

## MALAKOFAUNA POWODZIOWYCH OSADÓW PRĄDNIKA W OJCOWSKIM PARKU NARODOWYM

MALACOFAUNA OF THE PRĄDNIK RIVER FLOOD DEPOSITS IN THE OJCÓW NATIONAL PARK

Stefan Witold ALEXANDROWICZ

*Katedra Stratygrafii i Geologii Regionalnej, Akademia Górniczo-Hutnicza, al. Mickiewicza 30, 30-059 Kraków*

**Abstract:** Rich assemblages of mollusc shells have been found in the Ojców National Park, in sediments accumulated along the Prądnik River during the flood in the spring of 1996. These thanatocoenoses comprise over 18.5 thousand specimens of 79 taxa, including 11 species not noted in this area until now. Mesophile, woodland and open-country snails are the main components of these assemblages, characterised by an inconsiderable differentiation. They are enriched in shadow-loving species in relation to subfossil faunas reported from Late Holocene muds deposited during the last millennium. This difference reflects the growing afforestation of the area since the creation of the national park. Shells of molluscs living on the valley floor prevail in thanatocoenoses while shells of species deriving from slopes occur as an admixture. The last mentioned are accumulated at the mouths of gorges and dry valleys, enriching the material transported along the river valley. The mollusc fauna of the Ojców National Park is clearly reflected in thanatocoenoses, a case typical of deep valleys with steep slopes and narrow floors.

**Key words:** thanatocoenoses, molluscan assemblages, flood sediments, Ojców National Park, southern Poland.

*Manuscript received:* February 2000

*accepted:* March 2000

**Treść:** Bogate zespoły skorupki mięczaków zostały znalezione w Ojcowskim Parku Narodowym, w osadach utworzonych na brzegach Prądnika podczas powodzi wiosną 1996 roku. Są to tanatocenozy obejmujące ponad 18,5 tysiąca skorupki reprezentujących 79 taksonów, w tym 11 gatunków nie notowanych dotychczas na terenie parku. Zróżnicowanie tych zespołów na stanowiskach usytuowanych wzdłuż biegu rzeki jest nieznaczne, a głównymi ich komponentami są ślimaki mezofilne, leśne i typowe dla środowisk otwartych. Od faun subfosalnych różnią się one znacznie większym udziałem ślimaków cieniulubnych, co jest związane z postępującym zalesieniem stoków w ciągu ostatnich 50 lat, czyli od czasu objęcia ochroną doliny Prądnika. W tanatocenozach główny udział mają skorupki mięczaków żyjących na dnie doliny, a domieszkę tworzą gatunki pochodzące ze stoków. Te ostatnie są dostarczane głównie przy wyłotach wąwozów i suchych dolinek, a wzbogacają one materiał transportowany przez rzekę i decydują o przyroście ilości gatunków w kolejnych odsypach muszlowych. Stopień odwzorowania współczesnej malakofauny Ojcowskiego Parku Narodowego w tanatocenozach jest bardzo znaczny, co jest typowe dla głęboko wciętych dolin o stromych stokach i wąskim dnie.

### WSTĘP

W maju 1996 roku doliny rzek i potoków odwadniających Płaskowyż Ojcowski na Wyżynie Krakowskiej odwiedziła powódź o rzadko spotykanym nasileniu. Materiał niesiony wówczas przez wezbraną rzekę gromadził się na przeszkodach, głównie na ogrodzeniach i przegrodach, wśród krzewów i kęp drzew, za przyczółkami mostowymi, na zewnętrznych częściach zakoli i w okresowo utworzonych rozlewiskach. Zawierał on obfite nagromadzenia skorupki mięczaków czyli tanatocenozy muszlowe, jakie od ponad

stu lat są przedmiotem zainteresowania malakologów notujących występowanie i zasięg poszczególnych gatunków ślimaków i małżów. Jednym z pierwszych autorów, który zwrócił na nie uwagę był Kotuła (1882). Przedstawił on skład i ilościową strukturę zespołu zdominowanego przez jeden tylko gatunek, związany ze środowiskami otwartymi, co wyraźnie wyróżniało tę asocjację spośród innych. Pierwsze uogólnione interpretacje wyników badań nad fauną deponowaną przez wezbrane rzeki podali Geyer (1908) i Clessin (1908a, b), metody zbierania i opracowywania takich materiałów opisał Vohland (1910), natomiast przeglą



podstawowych pojęć oraz opis sposobów formowania się tanatocenozy w relacji do charakteru środowisk otaczających dolinę zawdzięczamy Wasmundowi (1926). Na przytoczenie zasługuje także pogląd sformułowany przez Klemma (1973), według którego jedynie wielokrotnie powtarzane studia nad fauną odkładaną w dolinie przez powódzie, umożliwiają stwierdzenie obecności wszystkich gatunków ślimaków i małżów, żyjących na terenie dorzecza. Tanatocenozy muszlowe cechują się często szczególnie bogactwem, toteż nawet pojedyncze próbki pozyskiwane okazjonalnie w rejonach słabo dotychczas poznanych, mogą służyć za podstawę dla określania składu żyjących tam zespołów mięczaków (Körnig 1987, S.W. Alexandrowicz 1999b).

Mechanizm powstawania rzecznych odsypów muszlowych odpowiada warunkom tworzenia się zespołów malakofauny, znajdujących we fluwialnych facjach osadów czwartorzędowych (Zeissler 1963). W związku z tym podjęcie szczegółowych badań nad współcześnie deponowanymi tanatocenozy ma istotne znaczenie dla prawidłowej interpretacji faun subfossylnych i stanowi element studiów aktualistycznych, realizowanych od kilkunastu lat przez autora (S.W. Alexandrowicz 1991a, 1997a, 1998). Mają one na celu zarówno ustalenie składu i zmienności zespołów związanych z poszczególnymi typami środowisk, jak też określenie optymalnych metod ich opracowywania (S.W. Alexandrowicz 1987, 1999a). Podobne studia, dotyczące nagromadzeń szczątków roślinnych (głównie nasion i owoców) były prowadzone w dolinach kilku rzek na obszarze południowej Polski (Pelc 1983, Cabaj i Pelc 1991, Cabaj 1993).

Tanatocenozy muszlowe zebrane w dolinie Prądnika dostarczyły bogatego materiału do badań malakologicznych, który z jednej strony wzbogaca stan rozpoznania fauny Ojcowskiego Parku Narodowego, a z drugiej strony naświetla warunki tworzenia się zespołów mięczaków, występujących w sedimentach deponowanych w środowisku fluwialnym w czasie silnie wzmożonego przepływu i wysokiego poziomu wody. Studium nad tymi tanatocenozy zostało podjęte w ramach programu badawczego finansowanego przez Komitet Badań Naukowych jako grant nr 6 PO4F 053 15, a realizowanego w Pracowni Ekologii Katedry Stratygrafii i Geologii Regionalnej Akademii Górniczo-Hutniczej w Krakowie.

## PRZEBIEG POWODZI

Nawalne opady atmosferyczne i związane z nimi wezbrania powodziowe w ciągu kilku ostatnich stuleci parokrotnie nawiedzały dolinę Prądnika, a informacje o nich zestawili Partyka (1999). Jedną z takich powodzi o szczególnym nasileniu, opisana przez Wagę (1857), zdarzyła się 21 lipca 1854, a kolejna miała miejsce 22 maja 1937, kiedy to w Ojcowie dno doliny zostało pokryte przez muliste aluwia i stożki gruzowe, a lokalnie uległo ono erozyjnemu rozcięciu (Kon-dracki 1937).

W roku 1996 katastrofalna w skutkach powódź została

wywołana przez dwie nawalne ulewy, które nastąpiły w dniach 15 i 18 maja, a centrum ich znajdowało się w tym samym rejonie, w okolicach Sułoszowej. Cechy hydrologiczne tego wezbrania i towarzyszące mu warunki meteorologiczne zostały szczegółowo opisane (Cebulak i Niedźwiedź 1998, Niedbała i Soja 1998). Suma opadów pierwszej ulewy została oszacowana na 80 mm, a drugiej na 120 mm. W swoim górnym odcinku rzeka wystąpiła z koryta i osiągnęła wartość splotu jednostkowego przekraczającą wielkość, przyjmowaną za graniczną w warunkach polskich. W drugiej fazie powodzi (18 maja) rzeka wystąpiła z koryta, osiągając całą powierzchnię terasy zalewowej. Między Sułoszową a Pieskową Skałą terasa ta była pokryta wodą do wysokości jednego metra, natomiast między Ojcowem a Prądnikiem Korzkiewskim oraz w środkowym odcinku doliny fala powodziowa była znacznie bardziej spłaszczona. Całe to zdarzenie spowodowało znaczne szkody materialne a zarazem pozostawiło po sobie liczne formy erozyjne i akumulacyjne, w tym osady obfitujące w skorupki mięczaków.

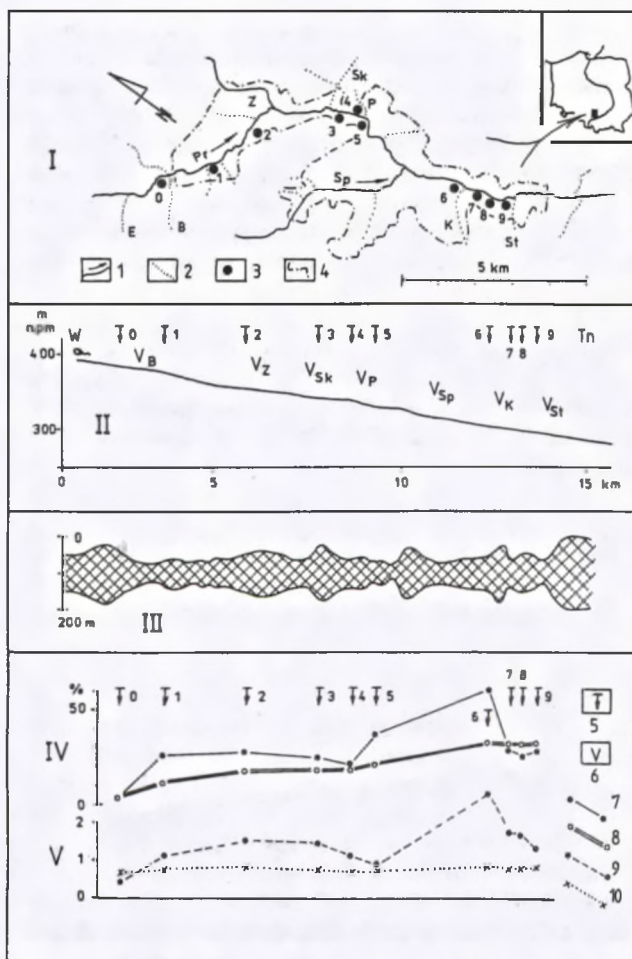
## CHARAKTERYSTYKA TERENU BADAŃ

Rzeka Prądnik jest lewobrzeżnym dopływem Wisły o długości 32,3 km, jej źródła znajdują się w Sułoszowej a ujście w Krakowie. W swoim najwyższym odcinku dolina jest sucha lub tylko okresowo odwadniana i przechodzi w kilka palczasto rozgałęziających się rozłogów. Średni spadek rzeki wynosi 6,4‰, a największy spadek (7,9‰) przypada na jej górny odcinek, przecinający Ojcowski Park Narodowy (ryc. 1, I). Powierzchnia dorzecza wynosi około 196 km<sup>2</sup>, z czego 8,1% znajduje się na obszarze parku (Partyka 1988).

W górnym odcinku doliny między Sułoszową a Prądnikiem Korzkiewskim rzeka jest zasilana tylko jednym stałym dopływem – Saspówką (Sp), natomiast uchodzą do niej liczne wąwozy oraz suche i okresowo odwadniane doliny, z których najważniejszymi są: Paskowe Doły, Babie Doły, Dolina Zachwytu, Dolina od Skały, Dolina Paduch, Wąwóz Korytania i Wąwóz Stodoliska (ryc. 1, I, II: B, Z, Sk, P, K, St). Dno doliny głównej jest płaskie, oddzielone od stromych stoków wyraźnie zaznaczonym załomem (Drzał 1954, Małecki 1977). Tworzy je terasa akumulacyjna o wysokości 2–4 m zbudowana z osadów holocenijskich, wykształconych jako mulki torfowe i wapiaste oraz pylaste mady, zawierające bogate zespoły mięczaków (S. W. Alexandrowicz 1988, 1997b). Szerokość jej waha się w granicach 60–140 m ale w paru zwężeniach nie przekracza 30 m (ryc. 1, III). Nurt rzeki podmywa zbocza doliny tylko w niektórych odcinkach, a ich udział w całym przebiegu doliny wynosi około 25%. Nie zachowały się tu natomiast wyższe, starsze terasy akumulacyjne, podczas gdy wyraźnie wykształcony jest system teras skalnych, opisanych przez Drzał (1954), Dżułyńskiego i in. (1966) oraz Małeckiego (1977).

W obrębie parku narodowego dolina Prądnika jest wcięta w Płaskowyż Ojcowski na głębokość 60–100 m i obra-





Ryc. 1. Dolina Prądnika w Ojcowskim Parku Narodowym. I – plan sytuacyjny, Pr – Prądnik, Sp – Saspówka, 0–9 – miejsca pobrania próbek, II – profil podłużny doliny, Tn – tanatocoenozy (0–9), W – źródło, III – szerokość dna doliny, IV – zmiany zalesienia doliny Prądnika, V – zmiany wybranych cech zespołów mięczaków, (II–V – wspólna skala pozioma), 1 – rzeka, 2 – suche doliny, dopływy i wąwozy, 3 – punkty pobrania próbek, 4 – granica Ojcowskiego Parku Narodowego, 5 – tanatocoenozy (0–9), 6 – ujścia bocznych dolin i wąwozów, 7 – stopień zalesienia, 8 – przyrost zalesienia, 9 – stosunek udziału ślimaków cieniolutnych do preferujących środowiska otwarte, 10 – wartość wskaźnika różnorodności zespołów (TDA), E – Paskowe Doły, B – Babie Doły, Z – Dolina Zachwytu, Sk – dolina Od Skały, P – Paduch, K – Korytania, St – Stodoliska.

