdżenia 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 z 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

Tabela 1. Opis typów regulacji w systemie potoku Porębianka.

Table 1. Description of regulation types on the Porębianka stream.

Oznaczenia powierzchni / Symbol of plots	Opis przekroju / Description of cross-section
BK1 & BK2	regulacja dna potoku polegająca na usunięciu materiału skalnego / regulation of stream channel by removing aluvial deposits
BR1 & BR2	regulacja brzegu potoku za pomocą rumoszu żwirowego świeżego / fresh regulation of stream bank by rip-rap
BS1 & BS2	regulacja brzegu potoku za pomocą rumoszu żwirowego z sukcesją roślin / older regulation of stream bank by rip-rap
P1 & P2	regulacja brzegu przy pomocy elementów betonowych / regulation of stream banks by concrete revetments
R1 & R2	odcinek referencyjny o stromych brzegach / reference stream banks with steep slopes

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 Beztren-

dową 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 (Jongman i in. 1995; Lepš, Šmilauer 2003). Rela-

Tabela 2. Opis parametrów środowiskowych badanych systemów rzecznych potoku Porębianka.

Table 2. Description of environmental parameters in riverine habitats of the Porębianka stream.

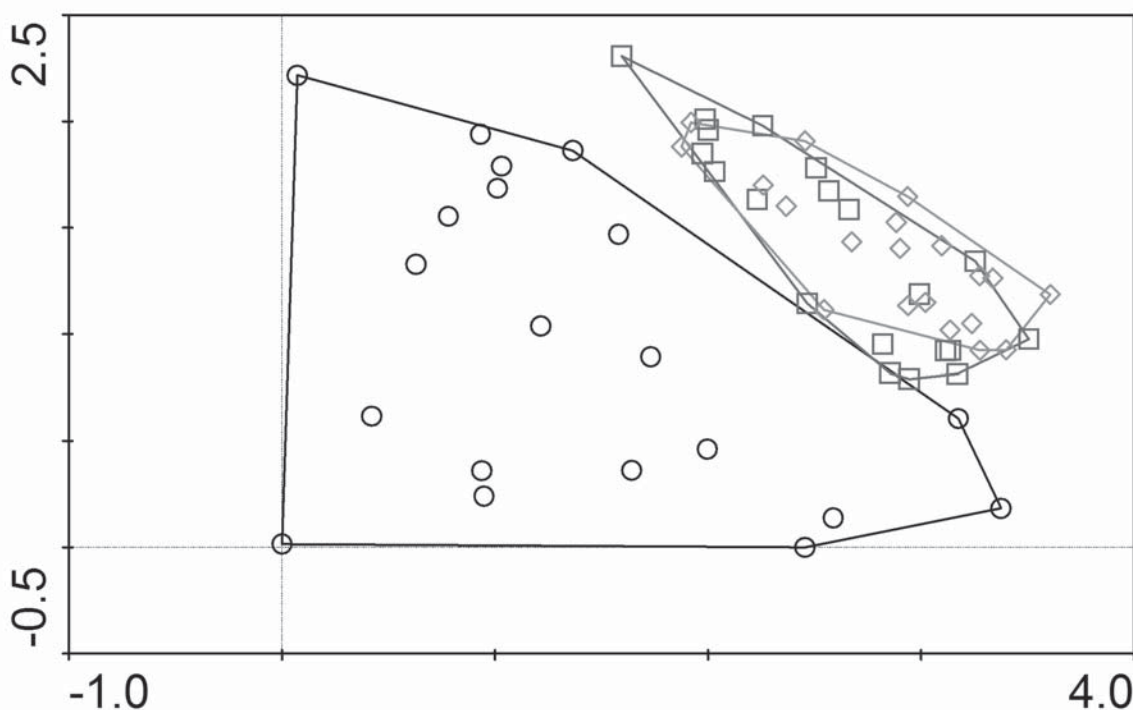
Parametry środowiskowe / Environmental parameters	Skrót / Abbreviation	Opis / Description
wysokość od lustra wody [m] / altitude to the water surface [m]	wys.wody	wysokość bezwzględna stanowiska od lustra wody w okresie letnim / altitude of given locality to water surface during summer
odległość od lustra wody [m] / distance to water border [m]	odl.od b	odległość bezwzględna stanowiska od lustra wody w okresie letnim / distance to water surface of given locality during summer
wysokość n.p.m. / altitude m a.s.l.	wys_npm	wysokość stanowiska na podstawie odczytu GPS / altitude of locality estimated by GPS
pokrycie przez rośliny [%] / cover by plants [%]	% roslin	średnie pokrycie przez rośliny na 1m ² powierzchni (0–100%) / mean cover by plants of 1m ² of the ground (0–100%)
wysokość roślin [m] / height of plants [m]	wys.rosl	średnia wysokość roślin dominujących na stanowisku (m) / mean height of dominated plants on given locality (m)
gleba inicjalna / initial soil	tekstura	brak okrywy glebowej na powierzchni badawczej (0–1) / absence of soil cover on given locality (0–1)
głębokość do skał [m] / depth to the rocks [m]	glebok	miąższość gleby do skały macierzystej (m) / soil thickness to the rocks (m)
nachylenie [°] / slope [°]	alpha	kąt nachylenia stoku do płaszczyzny lustra wody (°) / slope of the bank in relation to water surface (°)
piach / sand	piach	występowanie aluwii piaszczystych na danej powierzchni (0–1) / presence of aluvial sands on given locality (0–1)
żwir / gravel	zwir	występowanie podłoża żwirowego na danej powierzchni (0–1) / presence of aluvial gravels on each locality (0–1)
skała / rock	skała	występowanie skały macierzystej na powierzchni (0–1) / presence of solid rocks on each locality (0–1)
ziemia / soil	ziemia	występowanie warstwy humusowej na powierzchni (0–1) / presence of humus layer on each locality (0–1)
regulacja kamienista / rip-rap regulation	reg.kam	występowanie regulacji kamienistej typu rip-rap (0–1) / presence of rip-rap regulation at each locality (0–1)
regulacja betonowa / concrete revetment regulation	reg.beto	występowanie regulacji betonowej (0–1) / presence of concrete revetment walls on each locality (0–1)
odcinki naturalne / reference fragments	odc.natu	występowanie odcinków naturalnych (0–1) / presence of reference fragments (0–1)
las w C / forest on bench C	las w C	występowanie fragmentów zalesionych na terasie C (0–1) / presence of forest fragments on bench C (0–1)
łąka w C / meadow on bench C	laka w C	występowanie fragmentów otwartych na terasie C (0–1) / presence of meadow fragments on bench C (0–1)
łąka w B / meadow on bench B	laka w B	występowanie fragmentów otwartych na terasie B (0–1) / presence of meadow fragments on bench B (0–1)
zarośla / shrubs	zarosla	występowanie zarośli na poszczególnych powierzchniach (0–1) / presence of shrubs on particular localities (0–1)
kamieńce na terasie A / exposed riverine sediments on bench A	kam w A	występowanie kamieńców na terasie zalewowej A (0–1) / presence of exposed riverine sediments on bench A
% trawa w stosunku do zarośli / grass to shrub ratio	trawa/za	% udział traw na stanowisku / percent of grass cover to shrubs
regulacja korytowa / regulation with rapid hydraulic structures	reg.kory	występowanie regulacji koryta potoku (0–1) / presence of regulation with rapid hydraulic structures
zarośla na terasie B / shrubs on bench B	zar. w B	obecność zarośli na terasie zalewowej B (0–1) / presence of shrubs on bench B (0–1)

cje pomiędzy parametrami struktury zgrupowań a zmiennymi czynnikami środowiskowymi (Tabela 2) badano przy zastosowaniu Kanonicznej Analizy Korespondencji (CCA) (Teer Braak, Šmilauer 2003). 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 wariacji, 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 (Teer Braak, Šmilauer 2003).

