

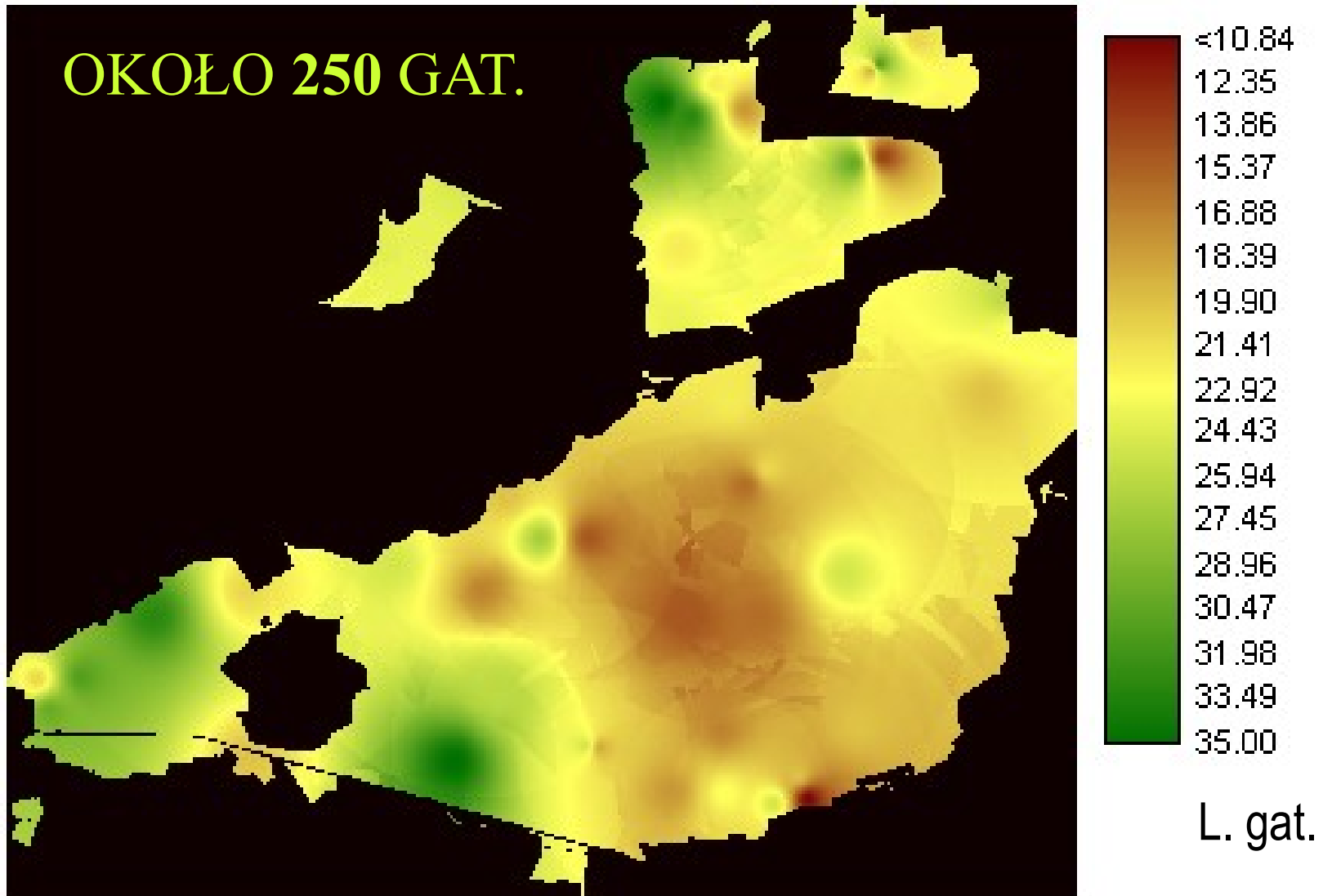
# EKOLOGIA OGÓLNA

## WBNZ 884

Wykład 11

Różnorodność biologiczna  
w skali lokalnej

# RÓŻNORODNOŚĆ GATUNKOWA FLORY PUSZCZY NIEPOŁOMICKIEJ



# RÓŻNORODNOŚĆ BIOTYCZNA

- $\alpha$  – lokalne bogactwo gatunków;
- $\beta$  – heterogeniczność siedlisk;
- $\gamma$  – łączne bogactwo gatunków w dużym obszarze.

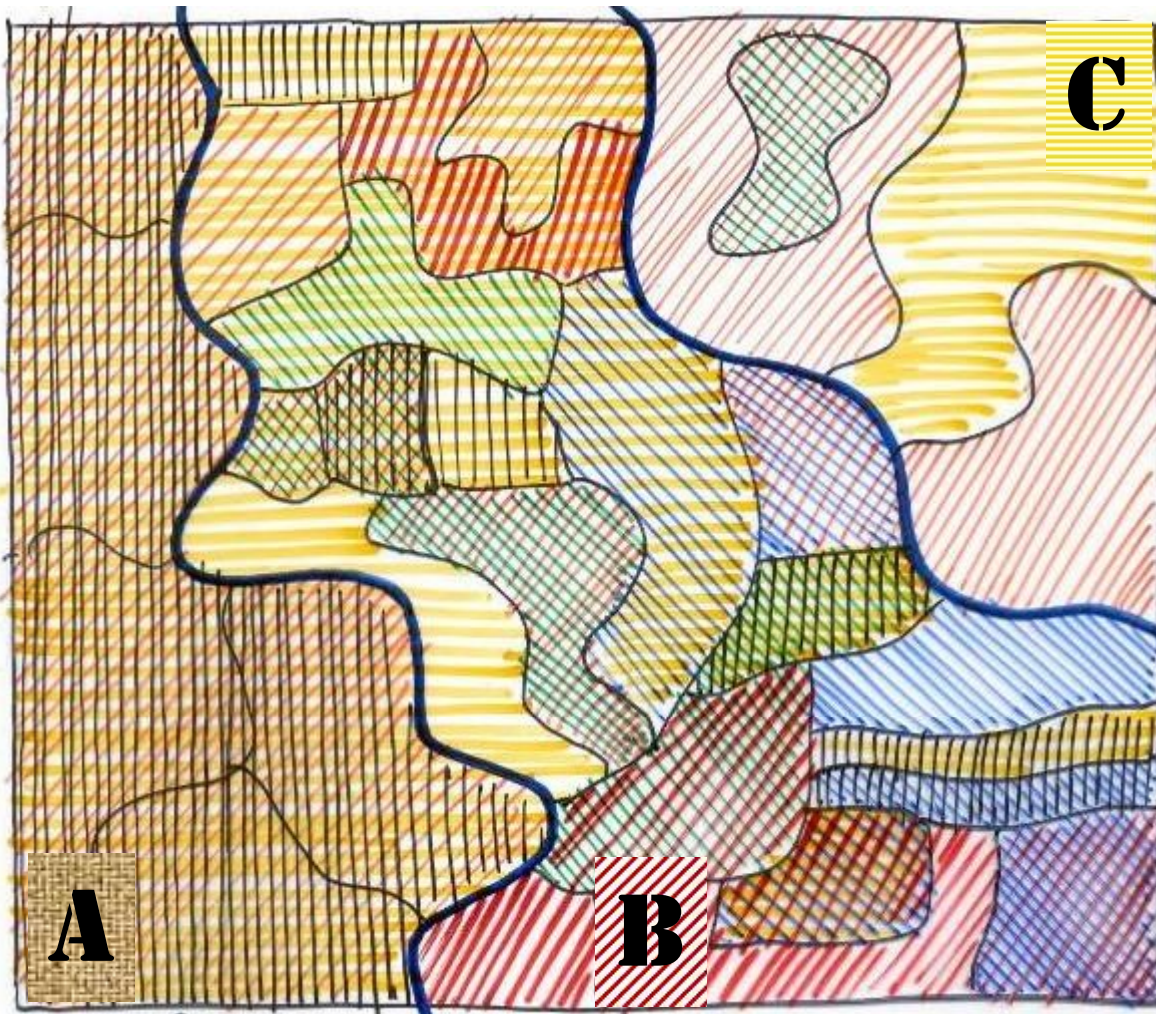
# SKŁADOWE LOKALNEJ RÓŻNORODNOŚCI BIOLOGICZNEJ

$\alpha$  = l.gat. w danym środowisku

$\beta$  = zróżnicowanie środowisk w danym obszarze

$\gamma$  = l. gat. w danym obszarze:

$$\gamma = \alpha \times \beta$$

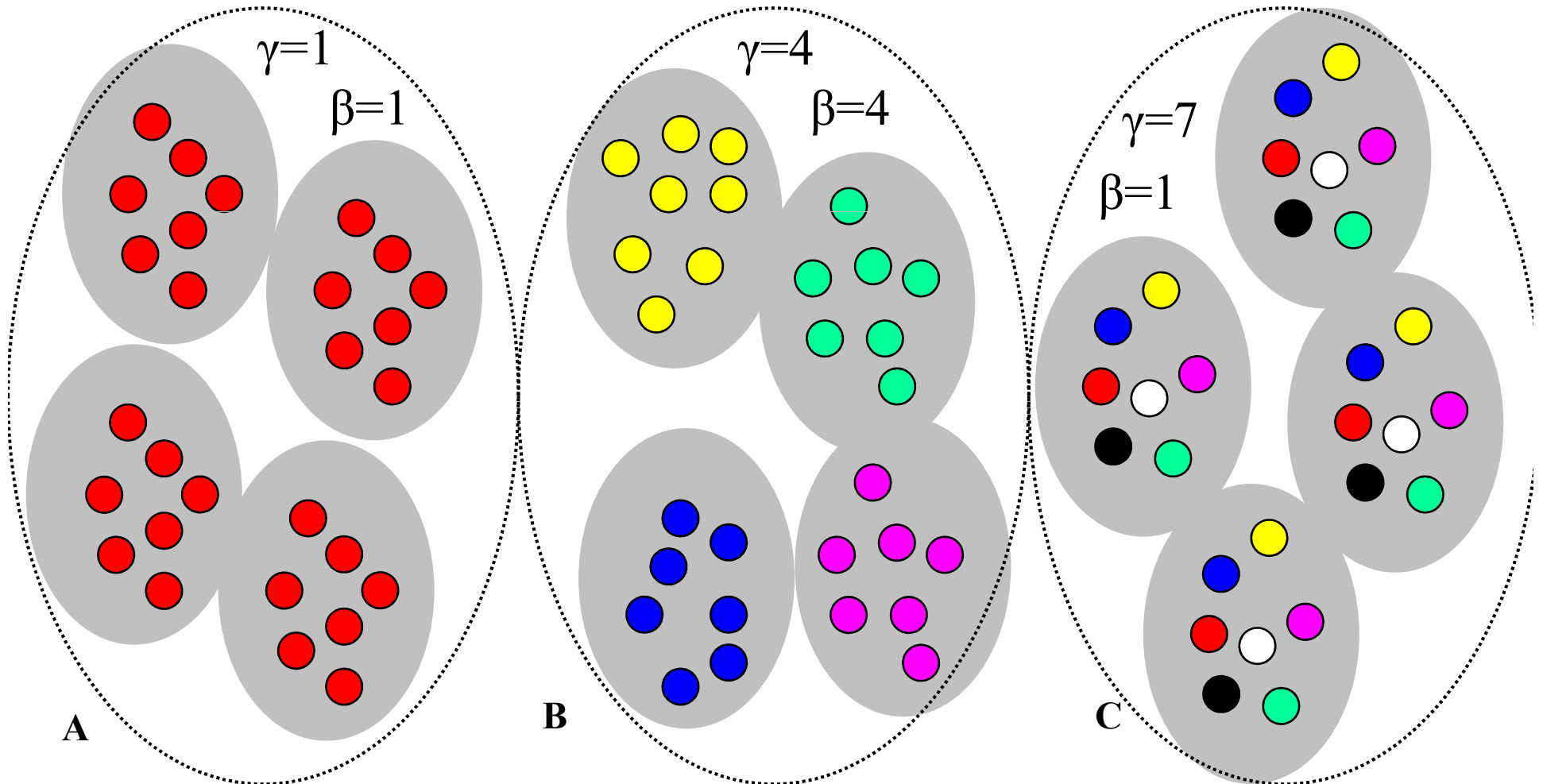
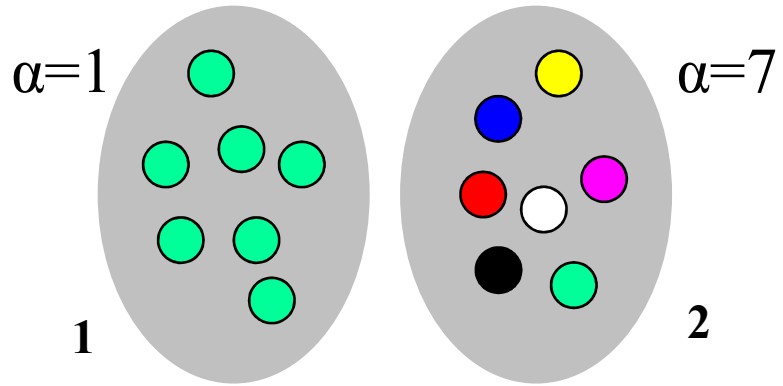


Różnorodność  $\alpha$ :  $A > B > C$   
 Różnorodność  $\beta$ :  $B \gg C > A$   
 Różnorodność  $\gamma$ :  $B > (A = C)$