Fig. 1. Prądnik River Valley in the Ojców National Park. I – situation, Pr – Prądnik River, Sp – Saspówka River, 0–9 – samples, II – longitudinal section through the valley, Tn – thanatocoenoses, W – spring, III – breadth of the valley bottom, IV – changes in forest cover, V – selected features of mollusc assemblages (II–V – the same longitudinal scale), 1 – river, 2 – tributaries, gorges and dry valleys, 3 – samples, 4 – border of the national park, 5 – thanatocoenoses (0–9), 6 – outlets of side valleys, 7 – forest cover, 8 – increase in forest cover, 9 – relation between shadow-loving and open-country snails, 10 – diversity index (TDA), E, B, Z, Sk, P, K, St – names of tributaries (as above).

mowana przez strome stoki oraz wysokie skałki i ściany skalne, zbudowane ze skalistych wapieni górnej jury (Smoleński 1924, S.W. Alexandrowicz i Z. Alexandrowicz 1977). W ich obrębie występują bardzo liczne jaskinie oraz schroniska i kieszenie skalne (Kowalski 1951, Gradziński 1977). Charakterystyczną cechą tego krasowego obszaru jest obecność kilkudziesięciu obfitych źródeł wypływających u podnóży stoków i form skałkowych (S.W. Alexandrowicz i Wilk 1962). W odcinku środkowym, między Prądnikiem Korzkiewskim a Zielonkami, dolina Prądnika jest wcięta na głębokość nie przekraczającą 40–50 m i obrzeżona stokami pokrytymi lessem, z nielicznymi odsłonięciami wapieni górnej jury lub górnej kredy (Bukowy 1956). Jest ona tu parokrotnie szersza niż na terenie parku narodowego, ale jej dno zajmuje ta sama, płaska i rozległa terasa holocenińska (Lewiński 1913, S.W. Alexandrowicz 1988, 1997b).

Stopień zalesienia całego dorzecza Prądnika nieznacznie przekracza 9%, ale w górnej części doliny osiąga blisko 17%. Lasy o typie buczyn, grądów i borów mieszanych pokrywają stoki i część wierzchowy na terenie parku narodowego, a otaczająca część płaskowyżu jest wylesiona i zajęta przez uprawy. Na dnie doliny zespoły drzewiasto-krzewiaste mają zasięg ograniczony niemal wyłącznie do wąskiego pasa ciągnącego się wzdłuż koryta rzeki (Medwecka-Kornaś 1977). Strefa, w której procesy splukiwania działają najbardziej efektywnie i z której odprowadzana jest największa ilość materiału, obejmuje stoki i wąski pas wierzchowy przy ich górnej krawędzi. Przyrost zalesienia w obrębie tej strefy, wyznaczony wzdłuż biegu doliny od Sułoszowej do Prądnika Korzkiewskiego wykazuje wartości wzrastające od 5% powyżej Pieskowej Skały do 35% przy wylocie wąwozu Korytania, a jej zalesienie przekracza lokalnie 60% (ryc. 1, IV).

## MATERIAŁ I METODY

Próbki do badań malakologicznych były kolekcjonowane dwa tygodnie po powodzi od 2 do 6 czerwca 1996. Były to próby zbiorcze, które zostały pobrane w 10 opisanych poniżej stanowiskach rozmieszczonych wzdłuż doliny Prądnika na odcinku od Sułoszowej po Prądnik Korzkiewski, a oznaczonych symbolami 0–9. Trzy z nich są usytuowane w górnym odcinku doliny między Sułoszową a Grodziskiem powyżej skrzyżowania z drogą odchodzącą do Skały, trzy kolejne reprezentują środkowy odcinek Parku Narodowego między Grodziskiem a Ojcowem, natomiast pozostałe cztery pochodzą z dolnego, południowego odcinka, z przysiółków Prądnik Ojcowski, Prądnik Czajowski i Prądnik Korzkiewski (ryc. 1, I). Odsypy powodziowe utworzyły się na terasie niskiej i na spłaszczeniach przykorytowych w formie mniejszych lub większych płatów, wydłużonych soczewek i wałków oraz dużych kopiastych stosów złożonych z gałęzi, patyków oraz materiału detrytycznego o różnej wielkości i uziarnieniu, z domieszką nasion, owoców i skorupki mięczaków oraz składników antropogenicznych.

**Stanowisko 0** – południowo-wschodnia część wsi Sułoszowa poza granicą parku narodowego, prawy brzeg doliny



Prądnika przy wylocie Wąwozu Babie Doły. Odsyp powodziowy średnio- i gruboziarnisty utworzył się na terasie niskiej w formie kilku małych płatów i wydłużonych soczewek, wśród krzewów leszczyny i czarnego bzu.

**Stanowisko 1** – Pieskowa Skała, prawy brzeg doliny Prądnika przy wylocie Wąwozu Sokolec. Odsyp w formie wydłużonych wałków i wąskich płatów, złożony z materiału o różnej wielkości z warstewkami drobodetrytycznymi, osadzony na podłożu trawiastym u podnóża stromeego stoku na terasie niskiej.

**Stanowisko 2** – Młynnik, przy dolnym mostku, około 250 m powyżej wylotu Doliny Zachwytu. Kilka dużych płatów i kopiastych stogów materiału detrytycznego, usytuowanych po obu brzegach rzeki na terasie niskiej w kępach krzewów i drzew. Warstewki i soczewki materiału drobodetrytycznego zawierały szczególnie liczne nagromadzenia skorupki mięczaków, dzięki czemu tanatocenoza jest bardzo bogata.

**Stanowisko 3** – prawy brzeg Prądnika na terasie niskiej poniżej Grodziska, u podnóża stoku przy wylocie Wąwozu Węgielnik. Utworzył się tu bardzo rozległy płat tanatocenozy z dużym udziałem osadu drobno- i średniodetrytycznego, obfitującego w malakofaunę.

**Stanowisko 4** – lewy brzeg doliny w miejscu jej zwężenia u podnóża stoku poniżej grupy Skałek Pastuszych, 100–150 m na południe od młynu Boronia. Były to tanatocenozy linijne, wykształcone w formie wałków materiału drobno- i średniodetrytycznego z obfitą koncentracją skorupki mięczaków.

**Stanowisko 5** – prawy brzeg rzeki pod Skałą Górczyna poniżej wylotu Doliny Paduch. Odsyp ten złożony był z kilku płatów i wydłużonych soczewek materiału o różnym uziarnieniu, osadzonego wśród gęstych krzewów u podnóża skalistego stoku.

**Stanowisko 6** – prawy brzeg doliny w Prądniku Ojcowskim, powyżej wylotu Wąwozu Korytania. Niezbyt obfita tanatocenoza utworzyła się na płaskiej powierzchni terasy niskiej pokrytej obfitą roślinnością trawiastą, jako odsypy linijne, wałki i wydłużone soczewki osadu grubo- i średniodetrytycznego.

**Stanowisko 7** – prawy brzeg doliny w Prądniku Czajowskim, u podnóża Skały Wójtowej. Duży odsyp w formie stosu złożonego z materiału o różnym uziarnieniu powstał tu na terasie niskiej w kępie krzewów czarnego bzu. Jest to najbogatszy ze znalezionych zespołów, a frakcja drobnodetrytyczna, występująca w stropowej części tanatocenozy zawierała znaczną domieszkę mułku i drobnoziarnistego piasku.

**Stanowisko 8** – prawy brzeg doliny naprzeciwko domu Caritas. Odsyp liniorny średnio- i drobnoziarnisty został nagromadzony u podnóża i w najniższej części stoku powyżej drogi wśród krzewów.

**Stanowisko 9** – prawy brzeg doliny powyżej wylotu Wąwozu Stodoliska, u podnóża Skały Suczej. Był to odsyp wykształcony jako kilka grubych płatów materiału o różnej wielkości, osadzony wśród krzewów i roślinności trawiastej.

Sposób pobierania próbek z tanatocenz rzecznych został szczegółowo opisany przez autora (S.W. Alexandrowicz 1999a).

Materiał do badań malakologicznych grupuje się głównie w drobnych frakcjach osadu, toteż w trakcie pobierania próbek korzystne było eliminowanie fragmentów dużych, zwłaszcza gałązek i patyków, fragmentów drewna oraz składników antropogenicznych o rozmiarach przekraczających kilka centymetrów. Na każdym z 10 stanowisk zebrana została próba seryjna obejmująca 5 próbek jednostkowych, które reprezentują cały odsyp (w sumie 50 próbek). Pobrany materiał po dokładnym wysuszeniu w temperaturze pokojowej był rozsiwany na 5 frakcji, z których wybrano następnie wszystkie skorupki i oznaczalne ułamki skorupki mięczaków. Obejmuje on 18515 okazów zaliczonych do 79 taksonów (tab. 1). Zbiory okazów z dwóch stanowisk były na tyle oblepione osadem mineralnym, że wymagały one oczyszczenia przez przepłukanie w wodzie z użyciem mieszadła magnetycznego.

Interpretacja danych została przeprowadzona z zastosowaniem podstawowych metod opisanych przez Łożka (1964) i przez autora (S.W. Alexandrowicz 1987, 1992, 1999a). Objęła ona zestawienie spektrów malakologicznych gatunkowych i osobniczych (MSS i MSI) z uwzględnieniem zarówno uproszczonego jak i pełnego zestawu grup ekologicznych (5 i 10 grup) oraz trójkątnego diagramu interpretacyjnego, obliczenie wskaźników różnorodności poszczególnych zespołów (TDA) i stopnia zróżnicowania fauny, zwanego również indeksem jej stabilności (ADI) oraz analizę taksonomiczną, przeprowadzoną z zastosowaniem formuły jakościowej (Marczewski i Steinhaus 1959, S.W. Alexandrowicz 1987, 1999a). Opisany sposób pobierania próbek umożliwił wyznaczenie struktury stałości i dominacji gatunków w obrębie każdej tanatocenozy i w całym zestawie próbek wraz z wyznaczeniem syntetycznych wskaźników znormalizowanych ( $C_i$ ,  $D_i$ ). Określone są także kategorie stałości i dominacji, wskazane przez Dobrowolskiego (1963) a sprecyzowane i użyte w badaniach malakologicznych przez Strzelec (1993). Zostały one oznaczone następującymi symbolami: C – gatunek o stałości przekraczającej 50%, c – gatunek o stałości mniejszej, D – gatunek o dominacji przekraczającej 5%, d – gatunek o dominacji mniejszej. W ten sposób, zgodnie z poprzednio zaproponowanym schematem (Dobrowolski 1963) można było wyróżnić gatunki: CD – pospolite i liczne, Cd – pospolite i nieliczne, cD – rzadkie i liczne oraz cd – rzadkie i nieliczne (tab. 1).

Podstawowe cechy zespołów fauny tworzących poszczególne tanatocenozy (0–9), a to ilość gatunków i okazów, wartości wskaźników różnorodności, znormalizowane wskaźniki stałości i dominacji, wartości współczynnika udziału gatunków ceniolubnych w stosunku do preferujących środowiska otwarte oraz przyrost ilości taksonów zostały podane w tabeli 2, natomiast gatunki zaliczone do najwyższych klas stałości i dominacji w tabeli 3.

Podobieństwa i różnice między poszczególnymi tanatocenzami zostały wyznaczone przez zastosowanie analizy taksonomicznej, a w szczególności jej wariantu jakościowego i póliłościowego (S.W. Alexandrowicz 1987). Analiza sekwencji zespołów mięczaków i zmian charakteryzujących je indeksów w kolejnych tanatocenzach, usytuowanych wzdłuż biegu rzeki od jej źródeł po ujście została



Tabela 1. Lista gatunków mięczaków występujących w tanatocenozach Prądnika. E – grupy ekologiczne: F – ślimaki cieniolutne, O – ślimaki środowisk otwartych, M – gatunki mezofilne, H – ślimaki wilgociolubne, W – mięczaki wodne, 0–9 – numery stanowisk (tanatocenozy), C – wskaźnik stałości, D – wskaźnik dominacji, K – kategoria stałości i dominacji, N – ilość okazów; symbole liczebności skorupki: I – 1–3, II – 4–9, III – 10–31, IV – 32–99, V – 100–316, VI – 317–999.

Table 1. List of species from the thanatocoenoses of the Prądnik River. E – ecological groups: F – shadow-loving snails, O – open-country snails, M – mesophilous species, H – hygrophilous snails, W – water molluscs, 0–9 – symbols of localities (thanatocoenoses), C – constancy index, D – domination index, K – category of constancy and domination, N – number of specimens, symbols of shell numbers: I – 1–3, II – 4–9, III – 10–31, IV – 32–99, V – 100–316, VI – 317–999.