WYNIKI

Na Ryc. 2 przedstawiono uporządkowany diagram beztrendowej analizy korespondencji dla zgrupowań biegaczowatych potoku Porębianka. Dwie pierwsze osie ordynacyjne tej analizy opisują 16,5 % wariacji (Tabela 3). Zgrupowania systemów regulowanych 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. 2), wyodrębniają się wyraźnie dwie grupy, gdzie w pierwszej występują zgrupowania terasy zalewowej pierwszej (A), natomiast w drugiej pozostałe zgrupowania terasy zalewowej drugiej (B) i trzeciej (C). Widać zatem, iż sama lokalizacja terasy ma duże znaczenie dla występujących tam zgrupowań *Carabidae*.

Aby wykazać rozkład zgrupowań biegaczowatych na poszczególnych terasach zalewowych



Ryc. 2. Diagram ordynacyjny beztrendowej analizy korespondencji (DCA) dla zgrupowań biegaczowatych potoku Porębianka na podstawie klasyfikacji w zależności od terasy zalewowej. ○ – zgrupowania biegaczowatych terasy zalewowej A, □ – zgrupowania dla terasy zalewowej B, ◇ – zgrupowania terasy zalewowej C.

Fig. 2. The biplot of detrended correspondence analysis of ground beetle assemblages of the Porębianka stream with classification of river bench. ○ – carabids found in first bench A, □ – carabids of second bench (B), ◇ – carabids of third bench (C).

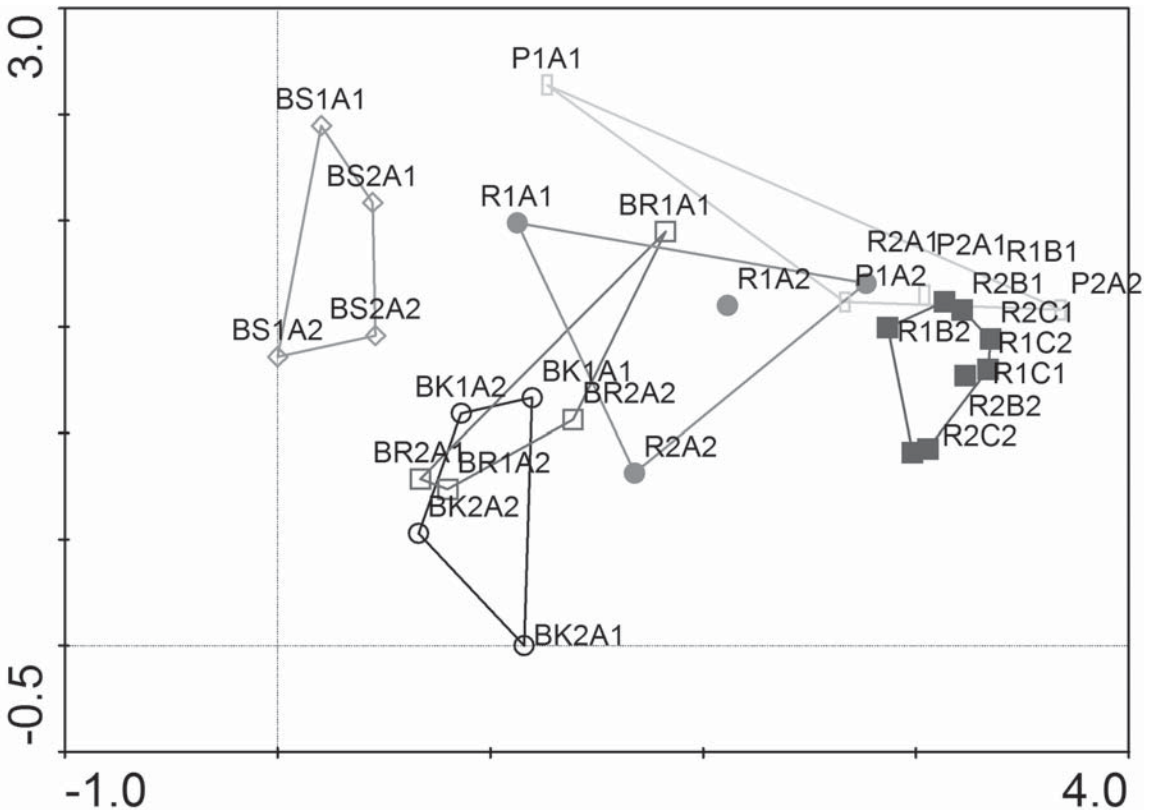
Tabela 3. Wartości własne dla dwóch pierwszych osi ordynacyjnych DCA dla teras A, B i C potoku Porębianka.
 Table 3. Summary of detrended correspondence analysis for first four axes of the Porębianka assemblages.

Osie / Axes	1	2	3	4
wartości własne / eigenvalues	0,49	0,29	0,22	0,13
długość gradientu / length of the gradient	3,606	2,307	2,727	1,97
skumulowany procent wariancji danych gatunkowych / cumulated percent of variance of species data	10,3	16,5	21,3	24

(Aneks) zastosowano beztrendową analizę korespondencji. Ryc. 3 ilustruje rozkład zgrupowań *Carabidae* żwirowisk nadrzecznych potoku Porębianka z terasy pierwszej (A) oraz miejsc referencyjnych terasy zalewowej trzeciej (C).

Dwie pierwsze osie ordynacyjne opisują 23,4% wariancji (Tabela 4). 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 nieskorelowane ze zgrupowaniami odcinków referencyjnych (R) terasy zalewowej trzeciej. 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



Ryc. 3. Diagram ordynacyjny beztrendowej analizy korespondencji (DCA) dla zgrupowań biegaczy żwirowisk nadrzecznych z terasy A oraz miejsc referencyjnych terasy C w zależności od typu koryta rzecznoego potoku Porębianka. Skróty stanowisk jak w Tabeli 1.
 Fig. 3. Ordination diagram of detrended correspondence analysis of ground beetles assemblages from the lowest bench (A) and reference the highest bench (C). For explanation of signs see Table 1.

Tabela 4. Wartości własne dla dwóch pierwszych osi ordynacyjnych DCA dla terasy A potoku Porębianka.

Table 4. Eigenvalues for first four ordination axes of detrended correspondence analysis of the lowest bench assemblages A.

Osie / Axes	1	2	3	4
wartości własne / eigenvalues	0,52	0,29	0,15	0,09
długość gradientu / length of the gradient	3,68	2,76	2,12	2,2
skumulowany procent wariacji danych gatunkowych / cumulated percent of variance of species data	15	23,4	27,8	30,6

rzecznego ma duże znaczenie dla zróżnicowania grupowań nadbrzeżnych biegaczowatych.