# MIARY RÓŻNORODNOŚCI GATUNKOWEJ

$$\gamma = \alpha \times \beta$$

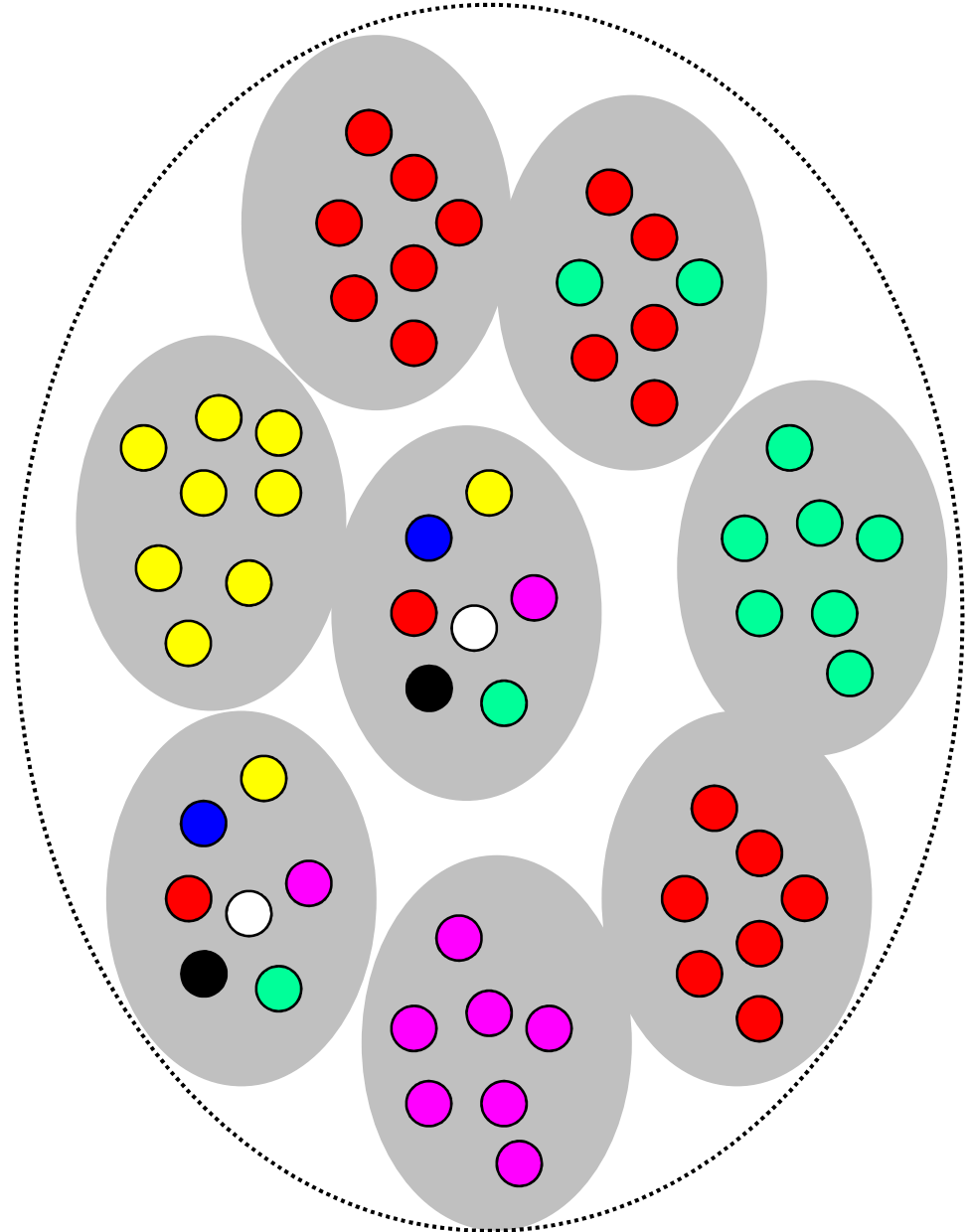


## MIARY RÓŻNORODNOŚCI GATUNKOWEJ

$\gamma=?$

$\beta=?$

Jak obliczyć  
różnorodność  $\beta$  i  $\gamma$  dla  
tego regionu,  
złożonego z ośmiu  
siedlisk?



*Wskazówka:  
J. Weiner, Życie i ewolucja biosfery, str. 396*

## MIARY RÓŻNORODNOŚCI GATUNKOWEJ

$$\gamma=7$$

$$\beta=?$$

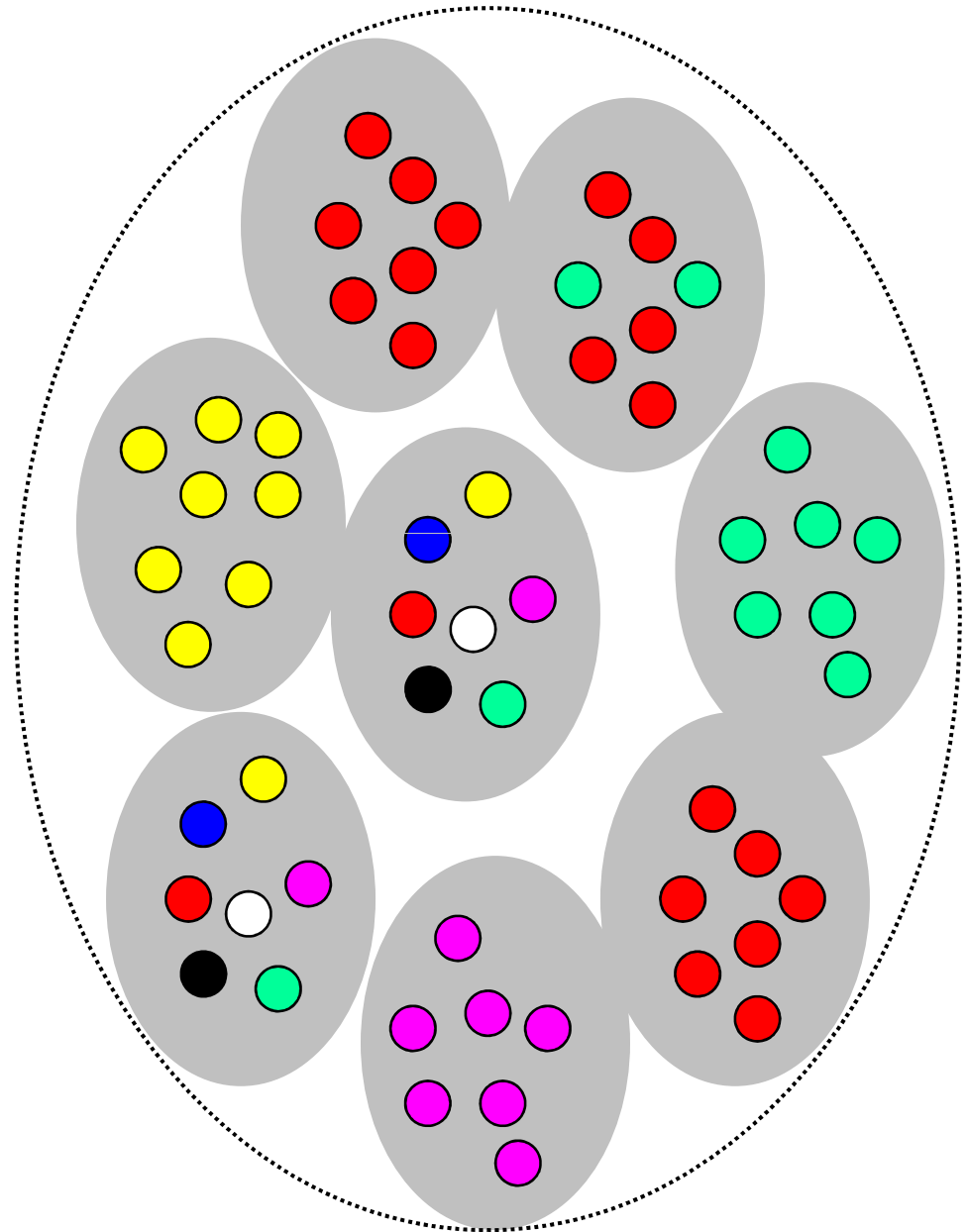
Jak obliczyć różnorodność  $\beta$  i  $\gamma$  dla tego regionu, złożonego z ośmiu siedlisk?

**Metoda Whittakera:**

$$\beta = \gamma / \text{śr. } \alpha$$

$$\beta = 7 / (5 \times 1 + 2 \times 7 + 2) / 8$$

$$\beta = 7 / 2,625 = \mathbf{2,67}$$



# DRZEWOSTANY PUSZCZY NIEPOŁOMICKIEJ (TYPOLOGIA LEŚNA)







# ZESPÓŁ I BIOCENOZA

**ZESPÓŁ:** dowolnie duża grupa gatunków w interakcji

## **BIOCENOZA:**

- zbiór wszystkich gatunków ekosystemu
- zespół wszystkich gatunków ekosystemu, w interakcjach
- unikatowy, charakterystyczny zespół gatunków danego typu ekosystemu

ZGRUPOWANIE, ZBIOROWISKO

ZBIOROWISKO ROŚLINNE, FITOCENOZA,

SYNUZJA, SYNUZJA,

ZESPÓŁ ROŚLINNY,

GILDIA

# WZORCE W STRUKTURZE BIOCENÓZ

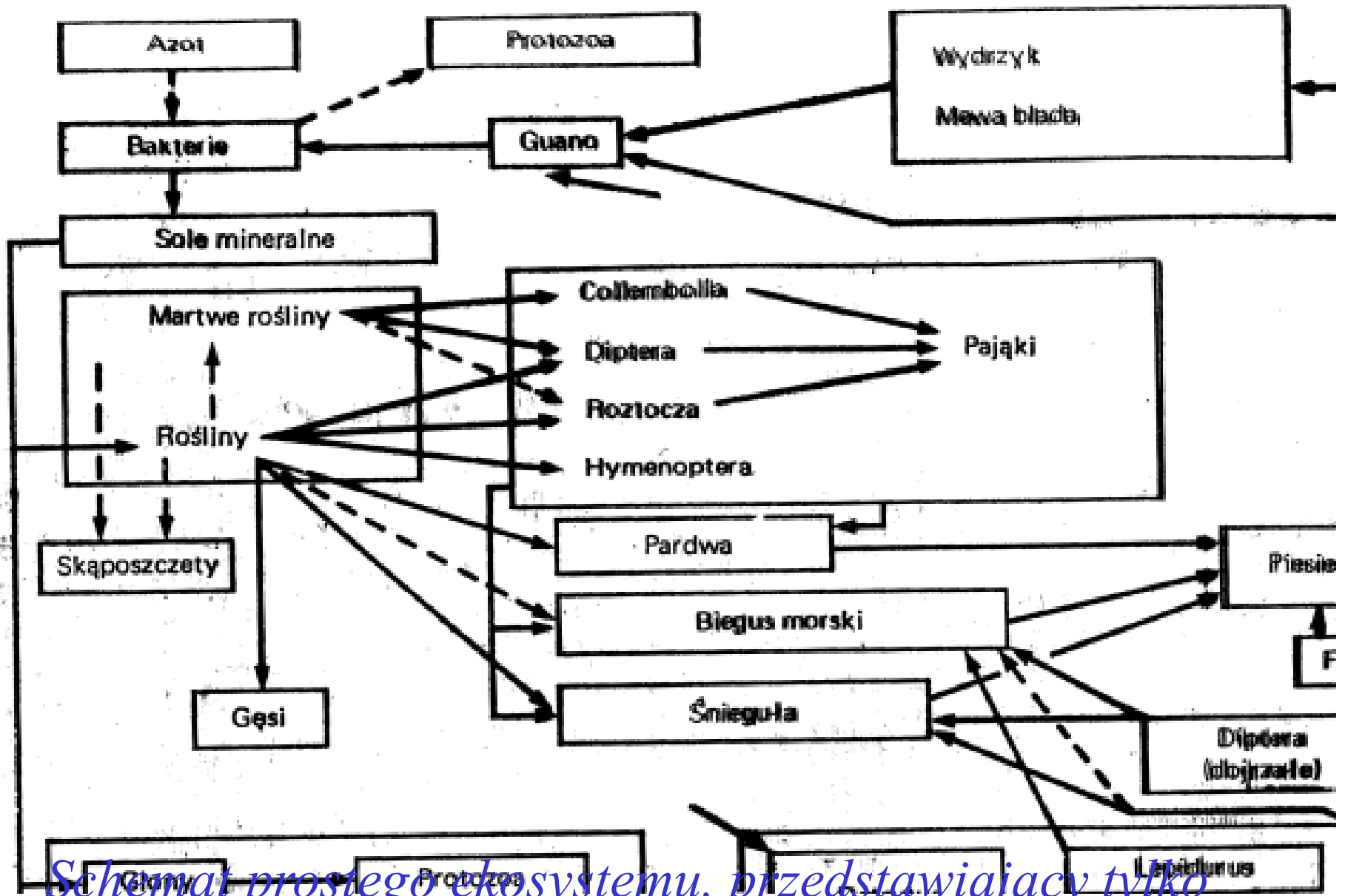
- REDUNDANCJA
- ROZKŁAD LICZEBNOŚCI  
(STRUKTURA DOMINACJI)
- STRUKTURA WIELKOŚCI CIAŁA
- OGRANICZONE PODOBIEŃSTWO
- NISZA EKOLOGICZNA -  
KONKURENCJA
- REGUŁY SKŁADANIA
- SUKCESJA