E	Taxon	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	C	D	K	N
F	<i>Acicula polita</i> (Hartmann)				I					I		1	1	cd	3
F	<i>Vertigo pusilla</i> Müller						I		I	I	I	2	1	cd	5
F	<i>Orcula doliolum</i> (Bruguiere)									I		1	1	cd	1
F	<i>Acanthinula aculeata</i> (Müller)										I	1	1	cd	2
F	<i>Ena montana</i> (Draparnaud)	I		III	III	I		I	II	II	II	4	1	Cd	46
F	<i>Ena obscura</i> (Müller)									I		1	1	cd	1
F	<i>Discus rotundatus</i> (Müller)	II	II	III	III	V	III	III	IV	III	IV	5	2	Cd	425
F	<i>Discus ruderatus</i> (Ferussac)										I	1	1	cd	2
F	<i>Vitrea diaphana</i> (Studer)	I		I	I	IV	II		II		I	3	1	Cd	64
F	<i>Vitrea subrimata</i> (Reinhardt)			I	I		I					2	1	cd	4
F	<i>Vitrea crystallina</i> (Müller)	IV	V	V	VI	VI	V	V	V	V	V	5	4	CD	2586
F	<i>Aegopinella pura</i> (Alder)	III	IV	IV	V	VI	IV	IV	V	IV	V	5	3	CD	1108
F	<i>Aegopinella minor</i> (Stabile)					I			I		II	2	1	cd	9
F	<i>Oxychilus depressus</i> (Sterki)	I		I	I		I		III			3	1	cd	17
F	<i>Daudebardia rufa</i> (Draparnaud)										I	1	1	cd	1
F	<i>Cochlodina laminata</i> (Montagu)			I	I	II			I	I		3	1	cd	14
F	<i>Cochlodina orthostoma</i> (Menke)					I				I		1	1	cd	3
F	<i>Macrogastra ventricosa</i> (Draparnaud)					I	I	II	II	II	I	3	1	Cd	20
F	<i>Macrogastra plicatula</i> (Draparnaud)	I						I				1	1	cd	3
F	<i>Alinda biplicata</i> (Montagu)	III	III	IV	IV	V	III	IV	V	IV	IV	5	2	Cd	598
F	<i>Bradybaena fruticum</i> (Müller)	I		I	I	I		I	II	I	II	4	1	Cd	15
F	<i>Perforatella bidentata</i> (Gmelin)	II		III	III	III	III	III	V	IV	IV	5	2	Cd	331
F	<i>Perforatella incarnata</i> (Müller)		I	I	II	III		I	III	II	III	4	1	Cd	51
F	<i>Perforatella vicina</i> (Rossmäessler)									I		1	1	cd	2
F	<i>Perforatella umbrosa</i> (Pfeiffer)	I				I	I	II	II	I	II	4	1	Cd	20
F	<i>Trichia unidentata</i> (Draparnaud)	I		I	I				I		I	3	1	cd	7
F	<i>Arianta arbustorum</i> (Linnaeus)		I	I								1	1	cd	3
F	<i>Chilostoma faustinum</i> (Rossmäessler)			I				I	I	I	I	3	1	cd	9
F	<i>Isognomostoma isognomostoma</i> (Schröt.)		I	I	I			I	I	II	III	4	1	Cd	25
F	<i>Helix pomatia</i> (Linnaeus)	I		I	I				I	I		3	1	cd	8
O	<i>Cochlicopa lubricella</i> (Porro)			I	I	II	I					2	1	cd	14
O	<i>Pyramidula rupestris</i> (Draparnaud)				I	I	I				I	2	1	cd	6
O	<i>Truncatellina cylindrica</i> (Ferussac)	I	II		II	V	III	I	II	II	II	5	2	Cd	267
O	<i>Vertigo pygmaea</i> (Draparnaud)	I	II	II	III	IV	III	II	III	III	III	5	1	Cd	114
O	<i>Chondrina clienta</i> (Westerlund)								I	I	I	2	1	cd	5
O	<i>Pupilla muscorum</i> (Linnaeus)	III	III	IV	III	IV	III	II	IV	III	IV	5	2	Cd	301
O	<i>Pupilla sterri</i> (Voith)									I		1	1	cd	2

Tabela 1 cd.

E	Taxon	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	C	D	K	N
O	<i>Vallonia pulchella</i> (Müller)	V	V	V	V	VI	V	IV	V	V	V	5	4	CD	2310
O	<i>Vallonia costata</i> (Müller)	III	IV	IV	IV	V	IV	III	V	IV	V	5	2	Cd	774
O	<i>Chondrula tridens</i> (Müller)	I										1	1	cd	1
O	<i>Cecilioides acicula</i> (Müller)		II	I	II	III	II	III	IV	III	IV	5	1	Cd	153
O	<i>Helicella obvia</i> (Menke)			I			I					1	1	cd	4
O	<i>Euomphalia strigella</i> (Draparnaud)		I			I	I	I	I		I	3	1	Cd	9
O	<i>Cepaea vindobonensis</i> (Ferussac)				I	I			I			2	1	cd	4
M	<i>Carychium tridentatum</i> (Risso)	I	V	V	VI	VI	V	V	VI	V	VI	54	4	CD	3152
M	<i>Succinea oblonga</i> Draparnaud					I	I		I	I		2	1	cd	6
M	<i>Cochlicopa lubrica</i> (Müller)	IV	IV	V	V	V	IV	IV	V	IV	V	5	3	CD	1151
M	<i>Columella edentula</i> (Draparnaud)	I	I	III	III	IV	III	III	IV	IV	IV	5	2	Cd	334
M	<i>Vertigo substriata</i> (Jeffreys)							I		I		1	1	cd	3
M	<i>Vertigo alpestris</i> Alder								I			1	1	cd	1
M	<i>Vertigo angustior</i> Jeffreys			I	I				I	I		2	1	cd	8
M	<i>Punctum pygmaeum</i> (Draparnaud)	I	I	I	I	V	I	I	II		III	5	2	Cd	276
M	<i>Vitrina pellucida</i> (Müller)	II	III	IV	III	IV	III	III	IV	III	IV	5	2	Cd	282
M	<i>Vitrea contracta</i> (Westerlund)	III	IV	IV	IV	V	IV	IV	V	IV	IV	5	2	Cd	716
M	<i>Nesovitrea hammonis</i> (Ström)	III	IV	V	V	V	IV	IV	V	V	V	5	3	CD	1066
M	<i>Limacidae</i>								I		I	1	1	cd	3
M	<i>Euconulus fulvus</i> (Müller)	II	I	III	III	IV		I	III	III	III	5	1	Cd	163
M	<i>Clausilia parvula</i> Ferussac					IV		I	I	II	I	3	1	cd	44
M	<i>Clausilia dubia</i> Draparnaud					III			I			1	1	cd	24
M	<i>Trichia villosula</i> (Draparnaud)	II	II	IV	IV	III	III	III	IV	IV	IV	5	2	Cd	381
M	<i>Trichia lubomirski</i> (Ślósarski)					I	I	I	II			2	1	cd	9
M	<i>Helicigona lapicida</i> (Linnaeus)									I	I	1	1	cd	3
H	<i>Carychium minimum</i> (Müller)		IV	V	V	V	IV	III	V	IV	V	5	2	Cd	715
H	<i>Succinea putris</i> (Linnaeus)			II	II	III	I	II	II	II	III	4	1	Cd	53
H	<i>Vertigo antivertigo</i> (Draparnaud)			I	I	II	I		I		I	3	1	Cd	18
H	<i>Zonitoides nitidus</i> (Müller)	I	II	III	III	IV	III	III	III	III	IV	5	2	Cd	240
W	<i>Valvata cristata</i> (Müller)	I							I	I	I	2	1	cd	5
W	<i>Bythinella austriaca</i> (Frauenfeld)	I	I	I	I	III	I	I	II	II	II	5	1	Cd	38
W	<i>Lymnaea peregra</i> (Müller)		I	I	I				II	II	I	3	1	Cd	15
W	<i>Lymnaea truncatula</i> (Müller)			I	I	I	I	II	I		I	4	1	Cd	24
W	<i>Planorbis planorbis</i> (Linnaeus)	III	II	III	IV	IV	II	III	III	III	IV	5	2	Cd	216
W	<i>Anisus leucostomus</i> (Millet)		I	III	III	III	I	I	II	II	I	5	1	Cd	52
W	<i>Anisus vorticulus</i> (Troschel)	I		III	II	II	III		II	I	II	4	1	Cd	65
W	<i>Gyraulus albus</i> (Müller)		I				I	I	I			2	1	cd	5
W	<i>Armiger crista</i> (Linnaeus)					I		I				1	1	cd	3
W	<i>Ancylus fluviatilis</i> Müller			I			I			I		2	1	cd	4
W	<i>Pisidium subtruncatum</i> Malm		I	I	I				II	II	II	3	1	Cd	22
W	<i>Pisidium nitidum</i> Jenyns									II	I	1	1	cd	8
W	<i>Pisidium personatum</i> Malm	II		I	I	II	I	II	III	III	III	5	1	Cd	63



Tabela 2. Wybrane cechy zespołów mięczaków występujących w tanatocenozach. Than (0–9) – numer tanatocenozy,  $N_t$  – ilość gatunków,  $N_s$  – ilość okazów, TDA – współczynnik różnorodności zespołów, ADI – wskaźnik stabilności fauny, F/O – relacja między ilością ślimaków leśnych i ślimaków typowych dla środowisk otwartych,  $C_i$  – znormalizowany wskaźnik stałości,  $D_i$  – znormalizowany wskaźnik dominacji, Pst – przyrost ilości gatunków.

Table 2. Selected features of the molluscan assemblages forming thanatocoenoses. Than (0–9) – symbol of thanatocoenose,  $N_t$  – number of species,  $N_s$  – number of specimens, TDA – differentiation index, ADI – faunal stability index, F/O – relation between woodland snails and open-country snails,  $C_i$  – normalised index of constancy,  $D_i$  – normalised index of domination, Pst – increase in species number.

Than	$N_t$	$N_s$	TDA	ADI	F/O	$C_i$	$D_i$	Pst
0	34	398	.727	.735	0.63	26.5	16.9	34
1	31	892	.800	.458	1.08	54.2	22.5	44
2	47	1770	.810	.461	1.53	53.9	16.7	54
3	47	1955	.783	.386	1.56	57.6	17.4	57
4	48	4937	.814	.340	1.19	64.6	10.9	65
5	43	1208	.792	.433	0.72	55.1	14.1	66
6	42	842	.832	.482	2.13	50.6	16.1	67
7	58	2818	.825	.478	1.81	54.1	11.8	71
8	54	1367	.829	.469	1.63	52.6	13.8	77
9	54	2328	.832	.445	1.30	55.5	14.1	79

przeprowadzona przez obliczenie współczynników korelacji rangowej. Sposób użycia tej metody i interpretacji uzyskanych wyników został szczegółowo opisany przez S. W. Alexandrowicza i Krawczyka (1982).

#### CHARAKTERYSTYKA TANATOCENOZ

W badanym materiale pochodzącym z odsypów powodziowych Prądnika, obejmującym łącznie nieco ponad 18,5 tysiąca okazów, zidentyfikowano 79 taksonów, w tym 65 gatunków ślimaków lądowych, 9 gatunków ślimaków wodnych, 3 gatunki małżów oraz skorupki ślimaków nagich (tab. 1). Gatunki dominujące, które są reprezentowane przez największą ilość okazów a zarazem wykazują w całym zbiorze najwyższe wartości wskaźników stałości i dominacji to: *Carychium tridentatum*, *Vitrea crystallina* i *Vallonia pulchella* (C-D = 5-4), a listę tą uzupełniają taksony o mniejszej liczebności osobników, ale powszechnie znajdowane (C-D = 5-3): *Cochlicopa lubrica*, *Aegopinella pura*, *Nesovitrea hammonis*, *Vallonia costata* i *Carychium minimum*, a także *Vitrea contracta* i *Alinda biplicata* (tab. 3). Udział skorupki reprezentujących trzy pierwsze z wymienionych wynosi 43% całego zbioru, a wszystkich sześciu – 64%. Wymienione gatunki zostały zaliczone do kategorii CD (pospolite i liczne). Znaczną liczebność skorupki (ponad 250) osiąga także kilka innych gatunków o maksymalnym wskaźniku stałości, należących do kategorii Cd (C-D = 5-2), a są to: *Carychium minimum*, *Vitrea contracta*, *Val-*

*lonia costata*, *Alinda biplicata*, *Discus rotundatus*, *Pupilla muscorum*, *Perforatella bidentata*, *Columella edentula*, *Trichia villosula*, *Vitrea pellucida*, *Punctum pygmaeum* i *Truncatellina cylindrica*.

Udział składników akcesorycznych o wskaźnikach C-D = 1-1 lub 2-1 wynosi 48% wszystkich taksonów (tab. 4, I). Zwraca uwagę wysoka wartość znormalizowanego wskaźnika stałości ( $C_i$  = 51,9%) i bardzo niska wartość znormalizowanego wskaźnika dominacji ( $D_i$  = 9,2%). Oznacza to, że pokaźny procent gatunków wykazuje dużą stałość występowania, ale tylko nieliczne osiągają wysoką liczebność (tab. 4, II).

Spektra malakologiczne charakteryzujące cały zbiór próbek a także tanatocenozy z trzech odcinków doliny Prądnika, wykazują bardzo małą zmienność (ryc. 2). Na spektrach gatunkowych (MSS) największą liczebność osiągają gatunki cieniulubne (grupa ekologiczna 1 ponad 20%). Znaczna jest także ilość taksonów ślimaków mezofilnych i mięczaków wodnych (16–19%) natomiast pozostałe grupy nie przekraczają 10% udziału. Na spektrach osobniczych (MSI) proporcje te są inaczej rozłożone. Cechą, która je charakteryzuje jest niemal wyrównana ilość okazów reprezentujących cztery grupy ekologiczne, a to ślimaki siedlisk częściowo zacienionych, ślimaki środowisk otwartych oraz ślimaki mezofilne siedlisk średnio wilgotnych i wilgotnych (grupy 2, 5, 7 i 8). Udziały tych grup wynoszą w przybliżeniu po 20% i wahają się w granicach 1–25%, a pozostałe grupy ekologicznych osiągają zaledwie po kilka procent.



Tabela 3. Gatunki mięczaków dominujące w tanatocenozach z poszczególnych stanowisk. Than (0–9) – numer tanatocenozy, 5-5, 5-4, 5-3 – klasy stałości i dominacji (C-D) głównych składników zespołów.

Table 3. Species of molluscs dominating thanatocoenoses at particular sites. Than (0–9) – symbol of thanatocoenose, 5-5, 5-4, 5-3 – classes of constancy and domination (C-D) of the main components of assemblages.