Na podstawie selekcji postępującej kanonicznej analizy korespondencji (CCA) przeprowadzono ranking czynników środowiskowych w zależności od stopnia opisu zróżnicowania grupowań (Tabela 5). Czynniki, które istotnie statystycznie opisują zróżnicowanie grupowań są: kąt nachylenia brzegu (alpha), występowanie podłoża kamiennego na terasie zalewowej pierwszej (A) (Kam w A), % pokrycia przez rośliny (% roślin), występowanie trawy na terasie A (trawa/za) oraz łąki na terasie zalewowej C (łaka w C). Z pierwszą osią ordynacyjną, która opisuje 36,2% wariacji (Tabela 6) korelują: kamieńce na terasie zalewowej A oraz % poszycia roślinnością na danym stanowisku. Z drugą osią ordynacyjną koreluje łąka na terasie C oraz trawa na terasie A. Na podstawie Ryc. 4 ilustrującej wyniki powyżej opisanej analizy nie stwierdzono zależności pomiędzy typem regulacji a zróżnicowaniem grupowań.

Diagram ordynacyjny kanonicznej analizy korespondencji wyróżnił cztery grupy gatunków *Carabidae* korelujące z różnymi parametrami środowiskowymi (Ryc. 4). Pierwsza grupa wyodrębnia gatunki biegaczy pozytywnie skorelowane z występowaniem kamieńców na terasie zalewowej pierwszej (Kam w A). W grupie tej znajdują się ga-

Tabela 5. Podsumowanie selekcji postępującej kanonicznej analizy korespondencji dla całości grupowań biegaczowatych potoku Porębianka.

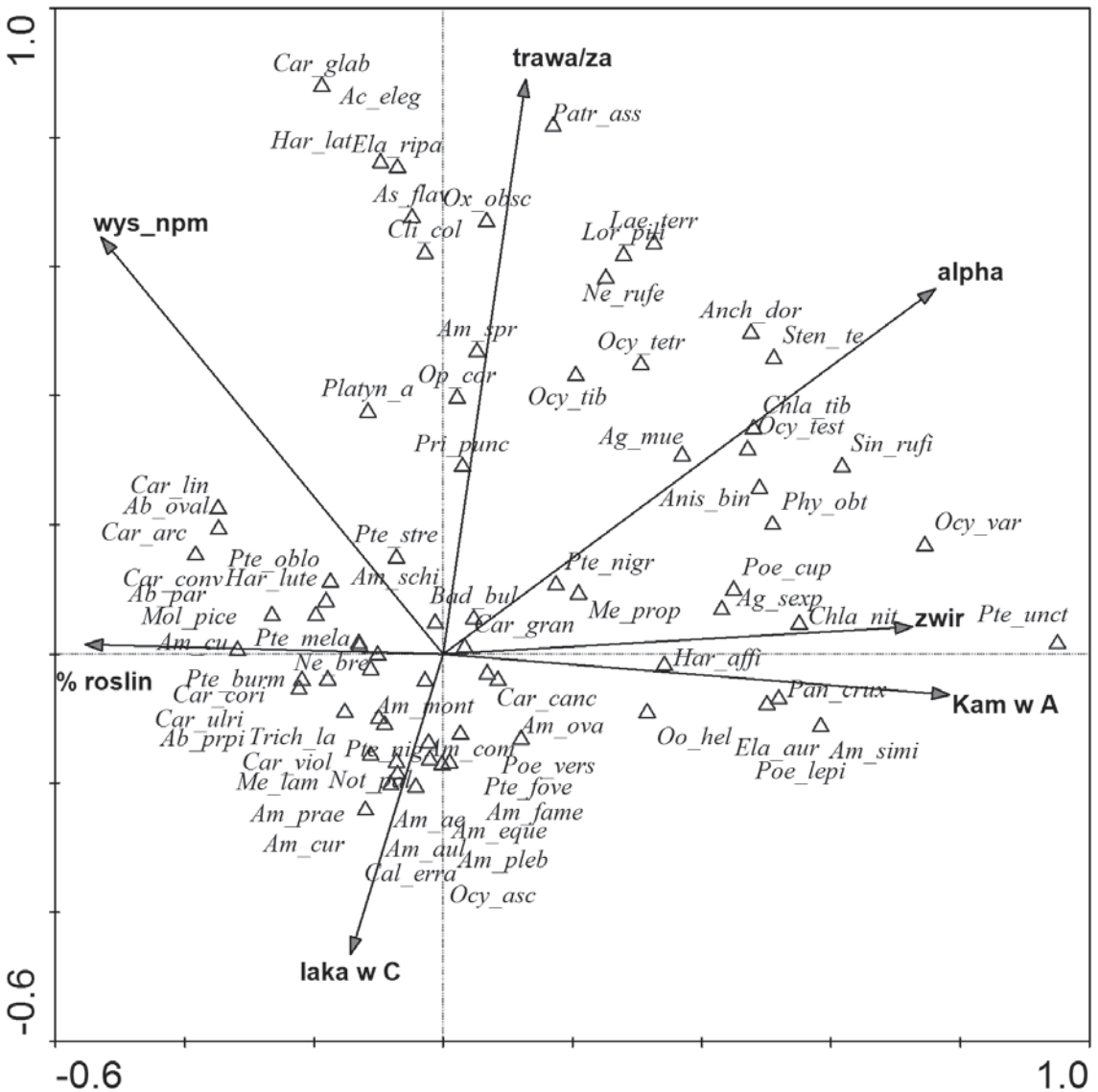
Table 5. Summary of forward selection of canonical correspondence analysis for all ground beetles assemblages of Porębianka stream.

Zmienna / Variable	Lambda	Test permutacji Monte Carlo / Monte Carlo test of permutation
łaka w B	0,02	ns
skala	0,11	ns
zar w B	0,11	ns
reg.kam	0,14	ns
odc.natu	0,15	ns
wys.wody	0,17	ns
reg.kory	0,17	ns
łaka w C	0,17	P=0.0060; F= 2.06
las w C	0,19	ns
reg.beto	0,19	ns
wys.rosl	0,26	ns
trawa/za	0,26	P=0.0060; F= 2.17
tekstura	0,27	ns
glebok	0,27	ns
% roślin	0,27	P=0.0020; F= 2.83
odl. od b	0,29	ns
wys_npm	0,29	P=0.0020; F= 3.71
zwir	0,29	P=0.0520 F= 1.54
ziemia	0,3	ns
kam w A	0,33	P=0.0040; F= 2.04
alpha	0,37	P=0.0020; F= 4.66

Tabela 6. Wartości własne dla dwóch pierwszych osi ordynacyjnych kanonicznej analizy korespondencji dla całości grupowań systemu potoku Porębianka.

Table 6. Eigenvalues for first four ordination axes of canonical correspondence analysis of the Porębianka stream assemblages.

Osie / Axes	1	2	3	4
wartości własne / eigenvalues	0,45	0,29	0,22	0,16
korelacje gatunek – środowisko / species-environment correlations	0,91	0,85	0,84	0,79
skumulowany procent wariacji danych gatunkowych / cumulated percent of variation of species data	7,7	12,7	16,6	19,3
relacja gatunki – środowisko / species-environment relation	36,2	59,7	77,8	90,8