# WZORCE W STRUKTURZE BIOCENÓZ

- **REDUNDANCJA**

  - „ZA DUŻO” GATUNKÓW

  - ROZKŁAD LICZEBNOŚCI (STRUKTURA DOMINACJI)
  - STRUKTURA WIELKOŚCI CIAŁA
  - OGRANICZONE PODOBIEŃSTWO
  - NISZA EKOLOGICZNA - KONKURENCJA
  - REGUŁY SKŁADANIA



*Schemat prostego ekosystemu, przedstawiający tylko sieć zależności troficznych*

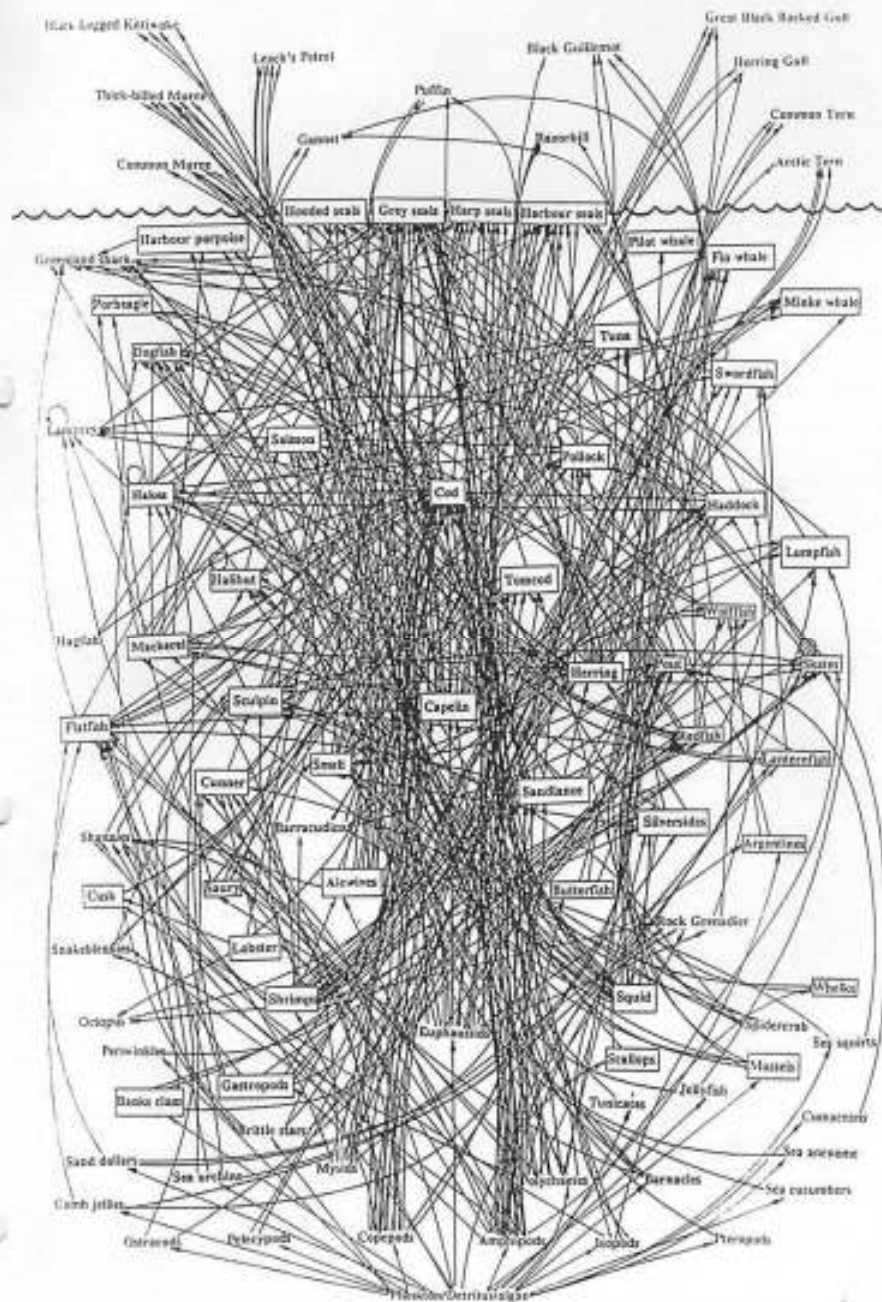
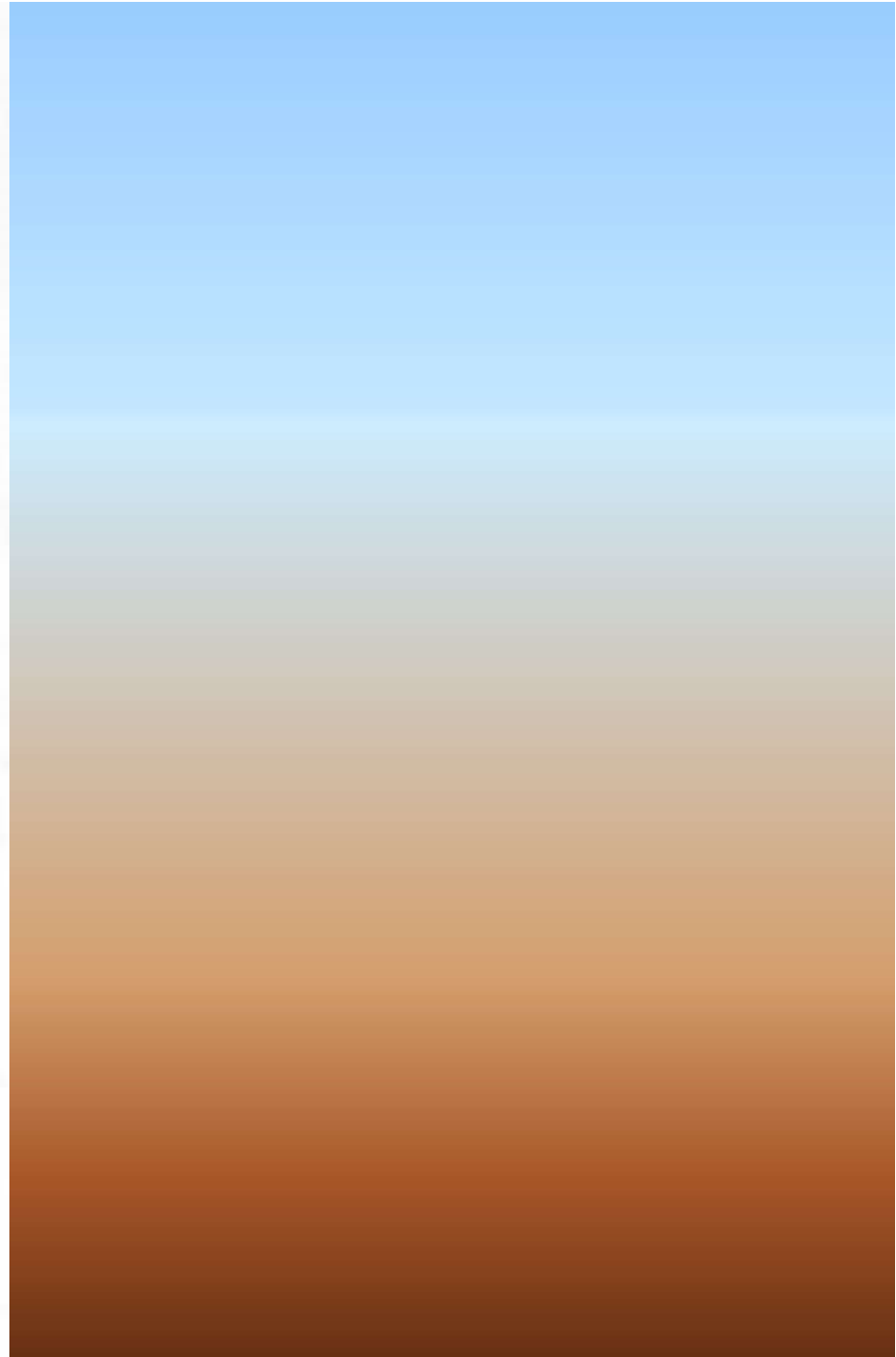


Figure 18.4. Another food web for the northwest Atlantic (reprinted with permission from Lavigne)



Liczba gatunków  
i osobników  
w próbach  
fauny epigeicznej  
ok. 30-letnich  
monokultur leśnych  
(Siemianice)



**DRAPIEŻNIKI**

Całkowita liczba  
gatunków w lesie:  $\approx 10^3$

Takson	L. gat.	wiosna	jesień
Scarabeidae	?	1149	326
Carabidae	58	6609	1351
Staphylinidae	97	3186	3968
Curculionidae	?	6858	902
Other Coleoptera	?	2184	549
Coleoptera larvae	?	691	404
Formicidae	12	1970	1537
Other Hymenoptera	?	991	604
Hymenoptera larvae	?	22	82
Lepidoptera larvae	?	132	39
Other Lepidoptera	?	129	4
Dermaptera	?	772	292
Other Insects	?	1208	301
Aranea	128	13997	1987
Opilionida	8	1811	4026
Acarina	??	2546	351
Pseudoscorpionida	2	80	92
Chilopoda	?	649	168
Diplopoda	?	966	2357
Isopoda	?	9	43
Lumbricidae	?	48	7
<b>Razem</b>		<b>46007</b>	<b>19390</b>
<b>Razem drapieżne</b>	<b>&gt;300</b>	<b>65397</b>	