Taxon	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Vitrea crystallina</i>	5-4	5-4	5-4	5-4	5-4	5-4	5-4	5-3	5-4	5-3
<i>Vallonia pulchella</i>	5-5	5-4	5-4	5-4	5-4	5-4	5-3	5-3	5-3	5-4
<i>Carychium tridentatum</i>		5-4	5-4	5-5	5-4		5-4	5-5	5-4	5-5
<i>Nesovitrea hammonis</i>		5-3	5-3	5-3			5-3	5-3	5-3	5-3
<i>Cochlicopa lubrica</i>	5-4	5-3	5-3	5-3				5-3		5-3
<i>Aegopinella pura</i>		5-3	5-3	5-3	5-3			5-3		5-3
<i>Vallonia costata</i>		5-3	5-3		5-3	5-3				
<i>Carychium minimum</i>		5-3	5-3	5-3		5-3				
<i>Vitrea contracta</i>		5-3								
<i>Alinda biplicata</i>							5-3			

Tab. 4. Struktura zespołu mięczaków z odsypów powodziowych Prądnika w Ojcowskim Parku Narodowym. I – klasy stałości (C-1–C-5) i dominacji (D-1–D-5) poszczególnych gatunków, II – znormalizowane wskaźniki stałości (Ci) i dominacji (Di) w tanatocenozach (0–9) oraz w całym materiale (T).

Tab. 4. Structure of the molluscan assemblages (thanatocoenoses). I – classes of constancy (C-1–C-5) and domination (D-1–D-5) of particular species, II – normalised values of constancy (Ci) and domination (Di) of the thanatocoenoses (0–9) and the whole material (T).

I	D-1	D-2	D-3	D-4	D-5	Σ	II	Ci	Di	Ci	Di
C-5		14	3	3		26	0	26,5	16,8	6	50,6
C-4	8					8	1	54,2	22,5	7	54,1
C-3	12					12	2	53,9	16,7	8	52,6
C-2	13					13	3	57,6	17,4	9	55,5
C-1	22					22	4	64,65	10,9	T	51,9
Σ	61	14	3	3		81	5	55,4	14,1		

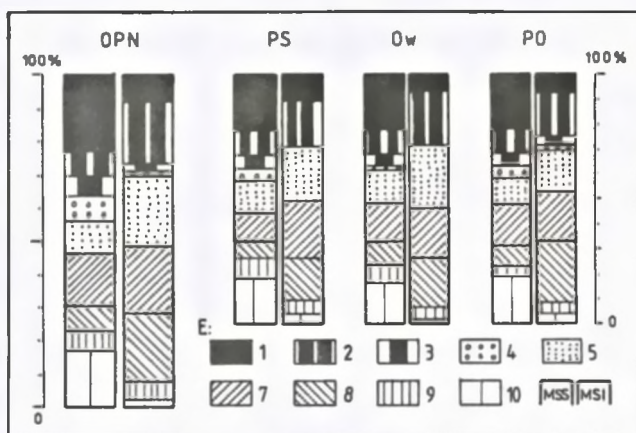
Spektrum zbiorcze zostało zestawione w formie trójkąta projekcyjnego tylko dla ślimaków lądowych, podzielonych na trzy grupy: ceniolubne (F), preferujące środowiska otwarte (O) oraz mezofilne i wilgociolubne (M+H). Punkty odpowiadające zarówno próbkom jednostkowym jak też zbiorczym są wyraźnie zgrupowane, a wyjątek stanowią tanatocenozy ze stanowiska w Sułoszowej (ryc. 3). Zarówno na spektrach słupkowych jak też na diagramie trójkątnym zwraca uwagę brak wyraźnie zaznaczonych różnic między zespołami z górnego, środkowego i dolnego odcinka doliny Prądnika na terenie parku narodowego. Obraz ten odzwierciedla wyrównywanie się składu fauny wzdłuż biegu rzeki, tak że rozpoznanie zróżnicowania tanatocenozy i interpretacja ich składu wymaga zastosowania metod szczegółowych, o znacznej rozdzielczości.

Spektra kołowe (MSI) uwzględniające pięć grup ekologicznych mięczaków dobrze ilustrują skład tanatocenozy

z poszczególnych stanowisk i wyraźnie potwierdzają stosunkowo małe zróżnicowanie fauny (ryc. 4). Duży udział ślimaków preferujących środowiska otwarte charakteryzuje zespół z Sułoszowej, podczas gdy w następnych pięciu tanatocenozach skład jest w znacznym stopniu wyrównany i ustabilizowany. Kolejne cztery odsypy odznaczają się wzrostem udziału ślimaków ceniolubnych i mezofilnych, dominujących w tanatocenozach 6–9.

W opisywanym materiale wyraźnie zaznaczają się zależności między dwiema parami danych, analizowane w oparciu o pełny zestaw 50 próbek jednostkowych. Pierwszą parę tworzy liczba taksonów i liczba osobników ( $N_i$  i  $N_s$ ). Cechy te są dodatnio skorelowane, a współczynnik korelacji liniowej przyjmuje wartość  $r = 0,62$  i znacznie przekracza wartość krytyczną na poziomach ufności 0,05 i 0,01 (ryc. 5, I). Zależność ta oznacza, że kompletność składu gatunkowego danej fauny zależy w znacznym stop-



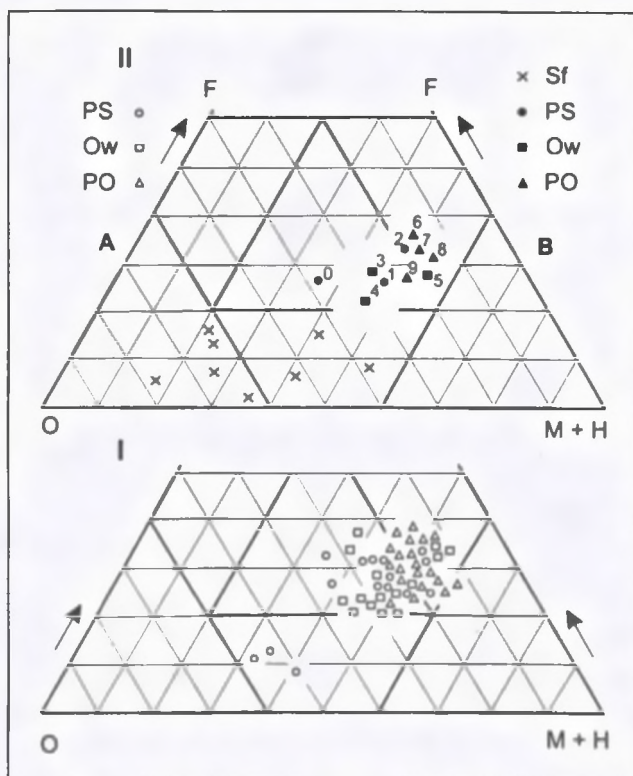


Ryc. 2. Spektre malakologiczne zespołów mięczaków tworzących tanatocoenozy muszlowe. OPN – spektrum zbiorcze, spektra tanatocoenoz z trzech odcinków doliny: PS – odcinek górny (stanowiska 0–2), Ow – odcinek środkowy (stanowiska 3–5), PO – odcinek dolny (stanowiska 6–9), MSS – spektrum gatunkowe, MSI – spektrum osobnicze, E – grupy ekologiczne mięczaków (wg Łożka, 1964): 1 – ślimaki leśne, 2 – gatunki środowisk częściowo zacienionych, 3 – ślimaki wilgotnych lasów, 4 – gatunki kserofilne, 5 – gatunki środowisk otwartych, 7 – ślimaki mezofilne siedlisk średnio wilgotnych, 8 – ślimaki mezofilne siedlisk wilgotnych, 9 – gatunki wilgociolubne, 10 – mięczaki wodne.

Fig. 2. Malacological spectra of the assemblages forming shell thanatocoenoses. OPN – spectrum of the whole material, spectra of particular sections of the valley: PS – upper course, Ow – middle course, PO – lower course, MSS – spectrum of species, MSI – spectrum of specimens, E – ecological groups of molluscs: 1 – woodland snails, 2 – species of partly shady habitats, 3 – snails of humid forest, 4 – xerophilous snails, 5 – open-country snails, 7 – mesophilous species of moderately humid habitats, 8 – mesophilous species of humid habitats, 9 – hygrophilous snails, 10 – water molluscs.

niu od wielkości próbki, a więc od ilości znalezionych w niej skorupki. Relacja między ilością taksonów a indeksem różnorodności asocjacji (TDA) jest podobna. Współczynnik korelacji przyjmuje tu wartość niższą ( $r = 0,51$ ), ale istotną na obu wymienionych poziomach ufności. Rozkład punktów na wykresie sugeruje jednak, że gdy zespół osiąga więcej niż 20 gatunków, to dalszy wzrost tej ilości nie wpływa już znacząco na wartość TDA (ryc. 5, II). Dane te są ważne dla oceny wiarygodności wyników malakologicznej analizy tanatocoenoz o większej lub mniejszej ilości składników (tab. 2).

Wzajemne podobieństwa i różnice między zespołami mięczaków występującymi na poszczególnych stanowiskach zostały ocenione na podstawie wyników jakościowej analizy taksonomicznej z zastosowaniem wzoru Steinhaus. Przyjęcie krytycznego poziomu dyskryminacji ( $v$ ) na poziomie  $d_{s1} = 0,33$  doprowadziło do rozdzielenia całego zbioru na trzy podzbiory z wyodrębnieniem poza nimi dwóch pojedynczych stanowisk (ryc. 6). Pierwszy z nich (A) obejmuje tanatocoenozy 2 i 3, drugi – tanatocoenozy 4, 5 i 6 ze środkowego odcinka doliny (B), a trzeci – stanowiska

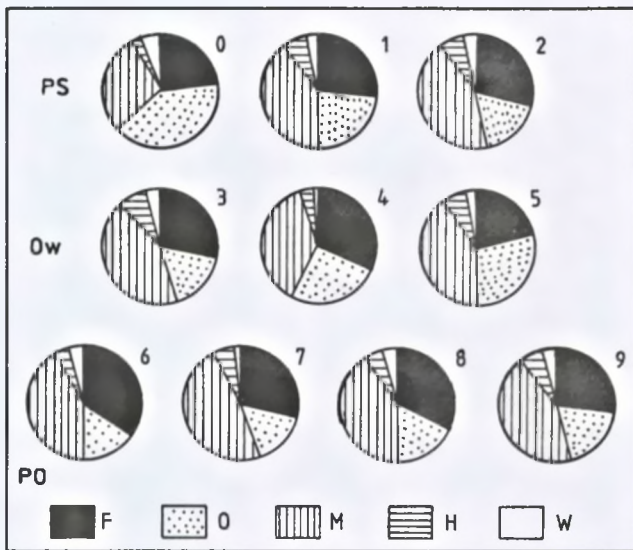


Ryc. 3. Projekcje trójkątne ilustrujące skład zespołów ślimaków lądowych. I – punkty projekcyjne odpowiadające poszczególnym próbkom (A), II – punkty odpowiadające tanatocoenomom i zespołom subfosylnym (B), F – ślimaki cieniolutne, O – ślimaki środowisk otwartych, M+H – ślimaki mezofilne i wilgociolubne, Sf – zespoły subfosylne z mąd historycznych, PS – zespoły z górnego odcinka doliny, Ow – zespoły ze środkowego odcinka doliny, PO – zespoły z dolnego odcinka doliny.

Fig. 3. Triangular diagrams of the land snails assemblages. I – samples (A), II – thanatocoenoses and subfossil fauna (B), F – shadow-loving snails, O – open-country snails, M+H – mesophilous and hygrophilous species, Sf – subfossil assemblages, PS – thanatocoenoses of the upper course of the valley, Ow – thanatocoenoses of the middle course of the valley, PO – thanatocoenoses of the lower course of the valley.

7, 8 i 9 z odcinka dolnego (C). Asocjacje z Sułoszowej i z Pieskowej Skały wykazują najmniejsze podobieństwo do wszystkich pozostałych (D). Taki uporządkowany rozkład stanowisk, pogrupowanych według odległości taksonomicznych wskazuje, że skład zespołów mięczaków występujących w odsypach powodziowych różnicuje się w zależności od usytuowania w profilu podłużnym doliny, a w trzech wyodrębnionych jej odcinkach wykazuje on największą zwartość. W górnym biegu rzeki tanatocoenozy mają jeszcze skład mało ustabilizowany. Jest on uzależniony od charakteru siedlisk otaczających źródłową część doliny, w znacznym stopniu zagospodarowaną, podczas gdy w kolejnych stanowiskach zaznacza się wzrastający i przemożny wpływ naturalnego środowiska Ojcowskiego Parku Narodowego.





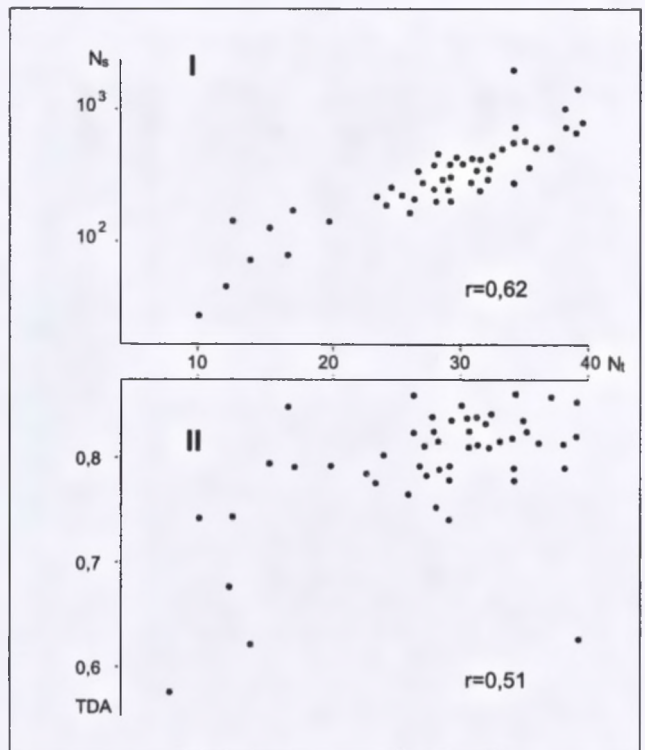
Ryc. 4. Spektra malakologiczne tanatocenozy z odsypów powodziowych Prądnika. 0-9 – stanowiska opisane w tekście, PS-Ow-PO – odcinki doliny (objaśnienia jak na ryc. 3), grupy ekologiczne mięczaków (wg S.W. Alexandrowicza, 1992): F – ślimaki cieniulubne, O – ślimaki środowisk otwartych, M – gatunki mezofilne, H – ślimaki wilgociolubne, W – mięczaki wodne.