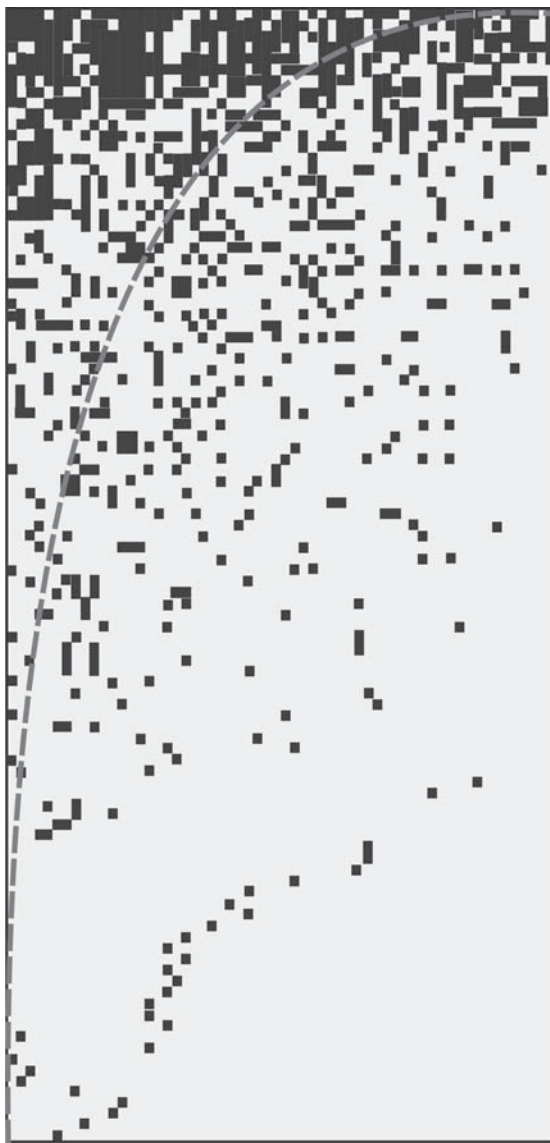
Ryc. 4. Diagram ordynacyjny kanonicznej analizy korespondencji dla wszystkich gatunków biegaczowatych w badanym systemie potoku Porębianka.

Fig. 4. Biplot of canonical correspondence analysis of ground beetles assemblages in the Porębianka stream system.

tunki o małych rozmiarach ciała, jak na przykład *Ocydromus cruciatus* i *Amara similata*. 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* i *Clivina collaris*. Trzecia grupa skupia gatunki biegaczy o dużych rozmiarach, na przykład *Carabus violaceus* i *Carabus caryaceus*. Grupa ta leży w gradiencie

% pokrycia przez rośliny (% roslin). Czwarta grupa skorelowana jest dodatnio z występowaniem łąki na terasie C (laka w C). W tej grupie odnaleźć można gatunki o niewielkich rozmiarach ciała, jak na przykład *Amara plebeja* i *Amara curta*.

Uporządkowanie wszystkich zgrupowań w systemie potoku Porębianka jest silnie zestruturyzowane (Ryc. 5). Temperatura empirycznego układu zgrupowań w przestrzeni jest istotnie statystycz-



Ryc. 5. Uporządkowana matryca gatunków (rzędy) i stanowisk (kolumny) zgrupowań biegaczowatych potoku Porębianka na podstawie analizy zagnieżdżeń (Nestedness).

Fig. 5. Nested matrix of species (rows) and localities (columns) of ground beetles assemblages of the Porębianka stream based on the Nestedness analyses.

nie niższa niż średnia temperatura systemu zrandomizowanego na podstawie modelu zerowego [Temp. empiryczna = 19°C, Temperatura modelu zerowego = 53,14°C $P(T < 19^\circ) = 3,50E-60$]. Uporządkowana sekwencja zgrupowań jest ujemnie skorelowana z występowaniem gleb inicjalnych 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 (gleb do) ($R = 0,91$, $P < 0,001$; $R = 0,90$, $P < 0,001$; $R = 0,88$, $P < 0,001$; $R = 0,47$, $P < 0,001$; $R = 0,42$, $P < 0,001$). 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.

DYSKUSJA

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 frekwencję powodzi. Powodują tym stabilizowanie się środowisk bezpośrednio związanych z lustrem wody, co prowadzi do redukcji lub zmiany rodzimej bioróżnorodności i pojawiania się innych napływowych taksonów. Wszystko to przyczynia się do zubożenia fauny nadrzecznej. Dotyczy to także chrząszczy z rodziny biegaczowatych *Carabidae*, które posłużyły jako organizmy wskaźnikowe w wielu badaniach ekosystemów brzegów rzek (Follner, Henle 2006; Dziock i in. 2006) i zostały zastosowane jako biowskaźniki również w niniejszej pracy. Ze względu na działalność człowieka związaną z przekształcaniami koryt rzecznych, nadbrzeżne biegaczowate stają się gatunkami bardzo rzadkimi i zagrożonymi wyparciem przez inne gatunki (Andersen, Hanssen 2005).

Zatem jak powyżej zaznaczono, różnego typu regulacje koryt i brzegów rzecznych wpływają na zmianę dynamiki koryta rzeczного, 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 na obszarach z regulacjami betonowymi). Występowanie aluwii jest bardzo ważnym czynnikiem środowiskowym, kształtującym zróżnicowanie zgrupowań biegaczowatych na terenach nadbrzeżnych (Sadler, Bates 2007). Dlatego występowanie tych osadów jest tak ważne dla prawidłowego

funkcjonowania biegaczowatych w środowiskach brzegów rzek? Ich różne behawioralne, morfologiczne i fizjologiczne adaptacje 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 taksonami (Andersen 1985; Luff i in. 1989; Rushton i in. 1991; Sanderson i in. 1995). Zatem zmiany w aluwialnych ekosystemach wpływają na nie o wiele bardziej niż na inne bezkręgowce (Sústek 1994), ponieważ piaszczyste i wilgotne podłoże jest miejscem, gdzie biegaczowate składają jaja. Ponadto na brzegach rzek znajduje się dużo pokarmu w postaci larw oraz imago bezkręgowców wodnych wynurzających się z wody 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 organizmów specjalne przystosowania w zakresie pewnych parametrów struktury zgrupowań, jak na przykład małe rozmiary ciała (Andersen 1983a,) czy duża siła dyspersji (Bonn 2000). Wyniki uzyskane w trakcie prowadzonych badań w dolinie Porębianki także wskazują na zróżnicowanie w wielkości ciała chrząszczy z rodziny *Carabidae*, wyróżniając wyraźnie grupy gatunków o małych rozmiarach ciała jako charakterystyczne dla sąsiadującej z linią brzegową terasy zalewowej pierwszej (A). Zatem ciągle zmieniające się warunki środowiskowe na brzegach rzek górskich, gdzie wartości przepływu brzegowego stale się wahają, frekwencja zalewu i depozycja rumoszu skalnego jest duża, wymuszają na żyjących tam organizmach żywych szereg przystosowań.

W wielu przypadkach, na skutek regulacji brzegów rzek dochodzi do zmniejszenia lub całkowitego zatrzymania transportu materiału rzecznego (rumoszu skalnego) oraz sedymentacji. W konsekwencji, 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 rozpatrywanym systemie rzeczonym. W przypadku potoku Porębianka (Ryc. 4) biegaczowate o małych rozmiarach ciała,

w przeciwieństwie do osobników dużych, występują tam, gdzie roślinność jest niewielka lub nie występuje wcale, a więc w miejscach o silnej działalności sedymentacyjnej. Kiedy badano przekroje koryta regulowane wzmocnieniami betonowymi lub zupełnie naturalne, ale o podobnym kształcie przekroju, okazało się, iż roślinność porasta obszary znajdujące się dużo bliżej linii brzegowej. W związku z tym gatunki o dużych rozmiarach ciała, charakterystyczne dla środowisk bogatych w szatę roślinną, znajdowano także tam. Prowadzi to do wymiany gatunków na brzegach bardzo wysokich lub regulowanych budowlami betonowymi. Ponadto przekształcenia brzegów, zwłaszcza w obrębie terasy zalewowej pierwszej (A) prowadzą do zmiany warunków środowiskowych na tych obszarach, powodując, jak w przypadku opisanym powyżej, pojawianie się nowych gatunków biegaczowatych, nietypowych dla środowisk nadbrzeżnych. Sadler i in. (2004) również wykazali, iż typ substratu, procent pokrycia przez rośliny, 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 żwirowisk poprzez utrwalanie 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) zanotowali wyższą różnorodność gatunkową biegaczowatych w środowiskach o większym zróżnicowaniu siedliskowym na brzegach rzek. Podkreślili także, iż zgrupowania biegaczowatych z wysoce modyfikowanych brzegów zawierają mniejszą liczbę gatunków wskaźnikowych, w przeciwieństwie do stanowisk nieprzekształconych.