# WZORCE W STRUKTURZE BIOCENÓZ

- REDUNDANCJA

- **ROZKŁAD LICZEBNOŚCI (STRUKTURA DOMINACJI)**

**DUŻO RZADKICH, MAŁO POSPOLITYCH**

- STRUKTURA WIELKOŚCI CIAŁA

- OGRANICZONE PODOBIEŃSTWO

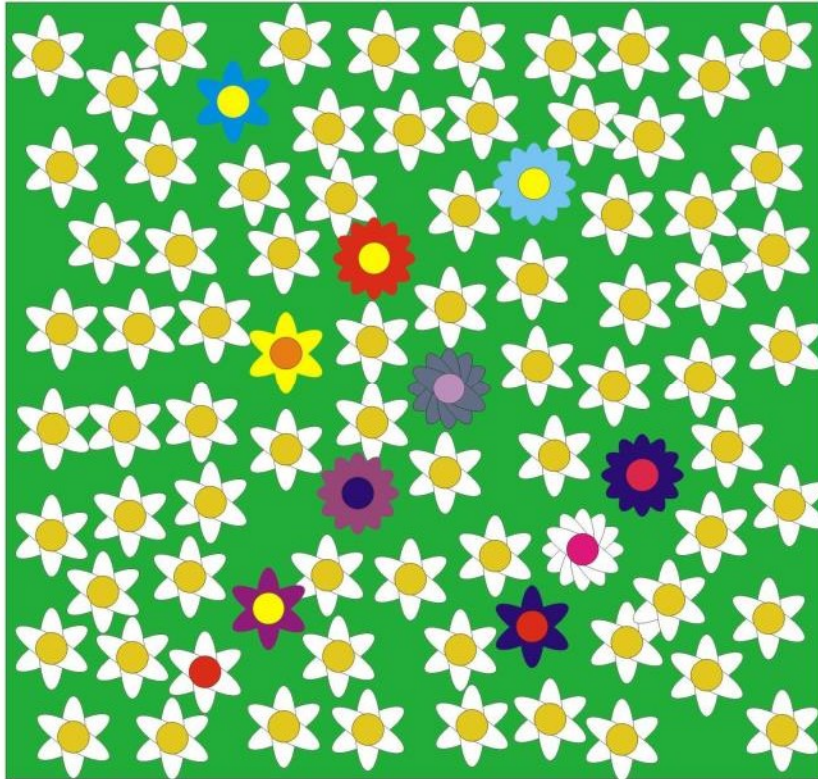
- NISZA EKOLOGICZNA - KONKURENCJA

- REGUŁY SKŁADANIA

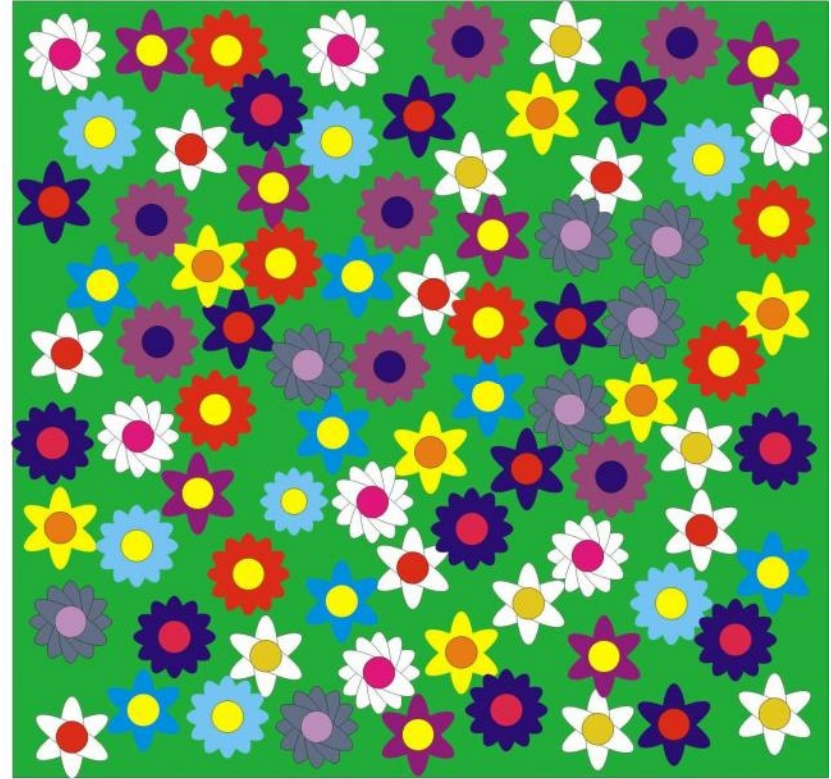


# WSKAŹNIKI RÓŻNORODNOŚCI

$H' = 0,702$



$H' = 2,485$

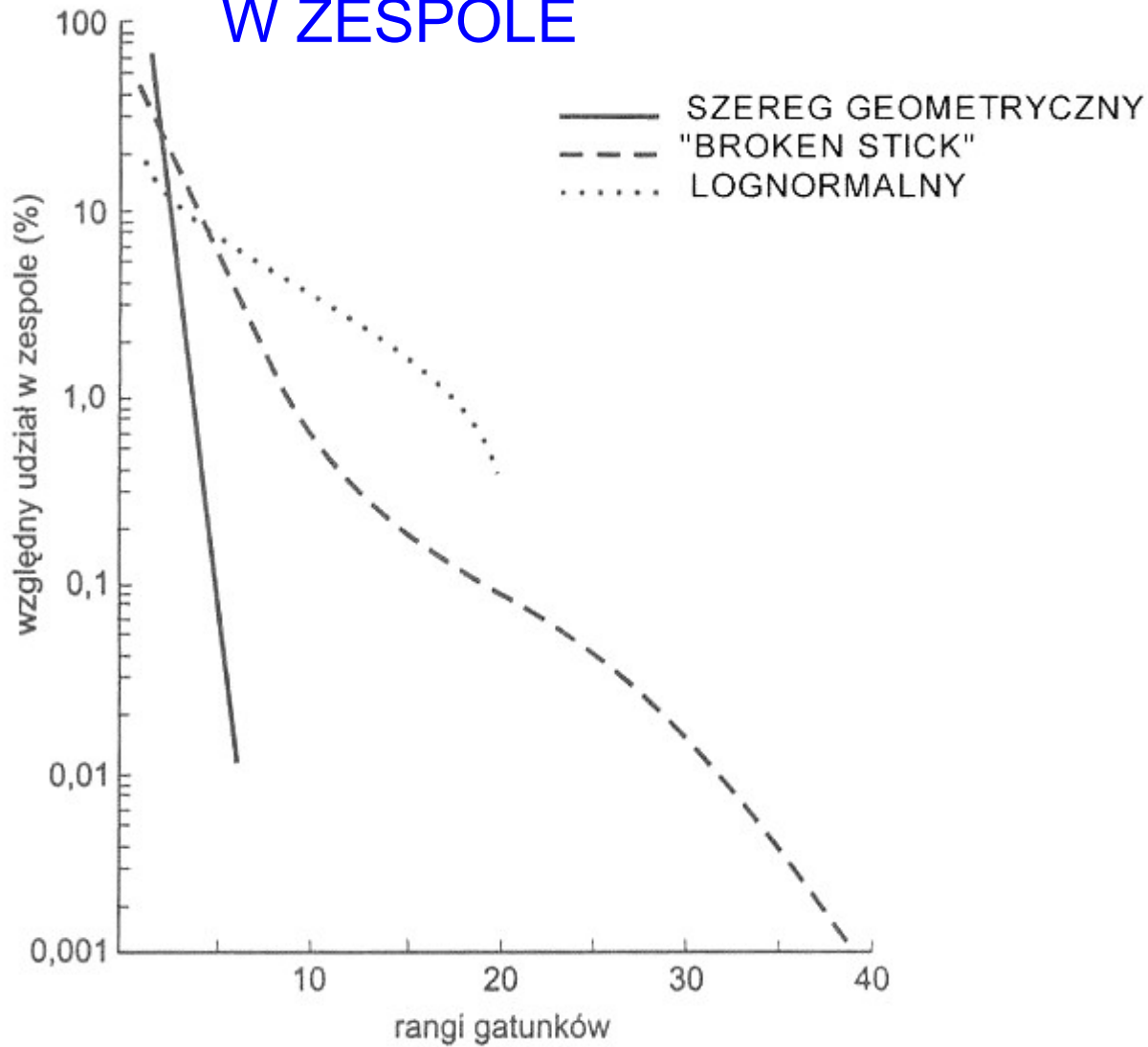


$S = 12$

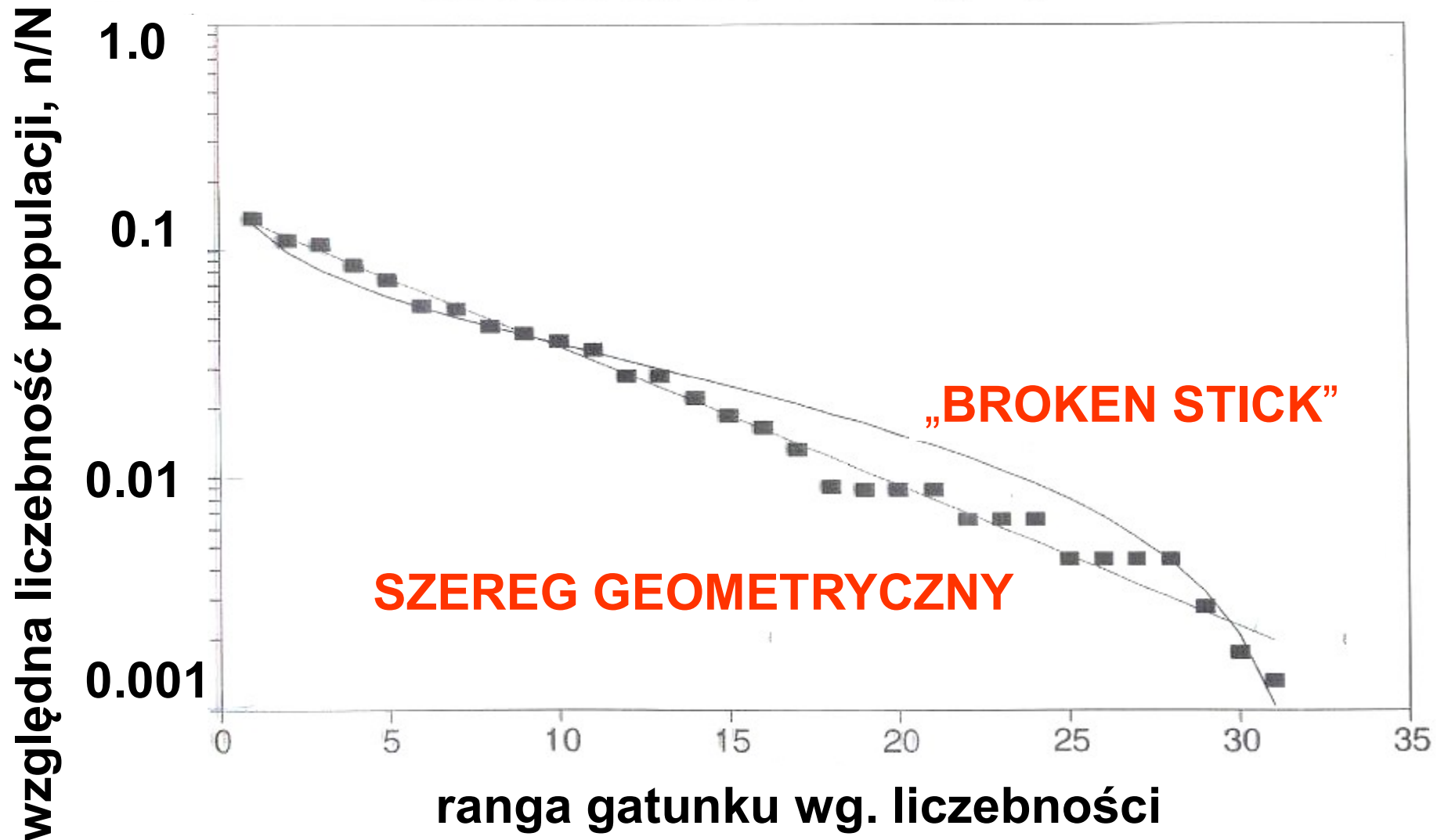
$N = 84$



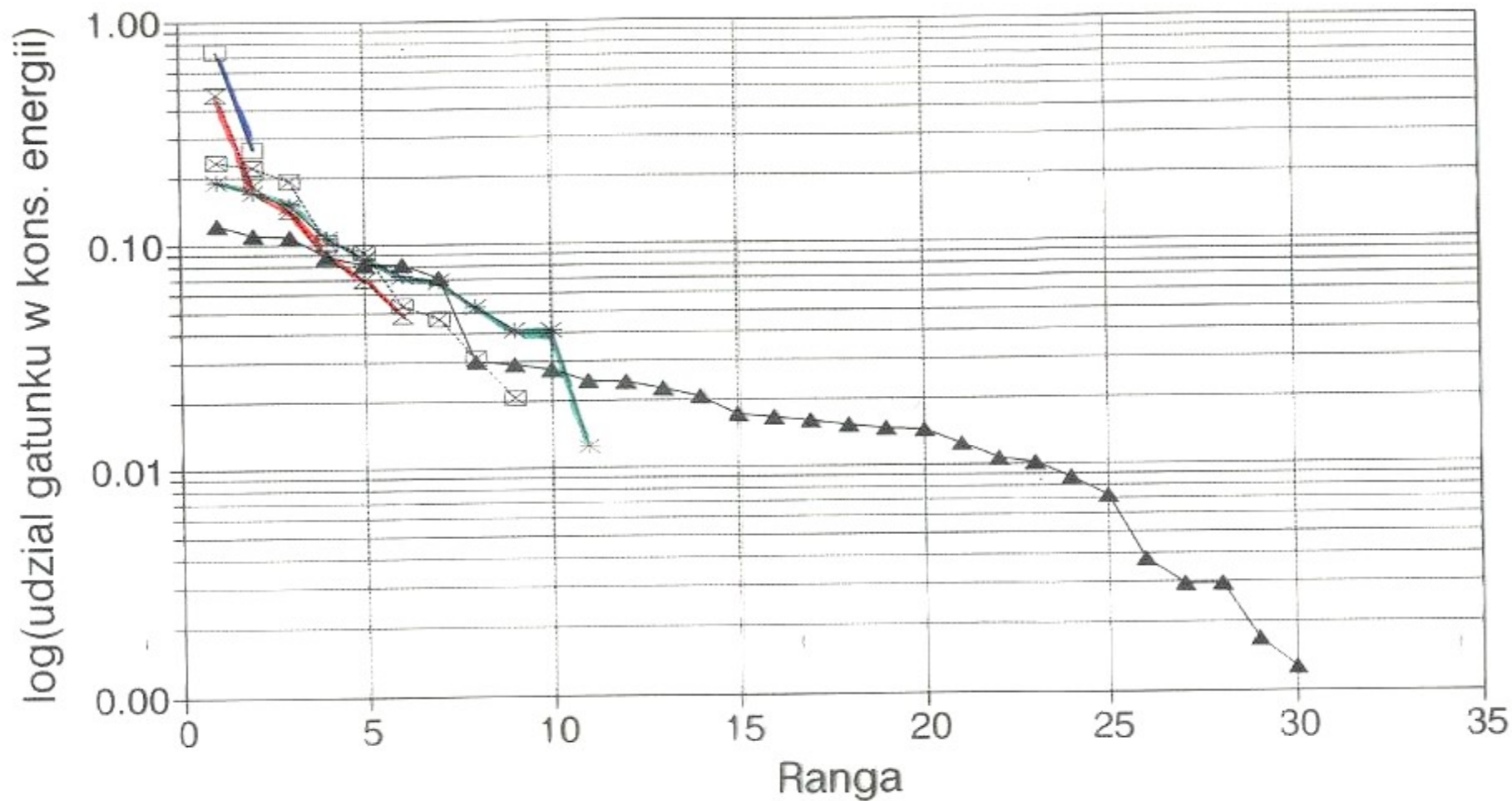
# MODELE ROZKŁADU LICZEBNOŚCI GATUNKÓW W ZESPOLE



# Wykres liczebności gatunków wg rang PTAKI PUSZCZY NIEPOŁOMICKIEJ, GRĄDY 150-LETNIE



# Wykres konsumpcji gatunków wg rang PTAKI PUSZCZY NIEPOŁOMICKIEJ, BORY

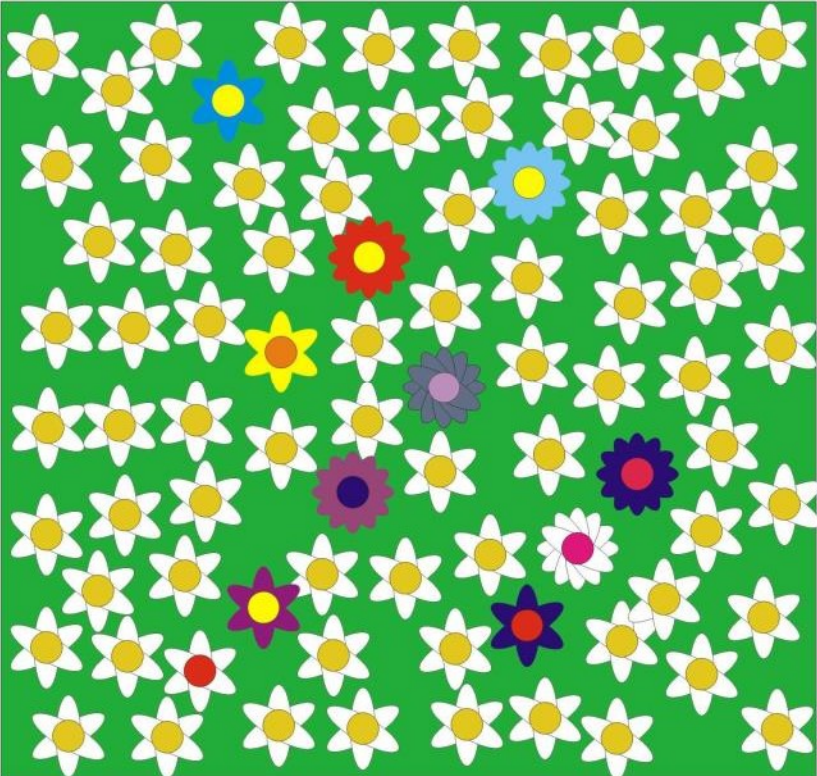


▲ V    ● IV    □ III  
● II    ■ I

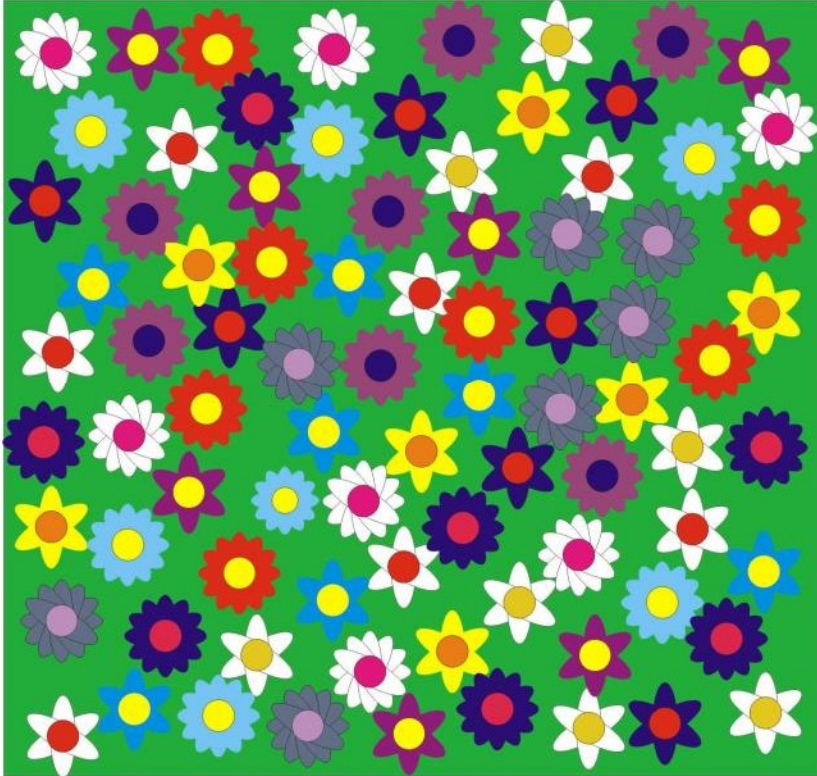
**STADIA  
SUKCESJI**