Fig. 4. Spectra of the molluscan thanatocoenoses in the Prądnik River Valley. 0-9 – localities (as in figs. 1 and 4), PS-Ow-PO – sections of the valley (as in fig. 3), ecological groups of molluscs: F – shadow-loving snails, O – open-country snails, M – mesophilous species, H – hygrophilous snails, W – water molluscs.

### SEKWENCJA ZESPOŁÓW MIĘCZAKÓW

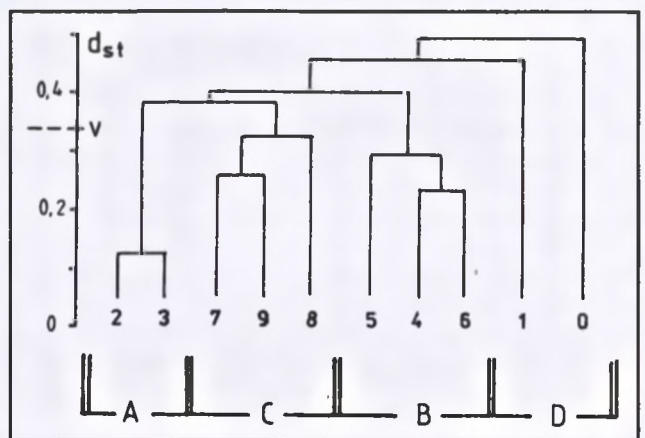
Skład zespołów tworzących tanatocenozy zmienia się z biegiem rzeki. Modyfikacje takie odzwierciedlają zróżnicowanie środowisk na obszarze dorzecza, charakter zasiedlających je malakocenozy oraz warunki hydrologiczne towarzyszące depozycji odsypów muszlowych. Szczegółowy opis takiego zróżnicowania tanatocenozy wzdłuż biegu rzeki podany został po raz pierwszy przez S.W. Alexandrowicza (1997a) na przykładzie analizy fauny z doliny Muszynki w Beskidzie Sądeckim. Materiały uzyskane z osadów powodziowych Prądnika pozwalają na wskazanie kilku prawidłowości w procesie formowania się sekwencji odsypów muszlowych, które utworzyły się wzdłuż biegu rzeki w Ojcowskim Parku Narodowym.

Charakterystyczną cechą następstwa tanatocenozy jest przyrost liczby gatunków w kolejnych zespołach fauny. W dolinie Prądnika przebiega on nierównomiernie. Najwięcej gatunków przybywa między Sułoszową a Młynnikiem (stanowiska od 0 do 2), gdzie wzrost wynosi aż 20 taksonów. Na kolejnym odcinku doliny między Młynnikiem a Grodziskiem przyrost wynosi tylko 3 taksony, ale na następnym już 8 taksonów. Między ujściem wąwozów Paduch i Korytania skład tanatocenozy wzbogaca się zaledwie o dwa gatunki, natomiast w południowej części parku narodowego



Ryc. 5. Zależności między ilością gatunków i okazów oraz różnorodnością zespołów mięczaków. Ns – ilość okazów, Nt – ilość gatunków, TDA – wskaźnik różnorodności fauny, I – zależność między Nt a Ns, II – zależność między Nt a TDA, r – współczynniki korelacji.

Fig. 5. Relationship between the number of species (Nt), number of specimens (Ns) and the differentiation index (TDA) in the thanatocoenoses, r – correlation index.



Ryc. 6. Dendrogram taksonomiczny zespołów mięczaków z tanatocenozy Prądnika.  $d_{st}$  – wskaźnik jakościowy Steinhausa, 0-9 – tanatocenozy, v – krytyczny poziom dyskryminacyjny, A-D – grupy próbek wydzielone na podstawie podobieństwa zespołów mięczaków.

Fig. 6. Taxonomic diagram of the molluscan assemblages forming thanatocoenoses in the Prądnik River Valley.  $d_{st}$  – Steinhaus qualitative index, 0-9 – thanatocoenoses (as in fig. 1), v – critical discrimination level, A-D – groups of samples distinguished according to the similarity of assemblages.

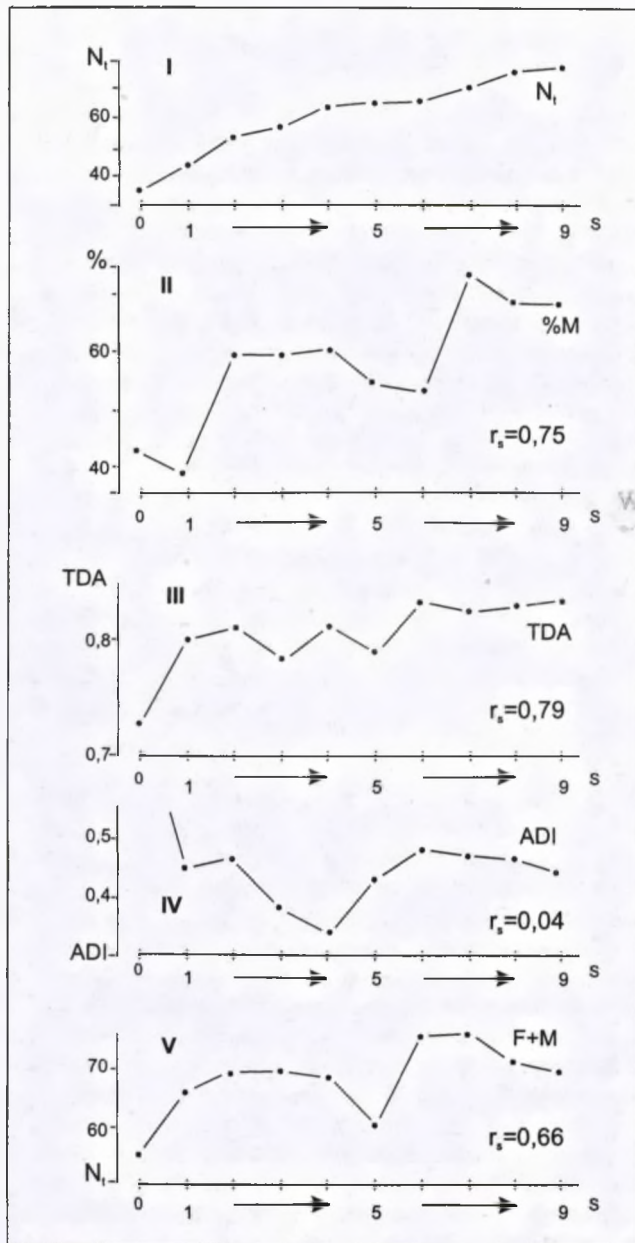


poniżej Prądnika Ojcowskiego przyrost jest znaczniejszy i wynosi 11 taksonów (ryc. 7, I). Taki rozkład danych pozwala na lokalizację stref, z których pochodzi znaczna część gatunków występujących w odsypach muszlowych. W górnej części doliny są to cztery wąwozy uchodzące do Prądnika: Babie Doły, dolina pod Pieskową Skałą, Sokolec i Węgielny Dół, natomiast w części dolnej – Korytania i Wąwóz Smardzowicki (ryc. 1, I).

W skład tanatocenozy każdego z opisanych stanowisk wchodzi różna liczba gatunków, którą można wyrazić jako procent ogólnej liczby taksonów w całym analizowanym materiale. Wartości te układają się na trzech poziomach odpowiadających kolejnym odcinkom doliny. W części górnej, między Sułoszową a Pieskową Skałą, w dwóch pierwszych stanowiskach wynoszą one 39–43%. Wyraźny ich wzrost do poziomu 53–61% zaznacza się w drugim odcinku między stanowiskami w Młynniku i w Prądniku Ojcowskim. W odcinku dolnym, między Prądnikiem Ojcowskim a Prądnikiem Korzkiewskim procentowy udział taksonów w tanatocenozach wzrasta do poziomu 68–74%. Zmiany te, aczkolwiek mają charakter skokowy, odpowiadają ogólnej tendencji wzrostu ilości gatunków na stanowiskach usytuowanych wzdłuż biegu rzeki, a prawidłowość ta jest potwierdzona wysoką i statystycznie istotną wartością współczynnika korelacji rangowej:  $r_s = 0,75$  (ryc. 7, II).

Współczynnik różnorodności fauny TDA przyjmuje w poszczególnych tanatocenozach zbliżone wartości, zawarte w małym przedziale: 0,78–0,83, a jedynie w Sułoszowej jest ona niższa i wynosi 0,73 (ryc. 1, V). Mimo tak nieznacznego zróżnicowania i dobrze widocznych na wykresie wahań, wyraźnie zaznacza się tendencja wzrostu wielkości tego indeksu w kolejnych stanowiskach 0–9, usytuowanych wzdłuż biegu rzeki. Jest ona potwierdzona przez statystycznie istotną wartość współczynnika korelacji rangowej:  $r_s = 0,79$  (ryc. 7, III). Oznacza to, że stopień różnorodności asocjacji tworzących tanatocenozy wzrasta z biegiem rzeki. Odmienne zachowuje się wskaźnik stabilności zespołów ADI. Wartości jego wahają się w granicach 0,38–0,48 poza jednym stanowiskiem (Sułoszowa), gdzie indeks ten osiąga 0,73. Nie wykazuje on natomiast ani trendu wzrastającego ani malejącego wzdłuż biegu rzeki, co wykazuje odpowiedni współczynnik korelacji rangowej, który jest bliski zeru i statystycznie nieistotny (ryc. 7, IV).

Jedną z charakterystycznych cech każdej tanatocenozy są procentowe udziały przedstawicieli grup ekologicznych F, O i M, a zwłaszcza obliczone na ich podstawie wskaźniki F+M, F/O lub (F+M)/O. Wskaźniki te są wzajemnie skorelowane, tak że do celów interpretacyjnych można użyć tylko pierwszego z nich (F+M). Sumaryczna, procentowa zawartość skorupki ślimaków cieniulubnych i mezofilnych wykazuje w poszczególnych tanatocenozach dość znaczne wahania (56–77%) z wartościami minimalnymi w stanowiskach 0 i 5, a maksymalnymi w stanowiskach 6 i 7. Warto podkreślić, że w przekroju podłużnym doliny omawiany wskaźnik cechuje się trendem wzrastającym, a istotność tej tendencji została potwierdzona współczynnikiem korelacji rangowej:  $r_s = 0,66$  (ryc. 7, V). Statystycznie istotny jest również związek między indeksem F+M a przyrostem zaleźnienia dorzecza ( $r_s = 0,71$ ).



Ryc. 7. Zmiany cech zespołów mięczaków w tanatocenozach występujących wzdłuż biegu rzeki Prądnik. S – stanowiska opisane w tekście (0–9), I – przyrost ilości gatunków ( $N_i$ ), II – procentowy udział gatunków w tanatocenozach (%M) wyznaczony w stosunku do pełnej listy taksonów, III – wskaźnik różnorodności asocjacji (TDA), IV – wskaźnik stabilności zespołów (ADI), V – procentowy udział ślimaków cieniulubnych i mezofilnych,  $r_s$  – współczynnik korelacji rangowej.

Fig. 7. Changes in the characteristics of mollusc assemblages along the river valley. S – thanatocoenoses (0–9), I – increase in species number ( $N_i$ ), II – percentage of taxa in relation to the whole list (%M), III – diversity index (TDA), IV – index of association stability (ADI), V – content of shadow-loving and mesophilous snails,  $r_s$  – rank correlation index.



### TANATOCENOZY A MALAKOFAUNA DOLINY PRĄDNIKA

Malakofauna Ojcowskiego Parku Narodowego była przedmiotem badań już od połowy XIX wieku, a kolejnymi etapami jej opracowania stały się publikacje takich autorów, jak: Błędowski i Demel (1913), Poliński (1914), Dzieżkowskiego (1972), Urbański (1977) oraz Štefek i in. (1990). Zbiorcza lista gatunków zestawiona w ostatniej z cytowanych prac obejmuje 99 taksonów, w tym 75 gatunków oskorupionych ślimaków lądowych, 14 gatunków ślimaków nagich, 9 gatunków ślimaków wodnych i jeden gatunek małża. Podobieństwo tej fauny do zespołów tworzących tanatocenozy rzeczne jest bardzo znaczne, a wyjątek stanowią ślimaki nagie, nie reprezentowane w osadach deponowanych przez Prądnik. W porównaniu z fauną żyjącą na terenie parku, w odsypach powodziowych nie znaleziono 14 gatunków ślimaków lądowych i 5 gatunków ślimaków wodnych, m.in. takich jak: *Discus perspectivus*, *Eucobresia nivalis*, *Oxychilus glaber* i *Viviparus contectus*. Na szczególnie podkreślenie zasługuje natomiast stwierdzenie obecności 11 gatunków dotychczas w Ojcowie nie notowanych. Niektóre z nich osiągają w tanatocenozach znaczną liczebność i wykazują wysokie wartości wskaźnika stałości, jak *Cecilioides acicula*, *Planorbis planorbis*, *Anisus leucostomus* i *Anisus vorticulus*. Inne są jedynie nielicznie reprezentowane (*Vertigo angustior*, *Vertigo antivertigo*), ale wykazanie obecności ich wszystkich jest godne zauważenia, jako że są to nowe dane dotyczące fauny Ojcowskiego Parku Narodowego.