Zatem 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 zale-

wowej drugiej i trzeciej także? Poszczególne terasy zalewowe różnią się od siebie głównie częstotliwością zalewów oraz pokryciem przez szatę roślinną (Woodyer 1968). Według Woodyera (1968) elewacja niska odsłania się podczas najniższych stanów wody. Jest to terasa zalewowa nie porośnięta lub pokryta niewielką warstwą traw, na której częstotliwość zalewów jest bardzo duża (częściej niż co rok). Terasa zalewowa druga jest porośnięta przez roślinność o większym zapotrzebowaniu na wodę oraz odporną na długotrwałe zalewy spowodowane zmiennymi przepływami. Frekwencja zalewów dla tej terasy zalewowej waha się w granicach 1–1,5 roku. Natomiast początek terasy zalewowej trzeciej stanowią większe krzewy oraz pas drzew rosnące najdalej od lustra wody, gdzie częstotliwość zalewów waha się od 1,5–3 lat. W takim razie można się spodziewać, że efekt oddziaływania regulacji w korycie rzeki będzie szczególnie istotny dla zgrupowań biegaczowatych zamieszkujących środowisko terasy zalewowej pierwszej. Analizy statystyczne wykonane na podstawie badań przeprowadzonych w systemie Porębianki wskazują tymczasem, że przekształcenia związane z regulowaniem koryt badanej rzeki powodują przekształcenia zgrupowań chrząszczy z rodziny *Carabidae* na wszystkich terasach zalewowych.

Istnieje wiele czynników środowiskowych opisujących rozkład zgrupowań biegaczowatych na brzegach rzek. Są to głównie czynniki antropogeniczne, związane bądź z budowlami hydrotechnicznymi, bądź ze zmianami antropogenicznymi w ekosystemach nadrzecznych (np. przekształcenia lasów w łąki). Zatem odpowiedzi wymaga pytanie: czy takie same czynniki środowiskowe 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. Środowiska pierwszej terasy zalewowej, najczęściej występujące w postaci żwirowisk, są najbardziej niestabilnymi środowiskami brzegów rzek łączącymi cechy środowiska wodnego i lądowego. W związku z tym charakteryzują je zespoły organizmów, które są bardzo dobrze zaadaptowane do tak wysoce zaburzonych środowisk (Sadler i in. 2004; Plachter, Reich 1998). Zwłaszcza chrząszcze z rodziny *Carabidae* są organizmami, które bardzo dobrze opanowały te środowiska (Andersen 1978,

1983 b; Plachter 1986; Höppner, Hering 1997; Eyre i in. 2001). Fowles (1994) podkreślił ważność środowisk otwartych żwirowisk w zapewnianiu siedlisk dla rzadkich gatunków chrząszczy. Procesy sedymentacyjne podczas okresowych wezbrań wody w rzekach są bardzo ważnym czynnikiem kształtującym środowiska żwirowiskowe terasy zalewowej A. Wpływ mają także czynniki geologiczne, usytuowanie zlewni, gromadzenie osadów i procent roślinności (Eyre i in. 2001). Zatem regulowanie przepływu brzegowego może wpływać na żyjące tam zespoły organizmów poprzez stabilizację warunków środowiskowych (zwiększona sukcesja roślinności) (Niemeier i in. 1997; Von Manderbach, Reich 1995). Praca Sadlera i in. (2004) wskazuje, że zgrupowania biegaczowatych zamieszkujących żwirowiska porośnięte roślinnością różnią się znacznie od tych z obszarów skąpo lub wcale nie porośniętych.

W przypadku terasy zalewowej drugiej (B) czynnikami decydującymi o rozkładzie zgrupowań biegaczowatych są charakter podłoża oraz procent pokrycia przez rośliny. Terasa zalewowa B jest położona ponad terasą zalewową pierwszą, w większej odległości od lustra wody, zatem frekwencja zalewów jest tam rzadsza. Efektem są bardziej stabilne warunki środowiskowe panujące na tych obszarach, co ma wpływ na zróżnicowanie zgrupowań nadbrzeżnych biegaczowatych. W przypadku środowisk tej terasy wydaje się, iż przekształcenia brzegów w postaci regulacji koryta, ale i w dużym stopniu przekształcenia wynikające z działalności człowieka, jak na przykład wycinanie roślinności w celu zakładania pól uprawnych lub łąk, mają bardzo duże znaczenie dla rozmieszczenia biegaczowatych.

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

Widać więc, że problem zalewania ma duże znaczenie zwłaszcza dla zgrupowań terasy zalewowej pierwszej (A), natomiast w niewielkim stopniu

dla terasy zalewowej drugiej (B) i w najmniejszym dla terasy zalewowej trzeciej (C). Dlatego czynniki hydrauliczne nie wpływają w znaczący sposób na zróżnicowanie zgrupowań biegaczowatych terasy zalewowej trzeciej (C). O wiele większe znaczenie ma tutaj występowanie środowisk łąkowych, wyróżniające się parametrem jakościowym (laka w C) czy wysokością roślin.

W systemie potoku Porębianka na terasie zalewowej A najwięcej gatunków biegaczowatych związanych było z regulacjami kamienistymi, najmniej natomiast z obszarami porośnizdowiskach, gdzie gatunki satelitarne potrafiące szybko kolonizować oraz rozmnażać się w takich środowiskach dominują. Niska różnorodność gatunkowa występuje także w środowiskach stałych, gdzie konkurencja o zasoby prowadzi do zmonopolizowania dostępności zasobów (Sadler, 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 randze różnych systemów rzecznych. W przypadku środowisk terasy zalewowej pierwszej, najczęściej wykształconej w naturalnym stanie w postaci żwirowisk, model ten jest problematyczny, ponieważ przy bardzo niskim poziomie zaburzeń na kamieńcach występuje sukcesja roślinności powodująca całkowitą zmianę typu środowiska. Różnorodność gatunkowa charakterystycznych żwirowiskowych gatunków chrząszczy jest niska w środowiskach, gdzie poziom zaburzeń jest niewielki (odcinki stabilnie meandrujące, proste), jako że potrzebują one środowisk łąch korytowych i żwirowych brzegów, które powstają w warunkach częstych zalewów. Ponadto ich różnorodność gatunkowa jest także niższa w środowiskach z bardzo dużą frekwencją zalewów, jak na przykład odcinki silnie warkoczowe i głównie koryta kamieniste. Bates i in. (2005) wyróżnili czynniki, które mogą zmniejszać bogactwo i różnorodność gatunkową ekosystemów brzegowych. Są to redukcja 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 taksonów, natomiast prowadzi do zmiany składu gatunkowego tych zespołów.