# WSKAŹNIK RÓŻNORODNOŚCI SHANNONA-WIENERA

$$H' = \sum_{i=1}^S (p_i \times \log p_i)$$















$H' = 0,702$



$H' = 2,485$

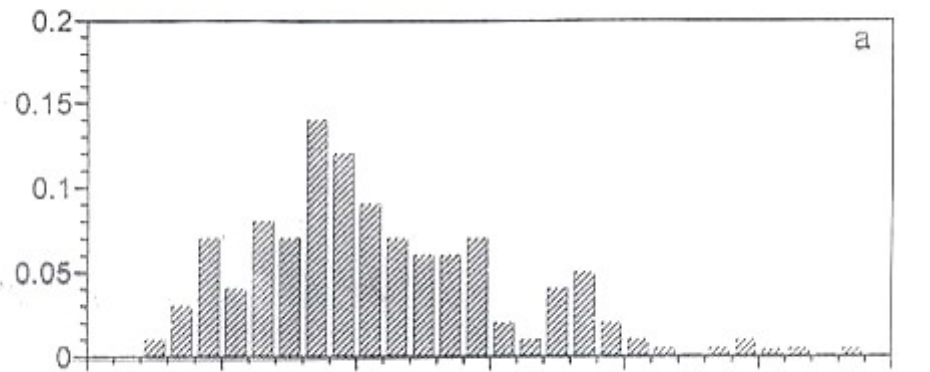
$S = 12$   
 $N = 84$

-   
1
-   
2
-   
3
-   
4
-   
5
-   
6
-   
7
-   
8
-   
9
-   
10
-   
11
-   
12

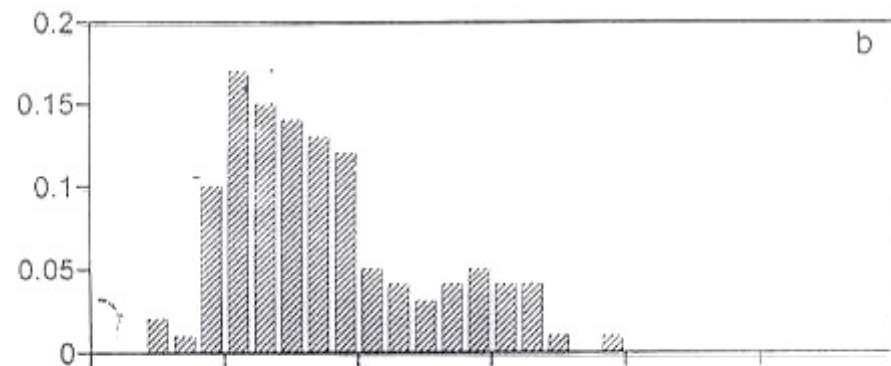
# WZORCE W STRUKTURZE BIOCENOZ

- REDUNDANCJA
- ROZKŁAD LICZEBNOŚCI (STRUKTURA DOMINACJI)
- **STRUKTURA WIELKOŚCI CIAŁA**  
**DUŻO MAŁYCH, MAŁO DUŻYCH**
- OGRANICZONE PODOBIEŃSTWO
- NISZA EKOLOGICZNA - KONKURENCJA
- REGUŁY SKŁADANIA
- SUKCESJA

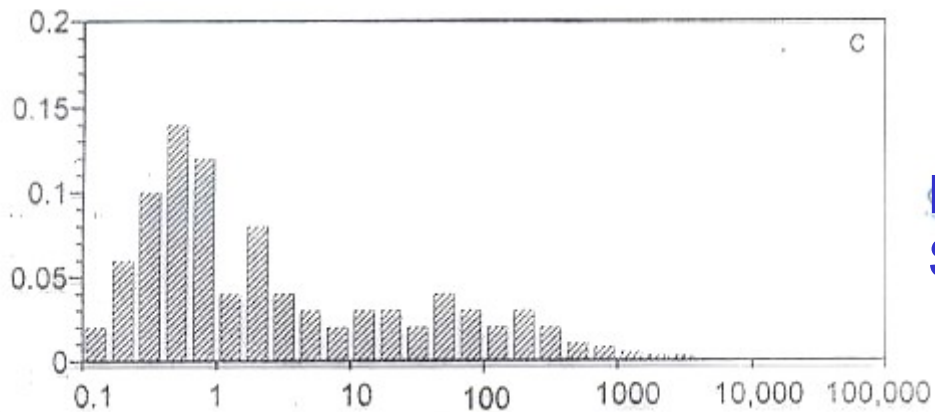
Proporcja liczby gatunków



SSAKI  
LĄDOWE



PTAKI



RYBY  
SŁODKOWODNE

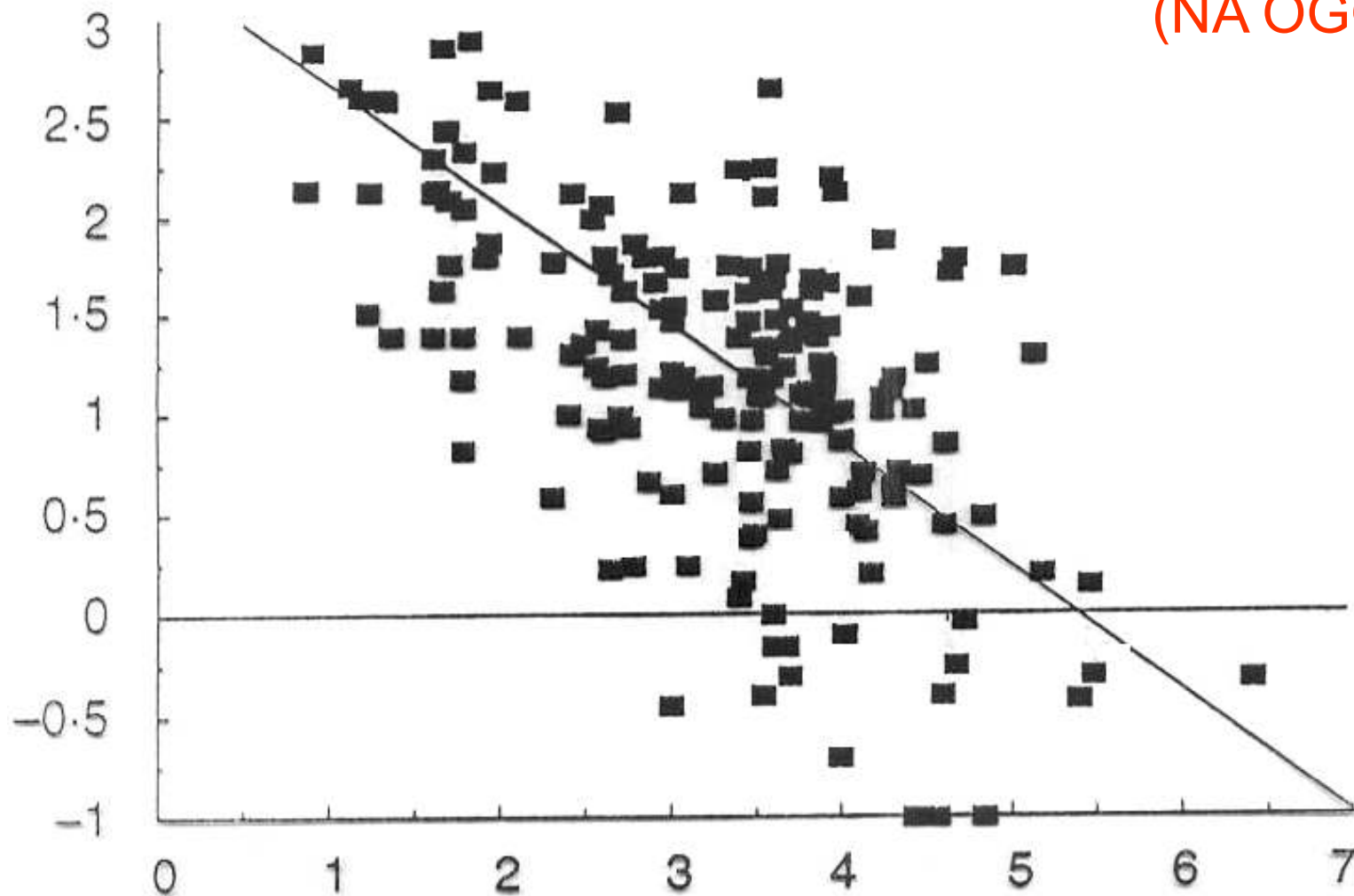
W DANEJ GRUPIE  
TAKSONOMICZNEJ  
PRZEWAŻAJĄ  
GATUNKI  
O MAŁYCH  
ROZMIARACH  
CIAŁA

Masa ciała (g)

# ZAGĘSZCZENIE POPULACJI SSAKÓW W LASACH RÓWNIKOWYCH

GATUNKI MAŁE SĄ LICZEBNIEJSZE  
(NA OGÓŁ)