Ilościowa struktura malakocenoz zasiedlających obszar parku znana jest tylko fragmentarycznie, dzięki danym zawartym w publikacjach Dzieżkowskiego (1972) oraz Štefka i in. (1990) a odnoszącym się do siedlisk o znacznym stopniu zacienienia, głównie do lasów bukowych. Wśród gatunków reprezentowanych przez dużą ilość okazów wymienione zostały: *Vitrea crystallina*, *Carychium tridentatum*, *Aegopinella pura*, *Discus rotundatus*, *Alinda biplicata*, *Vallonia costata* i *Punctum pygmaeum*, a więc taksony osiągające także znaczną liczebność w napławkach powodziowych. Inne gatunki, pospolite w tanatocenozach, pochodzą ze środowisk niezacienionych a także bardzo wilgotnych, w mniejszym stopniu uwzględnianych w dotychczasowych badaniach malakologicznych. Są to takie taksony jak: *Vallonia pulchella*, *Cochlicopa lubrica*, *Pupilla muscorum*, *Truncatellina cylindrica*, *Carychium minimum*, *Trichia villosula*, *Perforatella bidentata* i *Zonitoides nitidus*. Różnice między zespołami mięczaków występującymi w dolinie i jej otoczeniu a zespołami tworzącymi tanatocenozy rzeczne, analogiczne do opisywanych, są wywołane przez kilka czynników, do których można zaliczyć z jednej strony nierównomierny stopień zaawansowania badań faunistycznych a z drugiej – słabo dotychczas poznany mechanizm transportu fluwialnego materiału organogenicznego oraz akumulacji odsypów muszlowych (Alexandrowicz 1999a).

### TANATOCENOZY A FAUNY SUBFOSYLNE

Skorupki mięczaków zachowane w stanie subfosylnym były parokrotnie notowane na terenie Ojcowskiego Parku Narodowego i na jego obrzeżach. Występują one w wielu profilach pylastych mad, które tworzą terasę holoceniową, ciągnącą się wzdłuż całej doliny Prądnika od Sułoszowej po Kraków. Większość tych osadów utworzyła się w subatlantyckiej fazie holocenu, zwłaszcza w okresie historycznym, a szczególnie intensywna ich akumulacja rozpoczęła się w średniowieczu i miała miejsce w czasie trwania ostatnich kilku stuleci (S.W. Alexandrowicz 1996, S.W. Alexandrowicz i in. 1997). Wskazują na to wyniki datowań wykonanych metodą radiowęglą, przeprowadzonych w Ojcowie, a także w Radwanowicach i w Dolinie Będkowskiej (S.W. Alexandrowicz 1988, 1991b, 1997b). Główna faza depozycji omawianych mad (tzw. mady historyczne lub mady rolnicze) odpowiada okresowi znacznego wzrostu gęstości zaludnienia Wyżyny Krakowskiej, rozwoju rolnictwa na wierzchowinach oraz wylesiania stoków i powstawania zakładów przemysłowych (młyny, papiernie, prochownie, hamernie, kuźnice) skupionych w dolinie Prądnika (Falniowska-Gradowska 1995).

Mady historyczne narastały w wyniku powodzi przez osadzanie na powierzchni niskiej terasy materiału uruchomionego w wyniku spłukiwania i erozji gleby. Intensywność oddziaływania tych procesów zależy głównie od stopnia zalawienia oraz sposobu użytkowania ziemi (uprawy, pastwiska). Na stokach osłoniętych lasem spłukiwanie jest o trzy rzędy wielkości słabsze niż na powierzchniach pokrytych trawą lub uprawami zbożowymi, a na odkrytej glebie jest ono o kolejne trzy rzędy wielkości bardziej efektywne (Gerlach 1976, Gil 1976, S.W. Alexandrowicz 1999a). W konsekwencji zespoły mięczaków występujące w madach pochodzą głównie ze środowisk najsilniej podlegających denudacji i są wzbogacone w gatunki typowe dla siedlisk bezleśnych. Zespoły te można częściowo traktować jako odpowiedniki współczesnych tanatocenoz, aczkolwiek nie reprezentują one stref szczególnie obfitego nagromadzenia skorupek.

Skład fauny mad historycznych w dolinie Prądnika na terenie parku narodowego był analizowany na 8 stanowiskach (Sułoszowa, Pieskowa Skała, Młynnik, Młyny, Ojcow, Prądnik Ojcowski, Prądnik Czajowski i Prądnik Korzkiewski), co stwarza dogodną możliwość porównania faun subfosylnych i współczesnych, nagromadzonych w wyniku podobnych procesów depozycyjnych (S.W. Alexandrowicz 1997b). Spektra malakologiczne zestawione na projekcji trójkątnej, a uwzględniające wyłącznie ślimaki lądowe wykazują, że w zespołach występujących w młodych madach historycznych dominującym składnikiem są gatunki typowe dla środowisk otwartych, a jako domieszka występują formy mezofilne i wilgociolubne. Udział ślimaków leśnych jest tu bardzo mały i nie przekracza 16%. Ta ostatnia cecha wyraźnie odróżnia fauny subfosylne od współczesnych tanatocenoz, w których gatunki cieniulubne osiągają 23–37%. Inny jest także udział ślimaków preferujących siedliska niezacienione, który w asocjacjach subfosylnych wynosi 36–77%, a w tanatocenozach 17–40% (ryc. 3, I). Od-



mienność ta odzwierciedla zapewne nie tyle stopień zalesienia doliny Prądnika i całego dorzecza w okresie historycznym i obecnie, ile różny udział powierzchni niezalesionych, trawiastych i pokrytych roślinnością kserotemiczną, na stokach i wokół skałek. Według danych historycznych i map z XVIII i XIX wieku przeważająca część wierzchowiny obrzeżającej dolinę była już wówczas wylesiona i objęta gospodarką rolną, natomiast studium sztychów i starych fotografii wskazuje, że zbocza doliny były w znacznie mniejszym stopniu pokryte zwartym lasem niż jest to obecnie (Michalik 1974, Falniowska-Gradowska 1995).

Ustanowienie ochrony górnego odcinka doliny Prądnika przez utworzenie w roku 1956 Ojcowskiego Parku Narodowego definitywnie zakończyło trwający około 100 lat okres dewastacji lasów i zapoczątkowało intensywną sukcesję roślinności krzewiastej i drzewiastej na stokach. W jej wyniku, w ciągu ostatnich kilkudziesięciu lat zaznaczył się wzrost udziału obszarów zacienionych kosztem siedlisk odkrytych, naskalnych i kserotemicznych (Michalik 1990, 1991). Zmiana tak musiała w konsekwencji wpłynąć na skład fauny mięczaków, występującej na powierzchniach pozostających w zasięgu szczególnie intensywnego oddziaływania stokowych procesów denudacyjnych (Z. Alexandrowicz i S.W. Alexandrowicz 1995). W związku z tym, w trakcie długotrwałych lub nawalnych opadów, poprzedzających i powodujących wezbrania powodziowe, splukiwany materiał zawiera obecnie więcej skorupek ślimaków ceniolubnych niż było to w niedawnej przeszłości, co może tłumaczyć różnice między zespołami subfosalnymi a współcześnie akumulowanymi tanatocenozy.

#### WARUNKI AKUMULACJI TANATOCENOZ

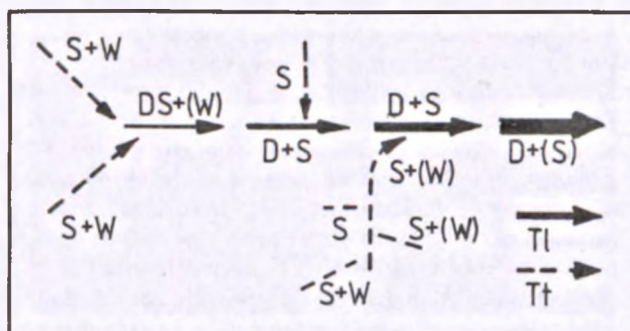
Dolina Prądnika w obrębie Ojcowskiego Parku Narodowego stwarza bardzo dogodne warunki dla badań nad odsypami muszlowymi, powstającymi w czasie okresowo powtarzających się powodzi. Są one odkładane na odcinku o długości 13 km i wykazują zróżnicowanie, które nawiązuje do charakteru rzeźby i środowiska, a jest uwarunkowane zarówno składem malakocenozy zasiedlających stoki i terasę zalewową, jak też przebiegiem i nasileniem procesów erozyjnych i depozycyjnych. Opisane tanatocenozy utworzyły się w bardzo krótkim czasie, w wyniku wezbrania wywołanego przez dwie nawalne ulewy. Osadzanie materiału mineralnego i organicznego następowało głównie w końcowej fazie powodzi, w trakcie stopniowego opadania fali wezbraniowej.

Skorupki ślimaków i małżów wchodzące w skład odsypów muszlowych pochodzą z dna doliny i z obrzeżających jej zbocza, a w mniejszym stopniu z wierzchowiny. Ulegają one wymywaniu bądź jako okazy żywe bądź w stanie pośmiertnym jako puste skorupki, a następnie są przenoszone po stokach lub wzdłuż poprzecznych wciósów przy współdziałaniu takich procesów jak splukiwanie oraz spływy powierzchniowe i spływy linijne (transport poprzeczny). W dolinie głównej, na terasach niskich i zalewowych oraz w strefie przykorytowej rzeki lub potoku, w czasie

wezbrania materiał jest rozmywany i przenoszony wzdłuż nurtu, a po krótszym lub dłuższym transporcie ulega jednolub parokrotnej redepozycji (transport podłużny). Udział materiału pochodzącego z obu wymienionych rodzajów transportu ma decydujący wpływ na charakter, skład i strukturę tanatocenozy (S.W. Alexandrowicz 1999a) a materiały zebrane w dolinie Prądnika prawidłowość taką w pełni potwierdzają.

Na płaskim i szerokim dnie doliny zdecydowanie przeważa transport podłużny a domieszka skorupek zmywanych ze stoków jest stosunkowo nieznaczna. Te ostatnie są wprowadzane do nurtu rzeki niemal wyłącznie w tych miejscach, gdzie bezpośrednio podmywa on stok, a więc nie więcej niż na 1/4 długości doliny. W wąskich, okresowo odwadnianych wciósach, wąwozach i suchych dolinach dominuje transport poprzeczny. Produkty bardzo efektywnie działającego splukiwania są dostarczane wprost na dno, na całej długości tych form erozyjnych, a następnie są one wynoszone do doliny głównej jako niemal wyłączny składnik przemieszczanego materiału muszlowego. W ten sposób poniżej wylotu wąwozów i suchych dolinek tanatocenozy akumulowane przez główną rzekę są wyraźnie wzbogacane w gatunki żyjące na stokach z nieznaczną domieszką form pochodzących z wierzchowiny (ryc. 9). Okoliczność ta ma wpływ zarówno na nierównomierny przyrost liczby taksonów w kolejnych stanowiskach usytuowanych wzdłuż biegu rzeki jak też na skład tanatocenozy, kształtowany w poszczególnych odcinkach doliny.

W najwyższej części dorzecza, w strefie rozłógów przenoszone są głównie gatunki stokowe i wierzchowinowe [S+W], natomiast poniżej źródła inicjującego stały ciek, jako ważny element pojawiają się gatunki żyjące na terasie zalewowej [DS+(W)]. Postępując z biegiem rzeki lub potoku, w składzie tanatocenozy zaznacza się stopniowy wzrost udziału fauny dolinnej, która zaczyna przeważać nad fauną splukiwaną ze stoków [D+S-D+(S)], mimo że ta ostatnia wraz ze skorupkami pochodzącymi z wierzchowiny jest w znacznych ilościach dostarczana u wylotów wąwozów



Ryc. 8. Model zmienności tanatocenozy akumulowanych wzdłuż biegu Prądnika. Tl – rzeka główna, Tt – dopływy, W – skorupki pochodzące z wierzchowiny, S – skorupki pochodzące ze stoków, D – skorupki pochodzące z dna doliny.

Fig. 8. Model of the variability of thanatocenozy accumulated along the Prądnik River Valley. Tl – main river, Tt – tributaries, W – shells from uplands, S – shells from slopes, D – shells from the valley bottom.



i suchych dolinek [S+(W)]. Mechanizm taki powoduje różnicowanie się tanatocenozy wzdłuż biegu rzeki w zależności od rozkładu uchodzących do niej, epizodycznych dopływów i od efektywności transportu poprzecznego. Doliny boczne o szerokim dnie, dobrze rozwiniętej terasie zalewowej i permanentnym odpływie tylko nieznacznie wpływają na zmianę składu tanatocenozy, bowiem dostarczają one materiał o składzie podobnym do tego, jaki jest transportowany wzdłuż biegu doliny głównej (ryc. 8). Ilustracją takiego przypadku jest największy dopływ Prądnika – Sąsówka.

Struktura zespołów tworzących tanatocenozy muszlowe jest w znacznym stopniu uzależniona od szerokości terasy zalewowej a także od występowania wyższych stopni terasowych. W wąskich dolinach V-kształtnych, a także w dolinach o zboczach podmywanych w wyniku erozji bocznej, gatunki żyjące na stokach łatwo przechodzą do tanatocenozy powodziowych. W dolinach o szerokim i płaskim dnie efektywność przemieszczania materiału w poprzek terasy zalewowej powoduje, że fauna zasiedlająca obrzeżenie doliny jak też skorupki spłukane do podnóża zbocza są tylko w minimalnym stopniu włączane do osadów powodziowych (Alexandrowicz 1999a). Bardzo dobrym przykładem omawianych zależności są tanatocenozy opisane z Imbramowic w dolinie Dłubni (S.W. Alexandrowicz 1998), z doliny Białej Przemszy w Golczowicach a także z przełomowych odcinków doliny Dunajca (W.P. Alexandrowicz 1999a, b).

Głównym elementem tanatocenozy występujących w Ojcowskim Parku Narodowym są skorupki ślimaków zasiedlających dno doliny Prądnika. Są to gatunki typowe dla środowisk niezacienionych rozwiniętych na terasie zalewowej oraz gatunki mezofilne, znajdujące tu również bardzo dogodne warunki bytowania, ale charakterystyczna jest także znaczna liczebność niektórych ślimaków, preferujących siedliska częściowo zacienione. Sześć spośród tych taksonów należy do najwyższej kategorii stałości i dominacji (CD) a 22 do kategorii Cd. Na uwagę zasługuje również obecność dość licznych okazów *Cecilioides acicula*, gatunku o bardzo delikatnej skorupce, nie notowanego dotychczas na terenie parku narodowego a związanego z pastwiskami i polami uprawnymi. Ze środowiskiem terasy zalewowej związane są również cztery gatunki wilgociolubne, a wszystkie one należą do kategorii Cd. Dotyczy to także gatunku nie cytowanego dotychczas z obszaru parku – *Vertigo antivertigo*. Skorupki mięczaków wodnych pochodzą także z obszaru tej terasy, a niektóre z nich osiągają znaczną liczebność, aczkolwiek nie figurowały one dotychczas na listach fauny ojcowskiej (np. *Planorbis planorbis*).