Ogólnie można więc powiedzieć, że wzór rozmieszczenia zgrupowań biegaczowatych zasiedlających brzegi Porębianki związany jest z parametrami hydraulicznymi i przepływem wody. Wyeliminowanie sezonowych wahań związanych z naturalną dynamiką kanału rzeczno i tworzeniem osadów na jego brzegach powoduje zanik fauny charakterystycznej dla terenów nadbrzeżnych. Następuje wręcz wymiana gatunków stenotopowych na eurytypowe o szerokiej tolerancji ekologicznej. Spada więc ogólna beta różnorodność i następuje unifikacja obszarów w dolinach rzecznych. W celu zachowania dużego spektrum gatunkowego, zwłaszcza specjalistów środowiskowych związanych z nadbrzeżnymi osadami, należy umożliwić tworzenie i dynamiczne odtwarzanie brzegów z osadami aluwialnymi.

PIŚMIENNICTWO

- 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.
- Andersen J. 1968. The effect of inundation and choice of hibernation sites of *Coleoptera* living on river banks. *Norsk entomologisk Tidsskrift* 15: 115–133.
- Andersen J. 1978. The influence of the substratum on the habitat selection of *Bembidiini* (Col., Carabidae). *Norwegian Journal of Entomology* 25: 119–138.
- Andersen J. 1983a. Towards an ecological explanation of the geographical distribution of riparian beetles in western Europe. *Journal of Biogeography* 10: 421–435.
- Andersen J. 1983b. The habitat distribution of species of the tribe *Bembidiini* (Coleoptera, Carabidae) on banks and shores in northern Norway. *Notulae Entomologicae* 63: 131–142.
- Andersen J. 1985. Humidity responses and water balance of riparian species of *Bembidiini* (Coleoptera, Carabidae). *Ecology and Entomology* 10: 363–376.

- Andersen J., Hanssen O. 2005. Riparian beetles, a unique, but vulnerable element in the fauna of Fennoscandia. *Biodiversity and Conservation* 14: 3497–3524.
- 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>).
- Aukema B. 1995. The evolutionary significance of wing dimorphism in carabid beetles (*Coleoptera: Carabidae*). *Researches in Population ecology* 37: 105–110.
- 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 Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 15,2: 159–174.
- 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.
- 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.
- Bonn A. 2000. Flight activity of carabid beetles on a river margin in relation to fluctuating water levels. [In:] Brandmayr P. i in. (eds), *Natural History and Applied Ecology of Carabid Beetles*: 147–160. Pensoft Publishers, Sofia – Moscow.
- Boscaini A., Franceschini A., Maiolini B. 2000. River ecotones: carabid beetles as a tool for quality assessment. *Hydrobiologia* 422/423: 173–181.
- 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.
- Connell J. 1978. Diversity in tropical rainforests and coral reefs. *Science* 199: 1302–1310.
- 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 an evolutionary process (*Coleoptera: Carabidae*). *Entomologia Generalis* 6: 107–134.
- Dzioczek F., Henle K., Fockler F., Follner K., Scholz M. 2006. Biological indicator systems in floodplains – a review. *International Review of Hydrobiology* 91: 271–291.
- Ellis L.M., Crawford C.S., Molles M.C. 2001. Influence of annual flooding on terrestrial arthropod assemblages of a Rio Grande riparian forest. *Regulated Rivers: Research & Management* 17: 1–20.
- 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.
- Follner K., Henle K. 2006. The performance of Plants, Molluscs, and Carabid Beetles as Indicators of Hydrological Conditions in Floodplain Grasslands. *International Review of Hydrobiology* 91: 364–379.
- Fowles A.P. 1994. *Invertebrates of Wales: A River of Important Sites and Species*. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough, UK.
- Greenslade P.J.M. 1964. Pitfall trapping as a method for studying populations of Carabidae (*Coleoptera*). *Journal of Animal Ecology* 33: 301–310.
- 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.
- Hering D., Plachter H. 1997. Riparian ground beetles (*Coeloptera, Carabidae*) preying on aquatic invertebrates: a feeding strategy in alpine floodplains. *Oecologia* 111: 261–270.
- Höppner J., Hering D. 1997. Uferbewohnende Laufkäfer auf Schotterbänken von Fließgewässern des östlichen Rheinischen Schiefergebirges. *Entomologische Zeitschrift* 107: 465–481.
- Hughes F.M.R. 1997. Floodplain biogeomorphology. *Progress in Physical Geography* 21: 501–529.
- Jongman R.H.G., Ter Braak C.J.F., Van Tongeren O.F.R. 1995. *Data Analysis in Community and Landscape Ecology*. Reissued in 1995 by Cambridge University Press, Wageningen.
- 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 & Management* 9: 71–78.

- Lepš J., Šmilauer P. 2003. *Multivariate Analysis of Ecological Data using CANOCO*. Cambridge University Press.
- 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*: 31–46. EMS Publications, Newcastle upon Tyne.
- Luff M.L. 1975. Some features influencing the efficiency of pitfall traps. *Oecologia* 19: 345–357.
- 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.
- Matalin A.V. 1996. Use of light traps in ecological studies of round beetles (*Coleoptera*: *Carabidae*). *Entomological Review* 76: 282–293.
- 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.
- Paetzold J., Bernet J., Tockner K. 2006. Consumer-specific responses to riverine subsidy pulses in a riparian arthropod assemblage. *Freshwater Biology* 51: 1103–1115
- Palmén E. 1945. Über Quatierwechsel und submerse Überwinterung einiger terrestrischer Uferkäfer. *Annales Entomologici Fennici* 11: 22–34.
- Pinay G., Decamps H., Chauvet E., Fustec E. 1990. Functions of ecotones in fluvial system. [In:] Naiman R.J., Decamps H. (eds), *The Ecology and Management of Aquatic- Terrestrial Ecotones*: 141–169. UNESCO/MAB series 4, Parthenon, New Jersey.
- Plachter H. 1986. Die Fauna der Kies- und Schotterbaenke der Flueesse und Empfehlungen fuer ihren Schutz. *Ber Akademie fuer Naturschutz Laufen* 10: 119–147.
- Plachter H., Reich M. 1998. The significance of disturbance for populations and ecosystems in natural floodplains. [In:] *In Proceedings of the International Symposium on River Reastoration*: 29–38. 26–27 May, Tokyo.
- Rushton S.P., Luff M.L., Eyre M.D. 1991. Habitat characteristics of grassland *Pterostichus* species (*Coleoptera*, *Carabidae*). *Ecological Entomology* 16: 91–104.
- 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.
- 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.
- Sadler J.P., Bates A.J. 2007. *The Ecohydrology of Invertebrates Associated with Exposed Riverine Sediments*. [In:] Wood P.J., Hannah D.N., Sadler J.P. (eds), *Hydroecology and Ecohydrology: Past, Present and Future*: 37–52. Wiley & Sons West Sussex, England.
- 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.
- 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* 35,1: 46–50.
- 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. *Regulated Rivers: Research & Management* 12: 391–413.
- Sustek Z. 1994. Impact of water management on a Carabid community (*Insecta*, *Coleoptera*) in a Central European floodplain forest. *Quaderni di Stazione Ecologica di Museo Civico di Storia Naturale Ferrara* 6: 293–313.
- Teer 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)*.
- Ward J.V., Tockner K. 2001. Biodiversity: Towards a unifying theme for river ecology. *Freshwater Biology* 46: 807–819.
- Woodyer K.D. 1968. Bankfull frequency in rivers. *Journal of Hydrology* 6: 114–142.
- Van Looy K., Vanacker S., Jochems H., De Blust G., Dufrène M. 2005. Ground beetle habitat templates and riverbanks integrity. *River Research and Application* 21: 1133–1146.
- 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 Fuer Hydrobiologie Supplement* 101: 573–588.