$\log(\text{ZAGĘSZCZENIE POPULACJI; N/km}^2)$

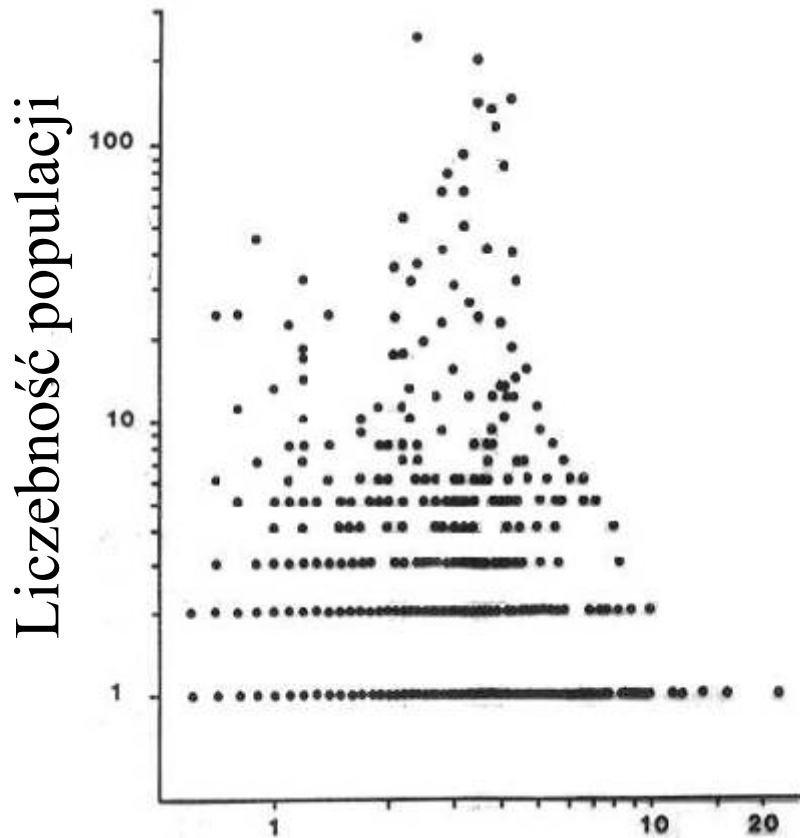


$\log(\text{MASA CIAŁA, g})$

Fa & Purvis 1997

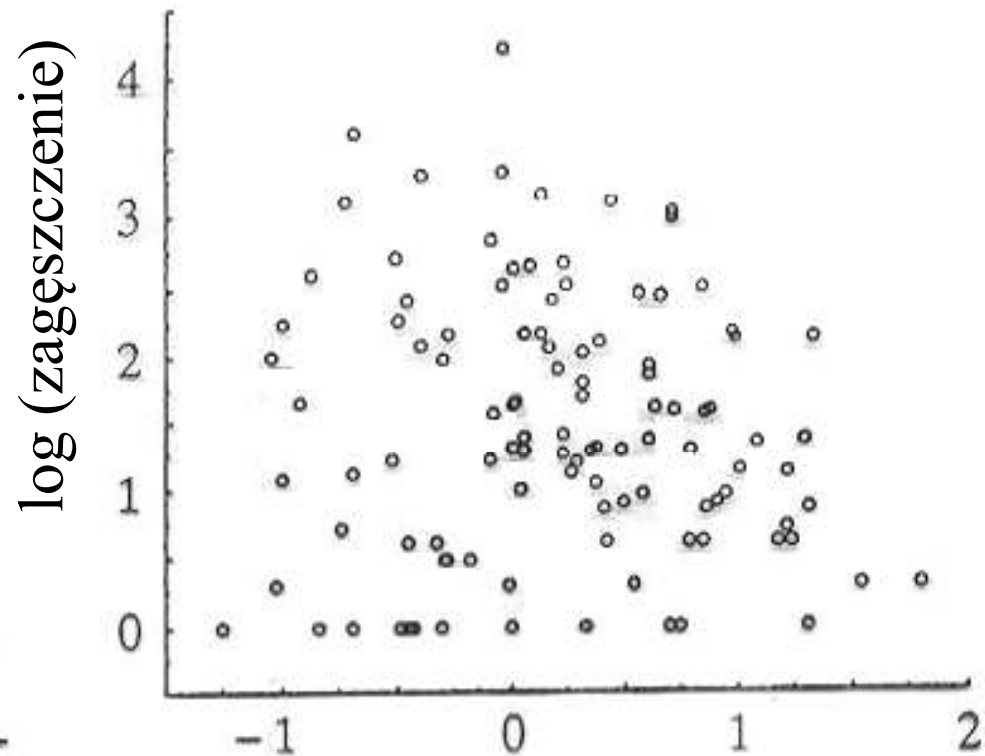


GATUNKI DUŻE SĄ MAŁO LICZEBNE,  
Z MAŁYMI RÓŻNIE BYWA



Długość ciała [mm]

Chrząszcze na paprociach  
w Brunei

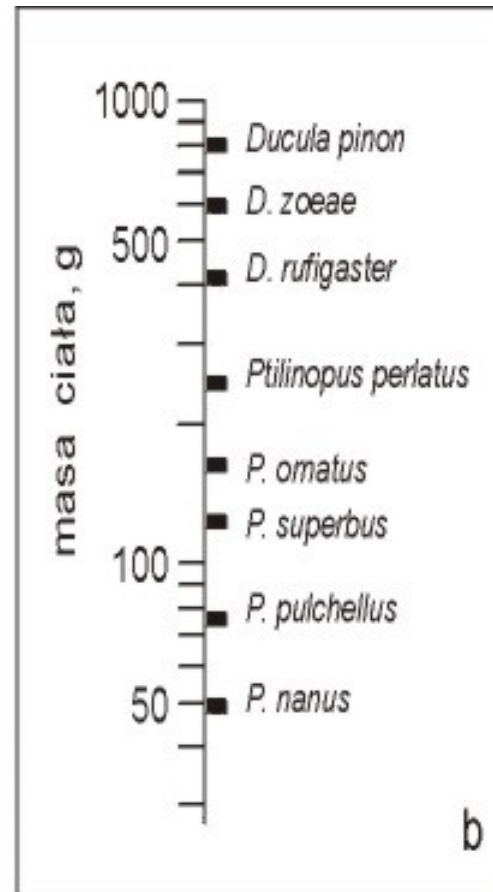
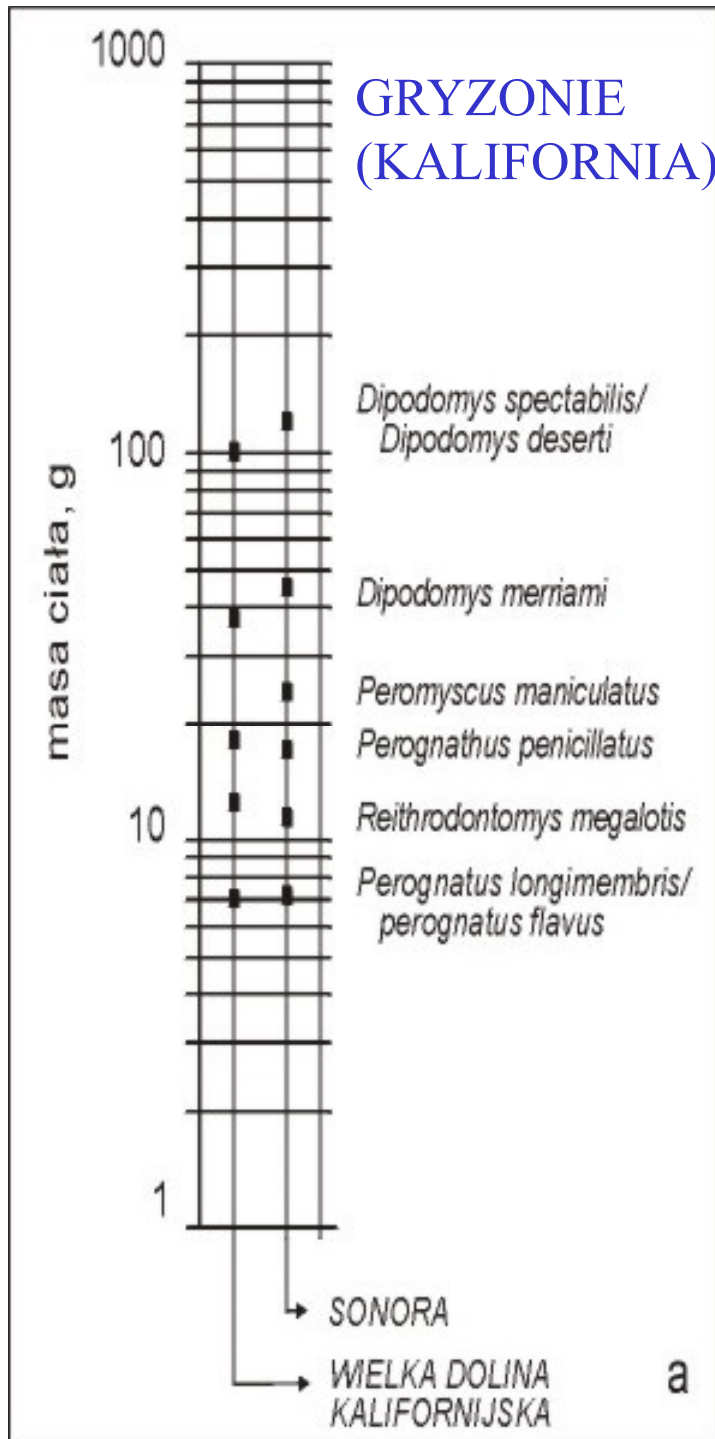


log (masa ciała, kg)

Ryby głębinowe  
w Atlantyku

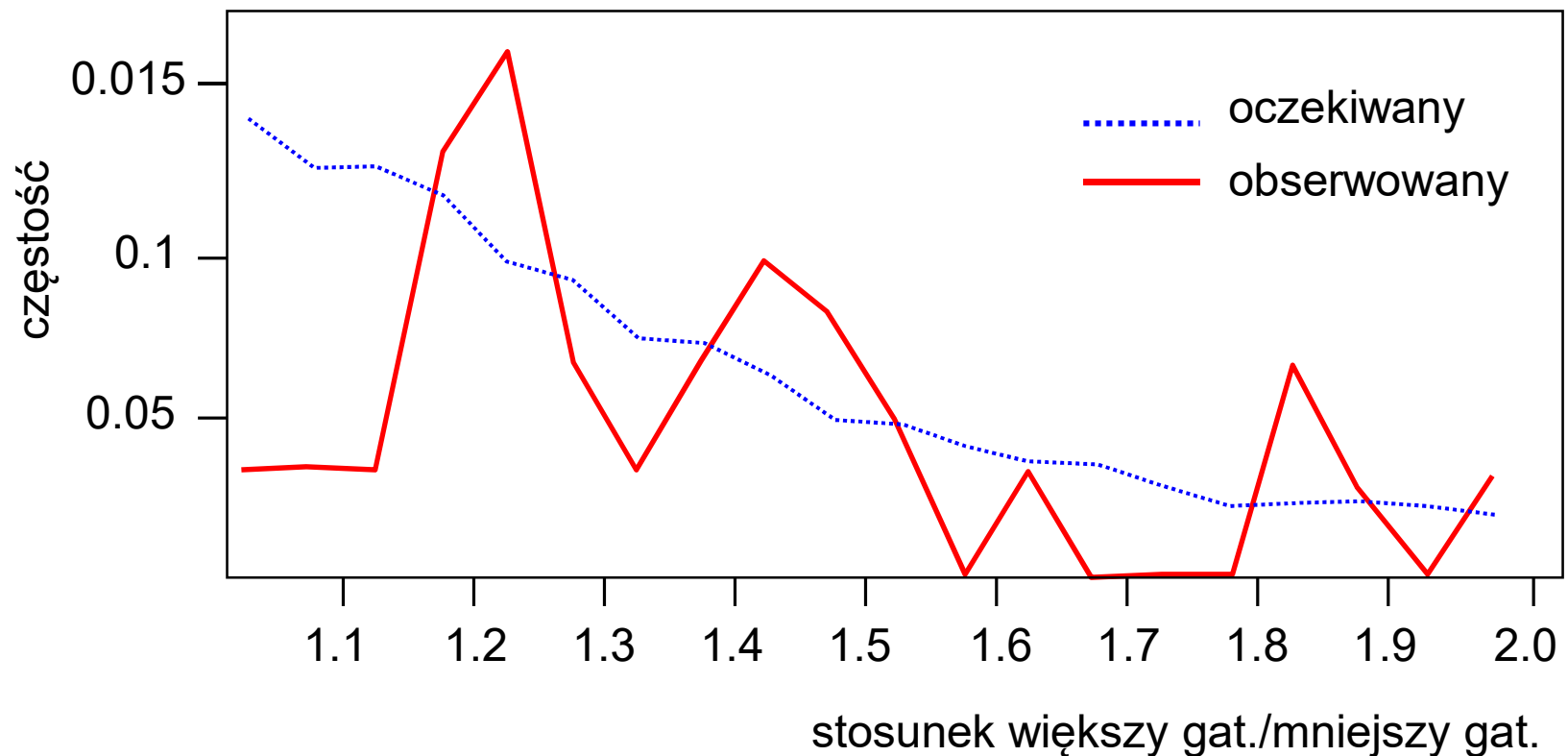
# WZORCE W STRUKTURZE BIOCENÓZ

- REDUNDANCJA
- ROZKŁAD LICZEBNOŚCI (STRUKTURA DOMINACJI)
- STRUKTURA WIELKOŚCI CIAŁA
- **OGRANICZONE PODOBIEŃSTWO**  
**ZASADA HUTCHINSONA,**  
**„ZASADA ELTONA”**
- NISZA EKOLOGICZNA - KONKURENCJA
- REGUŁY SKŁADANIA



**REGULARNE ODSTĘPY WIELKOŚCI  
CIAŁA KOEGZYSTUJĄCYCH  
GATUNKÓW**

# ZASADA OGRANICZONEGO PODOBIEŃSTWA (Hutchinson 1959) PRZYKŁAD SCHOENERA, 1984 (*Accipiter* sp.)



wg. Schoener, 1984

## „ZASADA ELTONA”:

W lokalnych biocenozach stosunek liczby gatunków (S) do liczby rodzajów (G) jest mniejszy, niż w całych taksonach [„na skutek ograniczonego podobieństwa”]

gatunki: 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16  
17 18 19 20 21 ... 99