W zespołach ślimaków zasiedlających zbocza doliny Prądnika, która na terenie Ojcowskiego Parku Narodowego jest wąska i głęboko wcięta, dużą rolę odgrywają gatunki żyjące w lasach liściastych, a ponadto gatunki naskalne i kserofilne, żyjące na skałkach i płatach roślinności kserotermicznej. W opisywanych odsypach muszlowych występuje stosunkowo dużo takich gatunków, ale poza kilkoma są one tylko nielicznie reprezentowane. Wynika stąd, że malakofauna zasiedlająca stoki wyraźnie zaznacza się w strukturze stałości asocjacji, ale nie decyduje o strukturze dominacji fauny redeponowanej, natomiast pojawia się

w niej jako uzupełniająca domieszka. W zespołach mięczaków napławionych w czasie powodzi zaznacza się przy tym swoista równowaga udziału skorupek ślimaków zaliczonych do trzech grup ekologicznych, a więc gatunków cieniolubnych, mezofilnych i typowych dla środowisk otwartych. Jest to przypadek stosunkowo rzadko spotykany, ale może on służyć jako model interpretacyjny dla subfosylnych asocjacji o podobnym składzie.

Stopień odwzorowania współczesnej malakofauny Ojcowskiego Parku Narodowego w tanatocenozach jest bardzo znaczny. Współczynniki podobieństwa zespołów reprezentujących malakocenozy zasiedlające obecnie dolinę Prądnika do zespołów akumulowanych w odsypach powodziowych zostały obliczone z zastosowaniem taksonomicznego wskaźnika jakościowego Steinhauusa (S.W. Alexandrowicz 1987). Przybierają one następujące wartości: dla ślimaków lądowych (gatunki oskorupione)  $d_{st} = 0,22$ ; dla mięczaków wodnych  $d_{st} = 0,79$ ; dla całej fauny  $d_{st} = 0,29$ . Biorąc pod uwagę, że gdy wartość wskaźnika  $d_{st} = 0$  zespoły można traktować jako identyczne, a  $d_{st} = 1$  odpowiada zespołom zupełnie od siebie różnym, podobieństwo obu faun (współcześnie żyjącej – autochtonicznej oraz redeponowanej i nagromadzonej w tanatocenozach) jest bardzo duże, natomiast w składzie fauny wodnej zaznacza się pokaźna różnica, która wynika z mało zaawansowanego stopnia poznania fauny zasiedlającej obecnie zbiorniki wodne. Różnice w ilościowym składzie obu zbiorczych asocjacji są znacznie większe, ale przy obecnym stanie opracowania fauny zasiedlającej park narodowy są one trudne do liczbowego sprecyzowania. Wnioski wynikające z przedstawionych zależności są istotne dla interpretacji badań nad tanatocenozy i nad faunami subfosylnymi. Pozwalają one na stwierdzenie, że w dolinach o stromych zboczach i wąskim dnie, zespoły mięczaków występujące w odsypach rzek i potoków, pod względem jakościowego składu fauny dobrze odwzorowują malakocenozy żyjące w otoczeniu. Stwierdzenie to jest ważne zarówno dla określenia sposobu kształtowania się tanatocenozy jak też dla prawidłowej oceny wyników badań nad malakofauną osadów czwartorzędowych.

## PODSUMOWANIE

Badania nad malakofauną odsypów muszlowych z doliny Prądnika umożliwiły zarówno uzupełnienie stanu wiedzy o faunie żyjącej na obszarze dorzecza jak też określenie warunków akumulacji skorupki mięczaków w osadach rzecznych i mechanizmu powstawania tanatocenozy. Ojcowski Park Narodowy jest obszarem szczególnie dobrze nadającym się do systematycznego prowadzenia takich badań. Wąska, głęboko wcięta dolina jest co kilkanaście lub co kilkadziesiąt lat nawiedzana przez katastrofalne w skutkach powodzie, wywoływane nawałnymi opadami burzowymi. Tworzą się wówczas tanatocenozy muszlowe, których skład dobrze odzwierciedla ówczesny stan środowiska naturalnego górnej części dorzecza Prądnika. Stwarza to możliwości wielokrotnego pozyskiwania materiałów nadających się do



monitorowania zmian, które zachodzą w długim okresie czasu na terenie parku.

Lista gatunków mięczaków występujących w parku narodowym została wzbogacona o 11 taksonów. Niektóre z nich osiągają w osadach powodziowych najwyższy stopień stałości i są przy tym dość licznie reprezentowane (150–210 okazów). Trzy spośród tych gatunków, *Vertigo angustior*, *Cecilioides acicula* i *Anisus vorticulus*, figurują na czerwonej liście jako zagrożone lub rzadkie (Głowaciński red. 1992). Można sądzić, że powtarzanie tego typu studiów na materiałach z kolejnych powodzi, które zdarzą się w dolinie Prądnika w przyszłości, doprowadzi do stwierdzenia obecności kolejnych, nie notowanych tu dotychczas gatunków ślimaków i małżów.

Analiza cech zespołów mięczaków, które powstały w tym samym czasie w wyniku fali powodziowej, pozwoliła na ocenę wpływu charakteru siedlisk występujących na dnie doliny i w jej otoczeniu na skład poszczególnych asocjacji. Jest on uzależniony głównie od szerokości terasy zalewowej, z której pochodzi materiał muszlowy transportowany wzdłuż biegu rzeki, oraz od udziału transportu poprzecznego, dzięki któremu dostarczane są skorupki ślimaków splukiwane epizodycznie ze stoków i wierzchowyń oraz wymywane z wąwozów i suchych dolinek. Tego typu badania na taką skalę nie były dotychczas prowadzone, toteż dane uzyskane w Ojcowskim Parku Narodowym dały podstawę dla przedstawienia modelu kształtowania się odsypów muszlowych w fluwialnym środowisku depozycyjnym.

W dolinie Prądnika, a zatem i w innych podobnych dolinach, stopień odwzorowania współczesnych malakocenoz w tanatocenozach powodziowych jest bardzo znaczny, toteż zespoły faun subfosalnych, akumulowanych w podobny sposób, dobrze odzwierciedlają charakter środowiska z okresu depozycji tych osadów, w których one występują. Różnice między zespołami znajdującymi w późnholocenijskich madach wyścielających dno doliny a zespołami tworzącymi tanatocenozy mogą być uznane za wskaźnik zmian zalesienia obszaru objętego obecnie ochroną w parku narodowym. W przedziale czasu obejmującym kilka tysięcy lat zmiany te następowały zarówno pod wpływem naturalnych czynników geologicznych i klimatycznych jak też w wyniku narastającego oddziaływania człowieka. W czasach historycznych szczególnie duże znaczenie dla postępującej deforestacji Wyżyny Krakowskiej miał rozwój rolnictwa i osadnictwa oraz działalność zakładów przemysłowych. Wyraźny wzrost udziału ślimaków cieniolubnych w zespołach akumulowanych współcześnie jest wynikiem już blisko pół wieku trwającej ochrony górnego odcinka dorzecza Prądnika, w którym ingerencja człowieka została bardzo znacznie ograniczona przez ustanowienie Ojcowskiego Parku Narodowego.

## PIŚMIENNICTWO

ALEXANDROWICZ S.W. 1987. Analiza malakologiczna w badaniach osadów czwartorzędowych (Malacological analysis in Quaternary research). Kwart. AGH, Geologia 12, 1–2: 3–240.

- ALEXANDROWICZ S.W. 1988. The Stratigraphy and Malacofauna of the Holocene Sediments of the Prądnik River Valley. Bull. Pol. Acad. Sci., Earth Sci. 36, 2: 109–120.
- ALEXANDROWICZ S.W. 1991a. Malacofauna of the sediments of a dam lake in the Wetlina River Valley. Ochrona Przyrody 49, cz. I: 53–64.
- ALEXANDROWICZ S.W. 1991b. Late Quaternary Molluscan Assemblages of the Będkowska Valley (Cracow Upland). Bull. Pol. Acad. Sci., Earth Sci. 39, 2: 101–110.
- ALEXANDROWICZ S.W. 1992. Malakofauna i zmiany środowiska południowej Polski w holocenie (Malacofauna and environmental changes in South Poland during the Holocene). Kwart. AGH, Geologia 18, 3: 5–35.
- ALEXANDROWICZ S.W. 1996. Malacofauna of Late Holocene Overbank Deposits in Southern Poland. Bull. Pol. Acad. Sci., Earth Sci. 44, 4: 235–249.
- ALEXANDROWICZ S.W. 1997a. Death assemblages of Molluscs in flood deposits of the Muszynka River (Polish Carpathians). Studia Geomorph. Carp.-Balk. 31: 111–127.
- ALEXANDROWICZ S.W. 1997b. Malacofauna of Holocene sediments of the Prądnik and Rudawa River Valleys (Southern Poland). Folia Quatern. 68: 133–188.
- ALEXANDROWICZ S.W. 1998. Tanatocenozy muszlowe osadów powodziowych w Imbramowicach koło Krakowa (Thanatocenoses of Molluscs from flood deposits in Imbramowice near Cracow). Dokument. Geogr. 11: 69–83.
- ALEXANDROWICZ S.W. 1999a. Tanatocenozy muszlowe w rzeźnym środowisku sedymentacyjnym – metody badań i interpretacji (Shell accumulations in fluvial sedimentary environment – methods and interpretation). Kwart. AGH, Geologia 25, 3: 211–295.
- ALEXANDROWICZ S.W. 1999b. Mollusc Thanatocenoses in the lower course of the Osam River (Northern Bulgaria). Folia Malacol. 7, 3: 177–182.
- ALEXANDROWICZ S.W., ALEXANDROWICZ W.P., KRĄPIEC M., SZYCHOWSKA-KRĄPIEC E. 1997. Zmiany środowiska południowej Polski w okresie historycznym (Changes of the environment of Southern Poland during the historic period). Kwart. AGH, Geologia 23, 4: 339–387.
- ALEXANDROWICZ S.W., KRAWCZYK A.J. 1982. Metody korelacji rang w analizie materiałów geologicznych (Methods of rank correlation in analysis of geological data). Kwartalnik AGH, Geologia 8, 1: 5–22.
- ALEXANDROWICZ S.W., WILK Z. 1962. Budowa geologiczna i źródła doliny Prądnika w Ojcowskim Parku Narodowym (Geologic structure and springs of the Prądnik River Valley in the Ojców National Park). Ochrona Przyrody 28: 187–210.
- ALEXANDROWICZ W.P. 1999a. Tanatocenoza muszlowa z osadów powodziowych Białej Przemysłu w Golczowicach koło Wolbromia (Thanatocoenosis of Molluscs from flood deposits of Biała Przemysłu in Golczowice near Wolbrom). Kwartalnik AGH, Geologia 25, 4: 322–328.
- ALEXANDROWICZ W.P. 1999b. Malakofauna powodziowych osadów Dunajca w przełomach pienińskim i sądeckim. XV Krajowe Sem. Malacol.: 7–8.
- ALEXANDROWICZ Z., ALEXANDROWICZ S.W. 1977. Przyroda nieożywiona Ojcowskiego Parku Narodowego – Zarys budowy geologicznej. Studia Naturae Ser. B, 28: 33–49.
- ALEXANDROWICZ Z., ALEXANDROWICZ S.W. 1995. Waloryzacja geologiczna i malakologiczna rezerwatu „Skała Kmity” na Wyżynie Krakowskiej (Geological and malacological evaluation of the Skała Kmity Nature Reserve, Cracow Upland). Ochrona Przyrody 52: 95–110.
- BŁĘDOWSKI R., DEMEL K. 1913. Mięczaki Ojcowa. Cz. I. *Pulmona-*