SUMMARY

River floodplains are among the most endangered landscapes in Europe. They are affected by changed water regimes and increased land use pressure in the floodplain areas. Modifications of river channels for flood and erosion control, called 'channelization', reduce the frequency and extent of floodplain inundation as well as channel dynamics which are necessary for the ecological integrity of the river. A loss of seasonal flood peaks may lead to the succession of plant and animal communities which usually appeared higher above a low-flow channel in less frequently disturbed habitats.

The aim of the investigations was to identify factors responsible for sustaining riverine communities in stream sections with various bank regulation systems. The relationships between carabid beetles and the hydrotechnical schemes were studied on Porębianka Stream in the Polish Western Carpathians (Fig. 1). Three types of a regulated channel (Table 1, 2): channel with rapid hydraulic structures (without alluvial deposits below them), channel with drop hydraulic structures and concrete revetment walls along the banks, channel with banks lined with rip-rap, and reference unmanaged channel with high, eroded banks were chosen for the analyses. In each channel type, four replicates of 10 pitfall traps were established in three rows varying in distance to the water level. Over 7000 ground beetle specimens belonging to 78 species were collected during the study.

A detrended correspondence analysis (describing 20% of species variance for the first two axes) (Table 2) divided the recorded ground beetle communities into two main groups: communities inhabiting low channel benches and those living

on medium- and highly elevated benches (Fig. 2). However, among low channel bench communities, ground beetles of concrete bank revetments were placed close to high bench communities (Fig. 3, Table 3).

The forward selection of a canonical correspondence analysis revealed five factors significantly describing ground beetle communities (Table 4, 5). The most important factor, correlating with the first canonical axis (Fig. 4) ($r_w = 0.82$), was a presence of alluvial deposits ($\lambda = 0.36$, $F = 3.76$, $p < 0.001$). The second factor, corresponding to the second ordination axis (Fig. 5) ($r_w = 0.63$), was a height of the site above mean water level ($\lambda = 0.29$, $F = 2.53$, $p < 0.001$). The two first axes described 60% of the total variance in the data about species-environment relations (Table 5).

Riverine ground beetle assemblages were significantly nested according to the nestedness calculator based on null model (Fig. 5). For each of the three study channel benches and the whole dataset, the temperatures of the maximally packed matrices, indicating the degree of organization of species distribution between sites, were significantly lower than mean temperatures of randomly organised matrices of the same size. The most important correlate of nestedness for the whole of 60 assemblages was vegetation height ($r_s = 0.39$, $p < 0.001$) and site elevation above mean water level ($r_s = 0.27$, $p < 0.05$).

We conclude that the ground beetle assemblages of the studied channel regulation schemes respond mainly to hydraulic parameters of the stream. Elimination of frequent bank inundation due to the formation of a regulated channel of high flow capacity is the main factor responsible for the impoverishment of riverine communities and the loss of β diversity of stream banks.

ANEKS. Spis gatunków biegaczowatych w systemie potoku Porębianka. D – drapieżniki, R – roślinozercy, A – składające jaja wiosną, B – brachypteryczne, M – makropteryczne, H – dimorficzne.

Appendix. The list of ground beetles collected in the Porębianka stream system. D – predators, R – plant eaters, A – autumn breeders, S – spring breeders, B – brachypterous, M – macropterous, H – dimorphic.

Lp./ No.	Gatunek / Species	Skrót / Ab- breviation	Wielkość ciała (mm) / Body size (mm)	Preferencje pokarmowe / Food preferences	Okres rozrodu / Term of reproduction	Siła dyspersji / Dispersal power	Występowanie w Polsce / Distribution in Poland	Gatunki endemiczne / Endemic species	Gatunki chronione / Protected species	Terasa / Terrace			
										A	B	C	Σ
1		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	85
2	<i>Abax parallelepipedus</i> (Piller et Mitte, 1783)	Ab_prpi	18,6	D	S	B	17	0	0	4	106	360	487
3	<i>Abax parallelus</i> (Duftschmid, 1812)	Ab_par	15,1	D	S	B	13	0	0	26	75	208	322
4	<i>Acupalpus maculatus</i> (Schaum, 1860)	Ac_eleg	4,4	R	S	M	2	0	0	1	0	0	3
5	<i>Agonum muelleri</i> (Herbst, 1784)	Ag_mue	8,1	D	S	M	23	0	0	13	0	2	38
6	<i>Agonum sexpunctatum</i> (Linné, 1758)	Ag_sexp	8,7	D	S	M	24	0	0	105	3	14	146
7	<i>Amara aenea</i> (De Geer, 1774)	Am_ae	7,5	R	S	M	24	0	0	7	9	112	152
8	<i>Amara aulica</i> (Panzer, 1796)	Am_aul	12,5	R	A	M	21	0	0	2	9	2	34
9	<i>Amara communis</i> (Panzer, 1797)	Am_com	6,6	R	S	M	23	0	0	5	11	37	76
10	<i>Amara cursitans</i> C. Zimmermann, 1832	Am_cur	7,7	R	S	M	5	0	0	0	0	1	6
11	<i>Amara curta</i> Dejean, 1828	Am_cu	6,6	R	S	M	19	0	0	0	0	2	21
12	<i>Amara equestris</i> (Duftschmid, 1812)	Am_eque	8,9	R	A	M	18	0	0	0	2	0	20
13	<i>Amara famelica</i> C. Zimmermann, 1832	Am_fame	7,8	R	S	M	18	0	0	0	1	0	19
14	<i>Amara montivaga</i> Sturm, 1825	Am_mont	8,2	R	S	M	16	0	0	7	9	14	46
15	<i>Amara ovata</i> (Fabricius, 1792)	Am_ova	9	R	S	M	21	0	0	52	96	54	223
16	<i>Amara plebeja</i> (Gyllenhal, 1810)	Am_pleb	6,8	R	S	M	21	0	0	0	2	0	23
17	<i>Amara praetermissa</i> (C.R. Sahlberg, 1827)	Am_prae	6,8	R	A	M	11	0	0	0	3	2	16
18	<i>Amara schimperi</i> Wencker, 1866	Am_schi	7,7	R	S	M	8	0	0	11	0	23	42
19	<i>Amara similata</i> (Gyllenhal, 1810)	Am_simi	8,7	R	S	M	23	0	0	30	0	0	53
20	<i>Amara spreta</i> Dejean, 1831	Am_spr	7,8	R	S	M	22	0	0	45	1	3	71
21	<i>Anchomenus dorsalis</i> (Pontoppidan, 1763)	Anch_dors	6,8	D	S	M	21	0	0	1	0	0	22
22	<i>Anisodactylus binotatus</i> (Fabricius, 1787)	Anis_bin	11,1	D	S	M	24	0	0	47	2	0	73
23	<i>Asaphidion flavipes</i> (Linné, 1761)	As_flav	4,4	D	S	M	20	0	0	29	0	1	50
24	<i>Badister bullatus</i> (Schrank, 1798)	Bad_bul	5,4	D	S	M	20	0	0	1	0	2	23
25	<i>Bembidion ascendens</i> (K. Daniel, 1902)	Bem_asc	7,1	D	S	M	9	0	0	12	1	0	22
26	<i>Bembidion lampros</i> (Herbst, 1784)	Bem_lam	3,6	D	S	H	22	0	0	1	0	13	36
27	<i>Bembidion obtusum</i> Audinet-Serville, 1821	Bem_obt	3,1	D	S	H	9	0	0	1	0	0	10
28	<i>Bembidion properans</i> (Stephens, 1828)	Bem_prop	4	D	S	H	20	0	0	3	2	1	26
29	<i>Bembidion punctulatum</i> Drapiez, 1821	Bem_punc	5	D	S	M	16	0	0	1	0	1	18
30	<i>Bembidion ruficornis</i> (Sturm, 1825)	Bem_rufic	6,7	D	S	M	8	0	0	12	0	0	20
31	<i>Bembidion testaceum</i> (Duftschmid, 1812)	Ocy_test	5	D	S	M	12	0	0	30	0	1	43
32	<i>Bembidion tetracolum</i> Say, 1823	Ocy_tetr	5,4	D	S	H	21	0	0	12	1	0	34
33	<i>Bembidion tibiale</i> (Duftschmid, 1812)	Ocy_tib	6	D	S	M	14	0	0	5	0	0	19
34	<i>Bembidion varicolor</i> (Fabricius, 1803)	Ocy_var	5,3	D	S	M	11	0	0	27	0	0	38