79, 25, 55, 63, 40,  
86, 24, 14

$$S/G = 8/7 = 1.14...$$

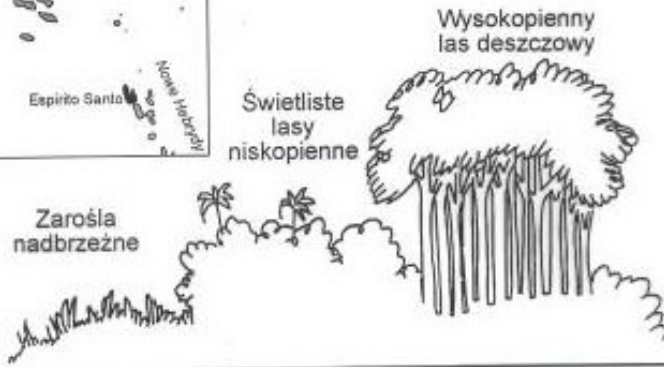
rodzaje: 1-9, 10-19, 20-29 ... 90-99  
 $S/G = 99/9 = 11$

17,18,27,8  
 $S/G = 4/3 = 1.33$

6, 55, 39, 1, 33, 21,  
82, 46, 98, 4, 56, 5,  
89, 45  
 $S/G = 14/7 = 2$

# WZORCE W STRUKTURZE BIOCENOZ

- REDUNDANCJA
- ROZKŁAD LICZEBNOŚCI (STRUKTURA DOMINACJI)
- STRUKTURA WIELKOŚCI CIAŁA
- OGRANICZONE PODOBIEŃSTWO
- **NISZA EKOLOGICZNA - KONKURENCJA**
  - „**DUCH MINIONEJ KONKURENCJI**”?
- REGULY SKŁADANIA



Nowa Gwinea



*Chalcophaps indica*

*Chalcopaps stephani*

*Gallicolumba rufigula*

Bagabag



Nowa Brytania,  
Tolokiwa, Karkar



Espírito Santo



Diamond 1975

# KONKURENCYJNY PODZIAŁ SIEDLISK (KONKURENCYJNE UWOLNIENIE (COMPETITIVE RELEASE)



*Chalcophaps indica*

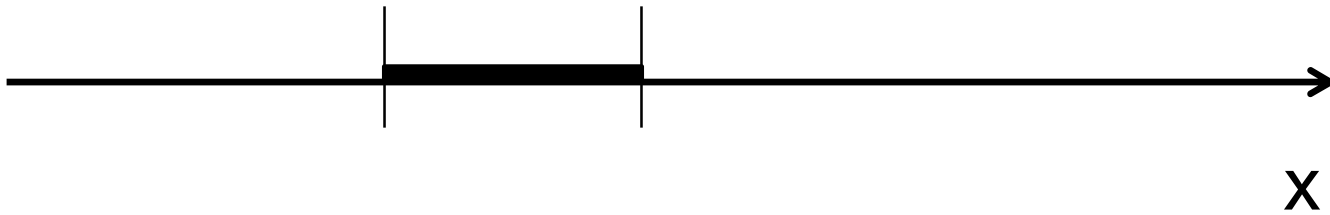
# NISZA EKOLOGICZNA:

- **GRINNEL**: zbiór cech gatunku, pozwalający na przeżycie i wydanie potomstwa w warunkach konkurencji itd.
- **ELTON**: miejsce gatunku w środowisku biotycznym, wyznaczana przez interakcje z innymi gatunkami
  - Odum: „zawód gatunku”
- **MacFadyen, HUTCHINSON**: wielowymiarowa bryła w superprzestrzeni wyznaczonej przez osie zasobów środowiska

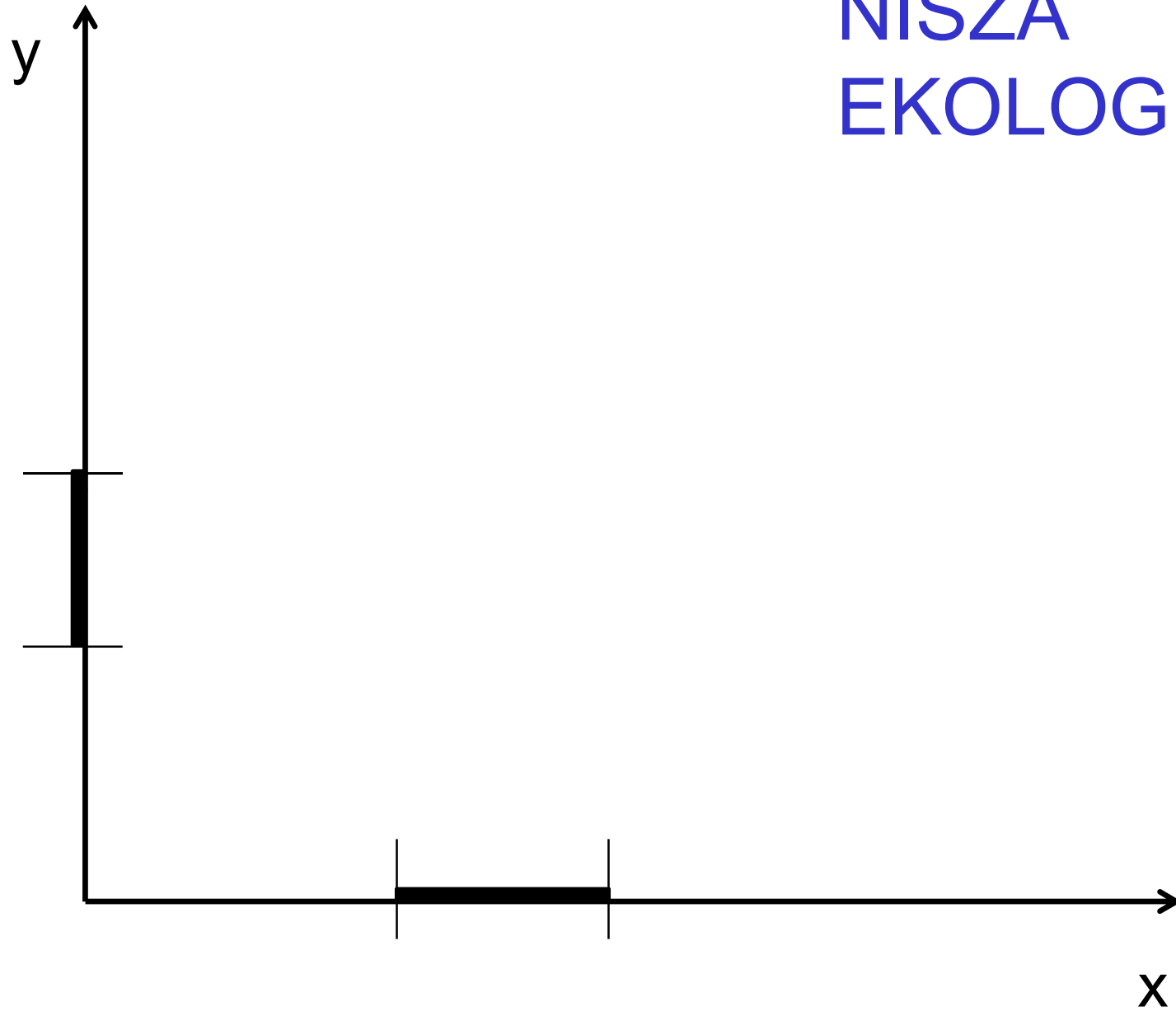
[Nisza fundamentalna, nisza realizowana]