- ta geophila*. Spraw. Dośw. Tow. Nauk. Warsz. Ser. B, 6: 918–941.
- BUKOWY S. 1956. Geologia obszaru pomiędzy Krakowem a Korzkwią (Geology of the area between Cracow and Korzkiew). Biul. Inst. Geol. 108: 17–82.
- CABAJ W. 1993. Wpływ sedymentacji na formowanie i strukturę tafocenozy karpologicznej (Role of sedimentary processes in the evolution and structure of carpological thaphocoenosis in fluvial environment). Prace Monogr. WSP w Krakowie 158: 3–139.
- CABAJ W., PELC S. 1991. Seeds and fruits from sediments of a recent landslide lake in the Wetlina River Valley. Ochrona Przyrody 49, cz. I: 31–52.
- CEBULAK E., NIEDZWIĘDZ T. 1998. Ekstremalne zjawiska opadowe w dorzeczu górnej Wisły w latach 1995–1996 (Extreme rain falls in the Upper Vistula River Basin in 1995–1996). Dokumentacja Geograficzna 11: 11–30.
- CLESSIN S. 1908a. Die Molluskenfauna des Auswurfes der Donau bei Regensburg. Nachrichtbl. Deutsch. Malak. Ges. 40, 1: 1–13.
- CLESSIN S. 1908b. Die Molluskenfauna des Rheinauswurfes bei Speyer. Nachrichtbl. Deutsch. Malak. Ges. 40, 3: 120–127.
- DOBROWOLSKI K. 1963. Próba analizy pojęcia „rzadki gatunek” (An attempt at analysing the concept of „the rare species”). Ekol. Pol. Ser. B, 3: 207–212.
- DRZAŁ M. 1954. Morfologia dorzecza Prądnika (Morphology of the Prądnik River Basin). Ochrona Przyrody 22: 42–66.
- DZIĘCZKOWSKI A. 1972. Badania ilościowe ślimaków buczyn południowo-zachodniej Polski (Quantitative researches of Gastropods in the beech forests of South-Western Poland). Prace Kom. Biol. PTPN 35, 5: 243–332.
- DZUŁYŃSKI S., HENKIEL A., KLIMEK K., POKORNY J. 1966. Rozwój rzeźby doliny południowej części Wyżyny Krakowskiej (The development of valleys in the southern part of the Cracow Upland). Rocznik Pol. Tow. Geol. 36, 4: 329–342.
- FALNIOWSKA-GRADOWSKA A. 1995. Ojców w dziejach i legendzie. Ojcowski Park Narodowy, Ojców.
- GERLACH T. 1976. Współczesny rozwój stoków w Polskich Karpatach fliszowych (Present-day slope development in the Polish Flysch Carpathians). Prace Geogr. 122: 3–116.
- GEYER D. 1908. Über Flussspülungen. Nachrichtbl. Deutsch. Malak. Ges. 40, 2: 82–90.
- GIL E. 1976. Splukiwanie gleby na stokach fliszowych w rejonie Szymbarku (Slopewash on flysch slopes in the region of Szymbark). Dokumentacja Geograficzna 2: 3–65.
- GŁOWAŃSKI Z. (red.) 1992. Czerwona lista zwierząt ginących i zagrożonych w Polsce (Red list of threatened animals in Poland). Zakł. Ochr. Przyr. i Zas. Nat. PAN, Kraków.
- GRADZIŃSKI R. 1977. Przyroda nieożywiona Ojcowskiego Parku Narodowego – Jaskinie. Studia Naturae Ser. B, 28: 51–62.
- KLEMM W. 1973. Die Verbreitung der rezenten Land-Gehäuseschnecken in Österreich. Denkschr. Öster. Akad. Wiss. 117: 5–503.
- KONDRACKI J. 1937. Skutki ulewy w dniu 22 maja 1937 r. w dolinie Prądnika (Effets de l'averse du 22 mai 1937 dans la vallée du Prądnik). Przegl. Geogr. 16: 161–165.
- KOTULA B. 1882. Wykaz mięczaków zebranych w okolicach Przemysła, tudzież w dorzeczu górnego Strwiąża i Sanu. Spraw. Kom. Fizj. PAU Ser. A, 16: 100–129.
- KOWALSKI K. 1951. Jaskinie Wyżyny Krakowsko-Wieluńskiej. Jaskinie Polski 1: 1–466.
- KÖRNIG G. 1987. Mollusken aus einem Bachgenist am Fusse des Tianschan-Gebirge (UdSSR). Malakol. Abhandl. 12, 1: 21–24.
- LEWIŃSKI J. 1913. Die diluvialen Ablagerungen der Umgegend von Ojców. Spraw. Pos. Tow. Nauk. Warsz. 6, 9: 819–849.
- LOŻEK V. 1964. Quartärmollusken der Tschechoslowakei. Rozpr. Ustr. Ust. Geol. 31: 3–374.
- MAŁECKI J. 1977. Przyroda nieożywiona Ojcowskiego Parku Narodowego – Morfologia i hydrografia. Studia Naturae Ser. B, 28: 63–80.
- MARCZEWSKI E., STEINHAUS H. 1959. O odległości systematycznej biotopów (On the systematic distance of biotopes). Zastosow. Matemat. 4, 3: 195–203.
- MEDWECKA-KORNAŚ A. 1977. Szata roślinna Ojcowskiego Parku Narodowego – Zespoły roślinne. Studia Naturae Ser. B, 28: 199–235.
- MICHALIK S. 1974. Antropogeniczne przemiany szaty roślinnej Ojcowskiego Parku Narodowego od początków XIX wieku do 1960 roku (The changes induced by man in the vegetation of the Ojców National Park since the beginning of XIX-th century to 1960). Ochrona Przyrody 39: 65–154.
- MICHALIK S. 1990. Przemiany roślinności kserotermicznej w czasie 20-letniej sukcesji wtórnej na powierzchni badawczej „Grodzisko” w Ojcowskim Parku Narodowym (Changes in xerothermic vegetation during 20 years secondary succession on the study area of Grodzisko in Ojców National Park). Prądnik, Prace Muz. Sfera 2: 43–52.
- MICHALIK S. 1991. Program aktywnej ochrony zasobów genowych flory Ojcowskiego Parku Narodowego (Programme of active protection of the flora gene resources in the Ojców National Park). Prądnik, Prace Muz. Sfera 3: 81–91.
- NIEDBAŁA J., SOJA R. 1998. Odpyływ z opadu nawałnego w dniu 18 maja 1966 roku w Sułoszowej (Runoff during heavy downpour at 18 may 1966 in Sułoszowa, (Cracow Upland). Dokumentacja Geograficzna 11: 31–38.
- PARTYKA J. 1988. Ojcowski Park Narodowy. Sport i Turystyka, Warszawa.
- PARTYKA J. 1999. Powódzie w Dolinie Prądnika a ochrona Ojcowskiego Parku Narodowego. W: Przyczyny i skutki wielkich powodzi. Muz. Przyr. PAN, Kraków, s. 129–134.
- PELC S. 1983. Owoce i nasiona we współczesnych osadach Dunajca w rejonie Pienin i przelomu beskidzkiego. Prace Monogr. WSP w Krakowie 40: 3–118.
- POLIŃSKI W. 1914. Ślimaki Ojcowa. Spraw. Kom. Fizj. AU 48: 16–50.
- SMOLEŃSKI J. 1924. Budowa i rzeźba dorzecza Prądnika. Ochrona Przyrody 4: 69–75.
- STRZELEC M. 1993. Ślimaki (*Gastropoda*) antropogenicznych środowisk wodnych Wyżyny Śląskiej (Die Schnecken (*Gastropoda*) der anthropogenischen Wassermilieu des Schlesiens Hügellandes). Prace Nauk. Uniw. Śląsk. 1358: 3–104.
- ŠTEFEK J., SZAROWSKA M., FALNIOWSKI A. 1990. Contribution to the knowledge of the malacofauna of the Ojców National Park. Folia Malacologica 4: 163–172.
- URBAŃSKI J. 1977. Świat zwierzęcy Ojcowskiego Parku Narodowego – Mięczaki. Studia Naturae Ser. B, 28: 299–318.
- VOHLAND A. 1910. Streifzüge im östlichen Erzgebirge; II – Ein Beitrag über Flussspülungen. Nachrichtbl. Deutsch. Malak. Ges. 42, 1: 1–12.
- WAGA A. 1857. Sprawozdanie z podróży naturalistów odbytej w r. 1854 do Ojcowa. Biblioteka Warszawska 2: 142–227.
- WASMUND E. 1926. Biocoenose und Thanatocoenose. Archiv. Hydrobiol. 17: 3–116.
- ZEISSLER H. 1963. Ein Hochwasser-Spülraum eines kleinen Baches und die Bedeutung solcher Funde für die Beurteilung fossiler Mollusken-Thanatozöosen. Archiv. f. Mollusk. 92, 3–4: 145–186.



## SUMMARY

In May 1996, the Prądnik River Valley was inundated by a flash flood caused by two extremely heavy rainfalls one following three days after the other. Fragments of wood and branches, plant detritus, fruits and seeds as well as shells of molluscs with an admixture of anthropogenic material were accumulated in several places on the valley floor behind obstacles, clumps of trees and bushes, in the outer parts of meanders and at the foot of steep or rocky slopes. Rich mollusc assemblages forming thanatocoenoses have been found in such accumulations deposited along the valley in the Ojców National Park. The Prądnik River is a right-bank tributary of the Vistula River. It is 32,3 km long with an average gradient 6.4 growing in the upper course up to 7.9. The surface of the catchment basin is 196 km<sup>2</sup>, 8.1% of which is inside the Ojców National Park. Several gorges and dry valleys as well as one valley with a permanent stream are the tributaries (Fig. 1). The valley is unevenly wooded, from 5% in the uppermost part up to 35% in the southern part of the protected area.

A series of samples were collected two weeks after the flood in 10 localities situated along the river course between Sułoszowa and Prądnik Korzkiewski (Fig. 1). Each of them contained 5 single samples representing one thanatocoenose. Different methods of analysis described by the author (S.W. Alexandrowicz 1987, 1999a), including malacospectra of species and specimens (MSS, MSI), indices of differentiation and faunal stability (TDA, ADI), numerical taxonomy, indices and categories of constancy and domination of species as well as the estimation of trends with the rank correlation index have been used in the present study.

Assemblages of molluscs forming thanatocoenoses comprise 18.5 thousand specimens representing 79 taxa: 65 species of land snails, 9 species of water molluscs, 3 species of bivalves and shells of slugs (Tab. 1). The shells of three taxa (*Carychium tridentatum*, *Vitrea crystallina*, *Vallonia pulchella*) clearly dominate totalling about 43% of the whole collection. Six species of land snails are characterised by high values of constancy and domination, while 48% of all taxa are only accessory components of the fauna (Tab. 4). The differentiation of assemblages in three parts of the valley is inconsiderable. Species of woodland prevail on MSS spectra while specimens of shadow-loving snails, open-country species and mesophilous ones (ecological groups F, O, M) appear in fairly equal proportions on MSI spectra (Fig. 2). The concentration of points corresponding with both single samples and the series of samples illustrated by the triangular diagram confirms the low degree of faunal differentiation excluding assemblages from the uppermost part of the valley (Fig. 3). The proportions between the three mentioned ecological groups of land snails and in particular thanatocoenoses change to some small degree but the content of the open-country species is highest in the uppermost site, whilst woodland species prevail in the lower part of the valley while the shell number of catholic species is considerable in all thanatocoenoses (Fig. 4). Assemblages from succeeding sites are characterised by several features, such as the number of species and specimens ( $N_i$ ,  $N_s$ ), indices of differentiation and faunal stability (TDA, ADI), relations between woodland and open-country snails (F/O), normalised indices of constancy-domination ( $C_i$ ,  $D_i$ ) as well as by an increase in species number (Tab. 2, 3). In the set comprising all samples the number of taxa is correlated with both the number of specimens and the TDA differentiation index (Fig. 5).

The similarities between thanatocoenoses are estimated with the taxonomical analysis. Three subsets of samples can be distinguished on the dendrogram. The first comprises thanatocoenoses 2 and 3 (A), the second – thanatocoenoses 4, 5 and 6 from the middle part of the valley (B) and the last – thanatocoenoses 7, 8 and 9 from the lower part of the valley (C). The two remaining ones, representing the uppermost part of the valley rest outside (Fig. 6).

The malacofauna of the Ojców National Park comprise 99 taxa (75 species of land snails, 14 species of slugs, and 10 species of water molluscs) and is well reflected in assemblages forming thanatocoenoses, although the last do not contain species of slugs. 14 taxa of land snails and 5 taxa of water snails reported from the recent fauna have been not found in flood sediments, but 11 species of molluscs noted in the present study have been not reported until now from this area of the national park. Two of them: *Cecilioides acicula* and *Planorbis planorbis* reach the highest values of the constancy index. The presence of *Vertigo angustior* and *Vertigo antvertigo* is noteworthy.

Changes to some features of thanatocoenoses along the river course are connected with the differentiation of malacocoenoses distributed within the valley and with the hydrological conditions controlling the accumulation of flood sediments (Fig. 1, 7). The increase in species number is unequal reaching values twice as high: between sites 0 and 2 (20 taxa) and between sites 6 and 7 (11 taxa). The fauna become enriched by material originating from side gorges and dry valleys. Values of the rank correlation indices indicate, that three features of assemblages: the percentage of species number in relation to the whole fauna (%M), the differentiation index (TDA) and the content of woodland and mesophilous snails (F+M) are related to the sequence of thanatocoenoses along the river course (Fig. 7). The faunal stability index (ADI) is not correlated with this sequence.

Subfossil assemblages of molluscs found in Young Holocene alluvial loam deposited mainly since the Middle Ages are composed of open-country snails with an admixture of mesophilous species, hygrophilous snails and shadow-loving taxa (S.W. Alexandrowicz 1988, 1997b). Subfossil fauna is 20–30% enriched in snails connected with open environments in comparison to the fauna accumulated recently by floods. On the contrary the content of woodland snails is markedly impoverished. The differences mentioned are connected with the deforestation of the whole area during the last few centuries, noted by Michalik (1974) and Falniowska-Gradowska (1995). Since the creation of the Ojców National Park in 1956 the succession of forest has made great strides. Xerothermic habitats and grasslands are progressively reduced while slopes of the Prądnik River Valley have become more and more wooded (Michalik 1990, 1991). These changes influenced the modification of the fauna inhabiting slopes and the valley bottom, distinctly expressed in the constancy-domination structure of present-day mollusc assemblages forming thanatocoenoses.

Shells of molluscs deposited by floods derive from the crest of the upland, from slopes and from the valley bottom (Fig. 8, W, S, D). In the uppermost part of the Prądnik Valley upward of the main spring, the fauna is composed of the two first mentioned components [S+W]. In the river course downstream of the spring, between Sułoszowa and Pieskowa Skała thanatocoenoses contain shells from the flood terrace and slopes with an admixture of specimens coming from the upland [DS + (W)]. Following on downwards the component D is the most important one while the number of shells connected with slopewash is high but progressively reduced [D + S] [D + (S)]. These shells are the main component of the material concentrated in the narrow gorges and side valleys [S, S + W, S + (W)]. In consequence the structure of thanatocoenoses deposited by a river or a stream on the valley bottom depends to a high degree on the relationship between the intensity of the longitudinal transport during flood and the transversal transport controlled by slopewash and hillwash (S.W. Alexandrowicz 1999a). In the deep and narrow Prądnik River Valley surrounded by steep and partly rocky slopes, a considerable content of woodland snails and xerophilous taxa is transported during floods. In valleys with a broad low terrace snails living on the bottom are the main component of shell accumulations while the material washed from slopes is incorporated into thanatocoenoses only to a very limited degree (S.W. Alexandrowicz 1991b, 1998, 1999a).