35	<i>Calathus erratus</i> (C.R. Sahlberg, 1827)	Cal_erra	9,7	D	A	B	21	0	0	5	41	67	134			
36	<i>Carabus arcensis</i> Herbst, 1784	Car_arc	18	D	S	B	22	0	1	0	2	0	25			
37	<i>Carabus cancellatus</i> Illiger, 1798	Car_canc	23,5	D	S	B	23	0	1	7	5	8	44			
38	<i>Carabus convexus</i> Fabricius, 1775	Car_conv	17	D	S	B	23	0	1	36	68	92	220			
39	<i>Carabus coriaceus</i> Linné, 1758	Car_cori	36,5	D	A	B	24	0	1	4	11	37	77			
40	<i>Carabus glabratus</i> Paykull, 1790	Car_glab	28	D	A	B	23	0	1	1	0	0	25			
41	<i>Carabus granulatulus</i> Linné, 1758	Car_gran	19,5	D	S	H	23	0	1	58	95	34	211			
42	<i>Carabus linnei</i> Panzer, 1810	Car_lin	18,5	D	S	B	15	0	1	3	3	16	38			
43	<i>Carabus ulrichii</i> Germar, 1824	Car_ulri	27,5	D	A	B	16	0	1	2	4	43	66			
44	<i>Carabus violaceus</i> Linné, 1787	Car_viol	28,5	D	A	B	24	0	1	12	37	99	173			
45	<i>Chlaenius nitidulus</i> (Schrank, 1781)	Chla_niti	11,5	D	S	M	18	0	0	138	2	1	159			
46	<i>Chlaenius tibialis</i> Dejean, 1826	Chla_tib	11,1	D	S	M	15	0	0	18	2	0	35			
47	<i>Clivina collaris</i> (Herbst, 1784)	Cliv_col	5,4	D	S	M	17	0	0	8	0	0	25			
48	<i>Elaphrus aureus</i> P.W.J. Müller, 1821	Ela_aur	6,7	D	S	M	18	0	0	1	0	0	19			
49	<i>Elaphrus riparius</i> (Linné, 1821)	Ela_ripa	7	D	S	M	20	0	0	49	0	0	69			
50	<i>Harpalus affinis</i> (Schrank, 1781)	Har_aff	10,2	R	S	M	23	0	0	2	2	20	51			
51	<i>Harpalus latus</i> (Linné, 1758)	Har_lat	9,3	R	S	M	24	0	0	8	0	0	32			
52	<i>Harpalus luteicornis</i> (Duftschmid, 1812)	Har_lute	7,5	R	S	M	15	0	0	3	3	10	31			
53	<i>Laemostenus terricola</i> (Herbst, 1784)	Lae_terri	15,1	D	A	H	17	0	0	4	0	0	21			
54	<i>Limodromus assimilis</i> (Paykull, 1790)	Platyn_ass	11	D	S	M	5	0	0	100	27	61	193			
55	<i>Loricera pilicornis</i> (Fabricius, 1775)	Lor_pili	7,4	D	S	M	20	0	0	12	0	0	32			
56	<i>Molops piceus</i> (Panzer, 1793)	Mol_pice	12	D	S	B	17	0	0	3	4	13	37			
57	<i>Nebria brevicollis</i> (Fabricius, 1792)	Ne_bre	11,5	D	A	M	17	0	0	6	0	19	42			
58	<i>Nebria rufescens</i> (Strom, 1768)	Ne_rufe	10,2	D	S	M	11	0	0	3	0	0	14			
59	<i>Notiophilus palustris</i> (Duftschmid, 1812)	Not_pal	5,2	D	S	H	20	0	0	1	1	4	26			
60	<i>Oodes helopioides</i> (Fabricius, 1792)	Oo_hel	8,7	D	S	M	18	0	0	8	0	5	31			
61	<i>Oxytelaphus cordatus</i> (Duftschmid, 1812)	Op_cor	8,5	R	A	M	3	0	0	5	2	8	18			
62	<i>Oxytelaphus obscurus</i> (Herbst, 1784)	Ox_obsc	5,5	D	S	H	17	0	0	4	0	0	21			
63	<i>Panagaeus cruxmajor</i> (Linné, 1758)	Pan_crux	8,1	D	S	M	16	0	0	3	0	0	19			
64	<i>Patrobus assimilis</i> Chaudoir, 1844	Patr_assi	7,8	D	S	B	5	0	0	8	0	0	13			
65	<i>Poecilus cupreus</i> (Linné, 1758)	Poe_cup	12,1	D	S	M	23	0	0	75	4	8	110			
66	<i>Poecilus lepidus</i> (Leske, 1785)	Poe_lepi	12,9	D	A	H	24	0	0	77	20	1	122			
67	<i>Poecilus versicolor</i> (Sturm, 1824)	Poe_vers	10,7	D	S	M	22	0	0	391	248	599	1260			
68	<i>Pterostichus burmeisteri</i> Heer, 1838	Pte_burm	13,5	D	A	B	11	0	0	1	1	5	18			
69	<i>Pterostichus foveolatus</i> (Duftschmid, 1812)	Pte_fove	13,3	D	A	B	6	1	0	0	2	0	9			
70	<i>Pterostichus melanarius</i> (Illiger, 1798)	Pte_melan	15,7	D	A	H	24	0	0	146	60	491	721			
71	<i>Pterostichus niger</i> (Schaller, 1783)	Pte_nig	18,5	D	A	M	24	0	0	45	39	340	448			
72	<i>Pterostichus nigrita</i> (Paykull, 1790)	Pte_nigr	11	D	S	M	24	0	0	9	1	5	39			
73	<i>Pterostichus oblongopunctatus</i> (Fabricius, 1787)	Pte_oblo	11,4	D	S	M	24	0	0	50	61	104	239			
74	<i>Pterostichus strenuus</i> (Panzer, 1796)	Pte_stre	6,1	D	S	H	22	0	0	4	0	7	33			
75	<i>Pterostichus unctulatus</i> (Duftschmid, 1812)	Pte_unct	6,9	D	A	B	8	1	0	1	0	0	10			
76	<i>Stenolophus teutonius</i> (Schrank, 1781)	Sten_teu	6,6	D	S	M	16	0	0	4	0	0	20			
77	<i>Pterostichus melanarius</i> (Illiger, 1798)	Pte_mel	15,7	D	S	B	23	0	0	1	17	34	52			
78	<i>Trichotichmus laevicollis</i> (Duftschmid, 1812)	Trich_laev	7,6	R	S	H	15	0	0	1	5	17	38			
Suma:													1818	1093	3017	7285