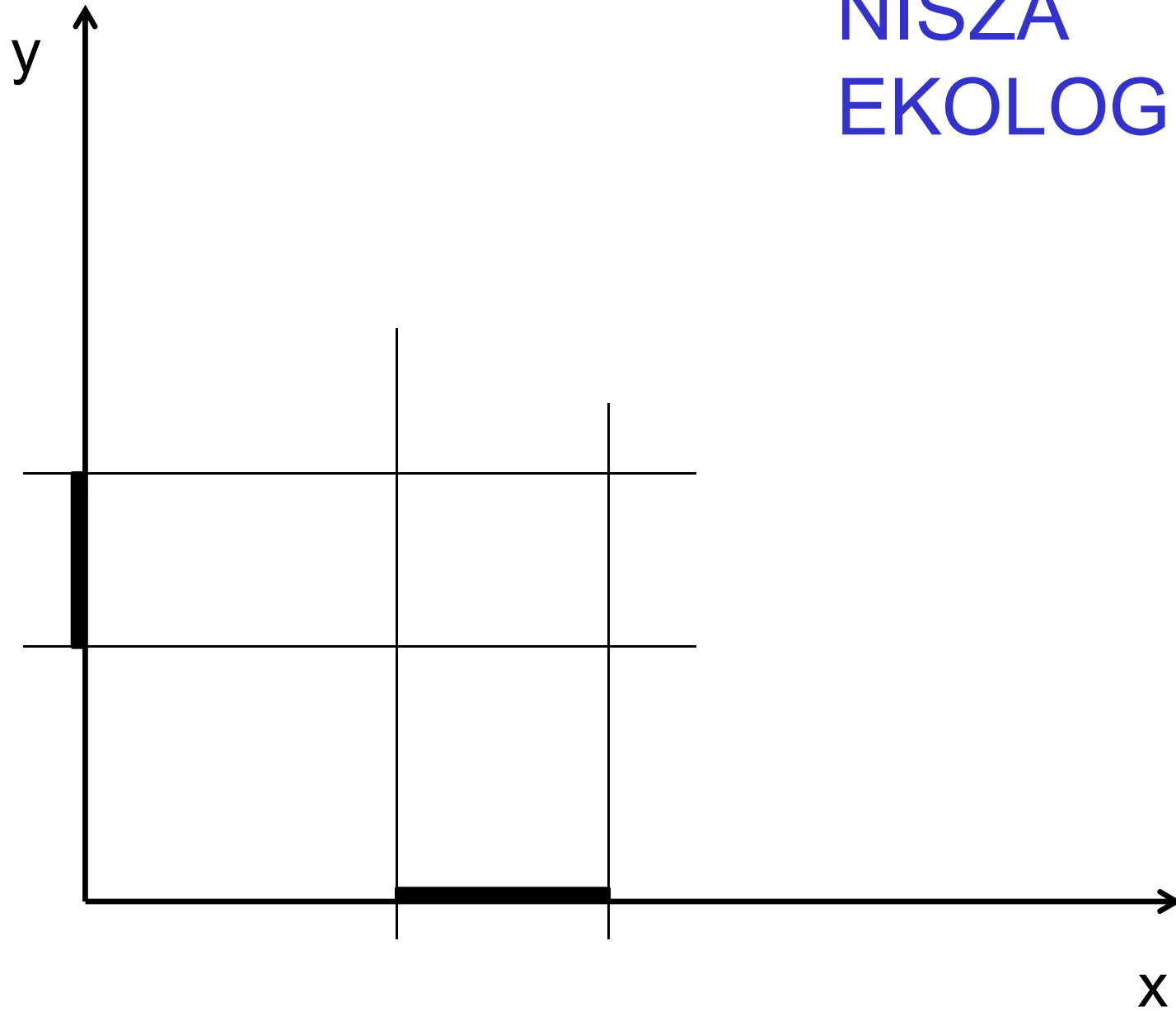
# NISZA EKOLOGICZNA



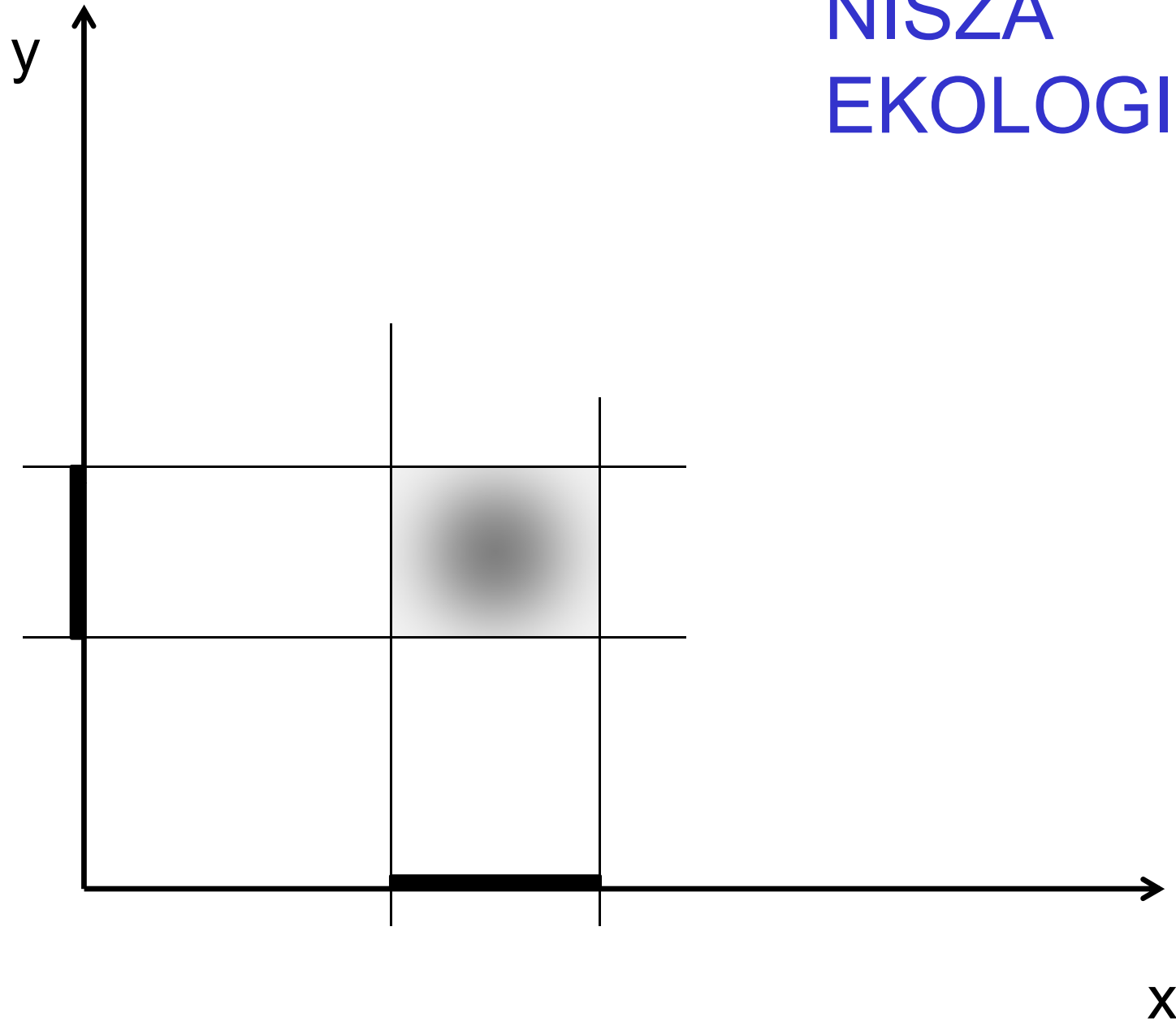
# NISZA EKOLOGICZNA

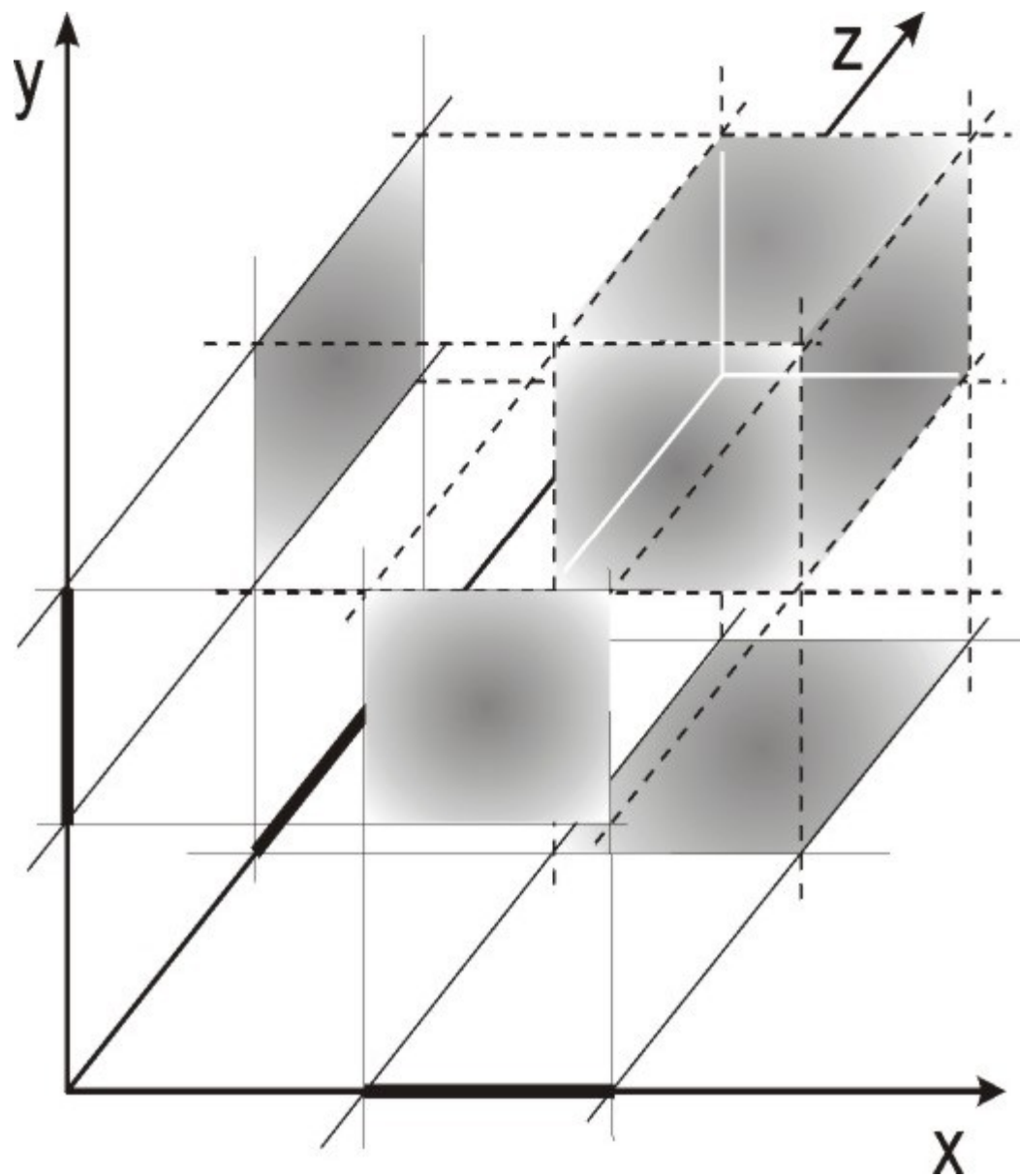


# NISZA EKOLOGICZNA



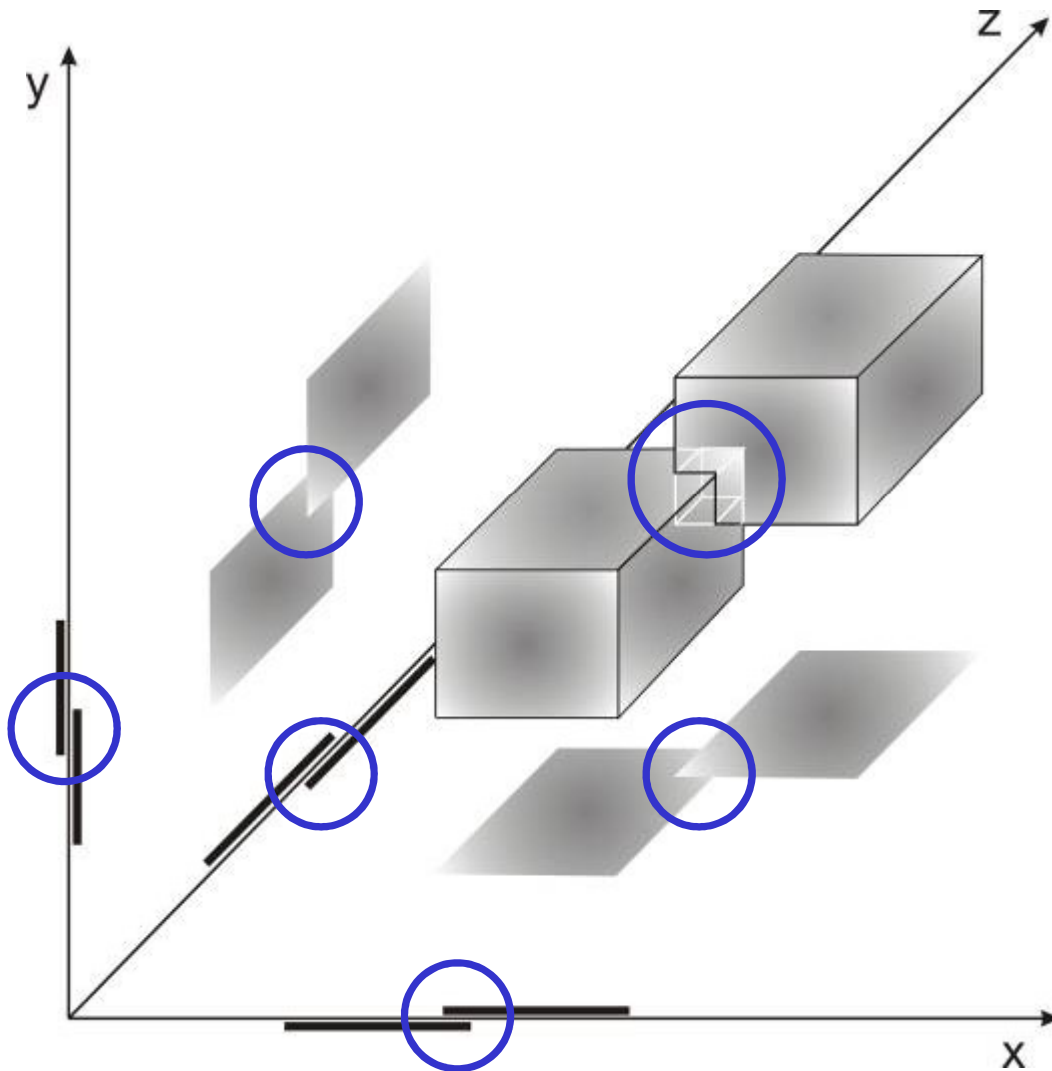
# NISZA EKOLOGICZNA





NISZA  
EKOLOGICZNA

# NAKŁADANIE NISZ



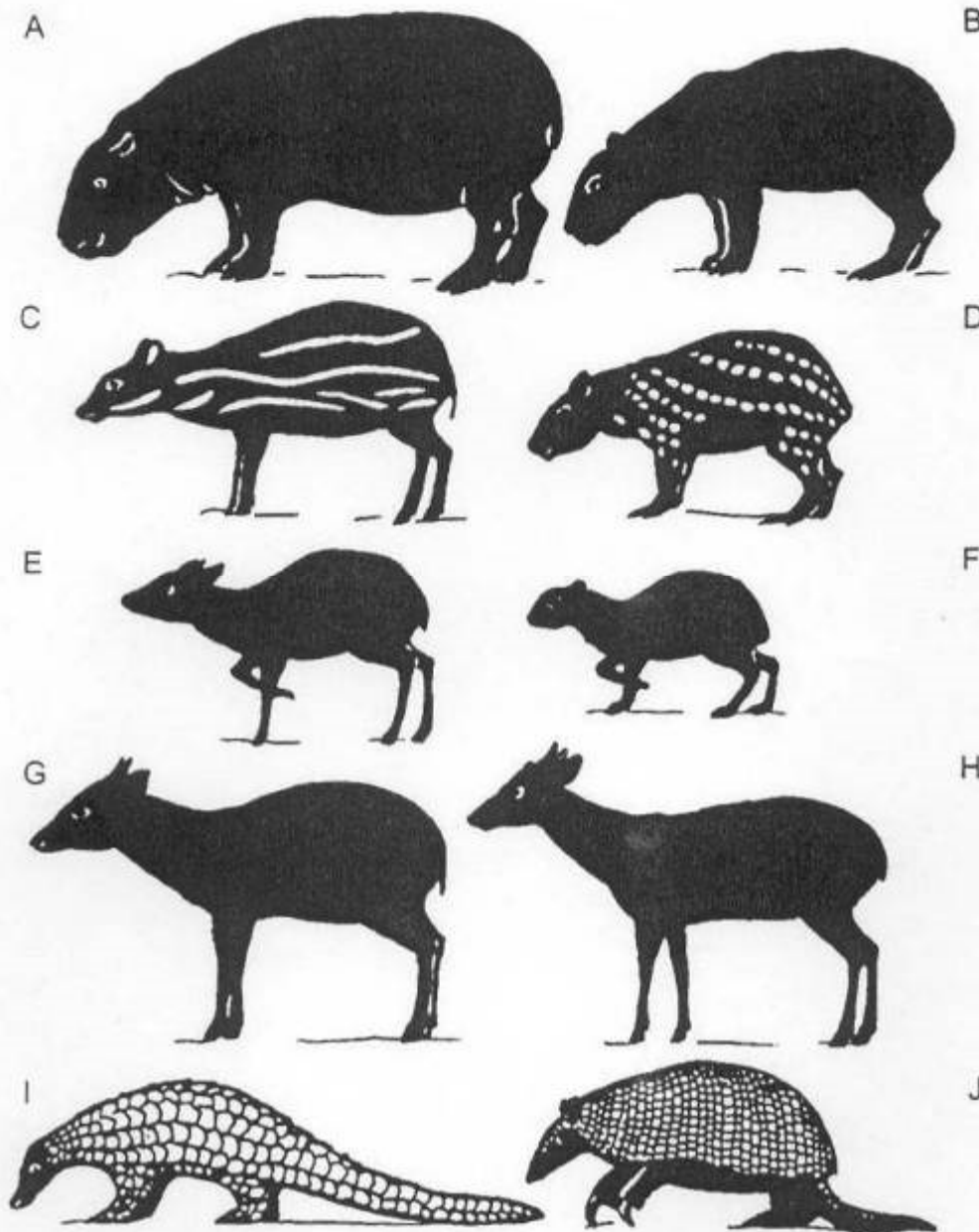
# WZORCE W STRUKTURZE BIOCENÓZ

- REDUNDANCJA
- ROZKŁAD LICZEBNOŚCI (STRUKTURA DOMINACJI)
- STRUKTURA WIELKOŚCI CIAŁA
- OGRANICZONE PODOBIEŃSTWO
- NISZA EKOLOGICZNA - KONKURENCJA
- **REGUŁY SKŁADANIA**

**PRZYPADEK CZY KONIECZNOŚĆ?**

AFRYKA

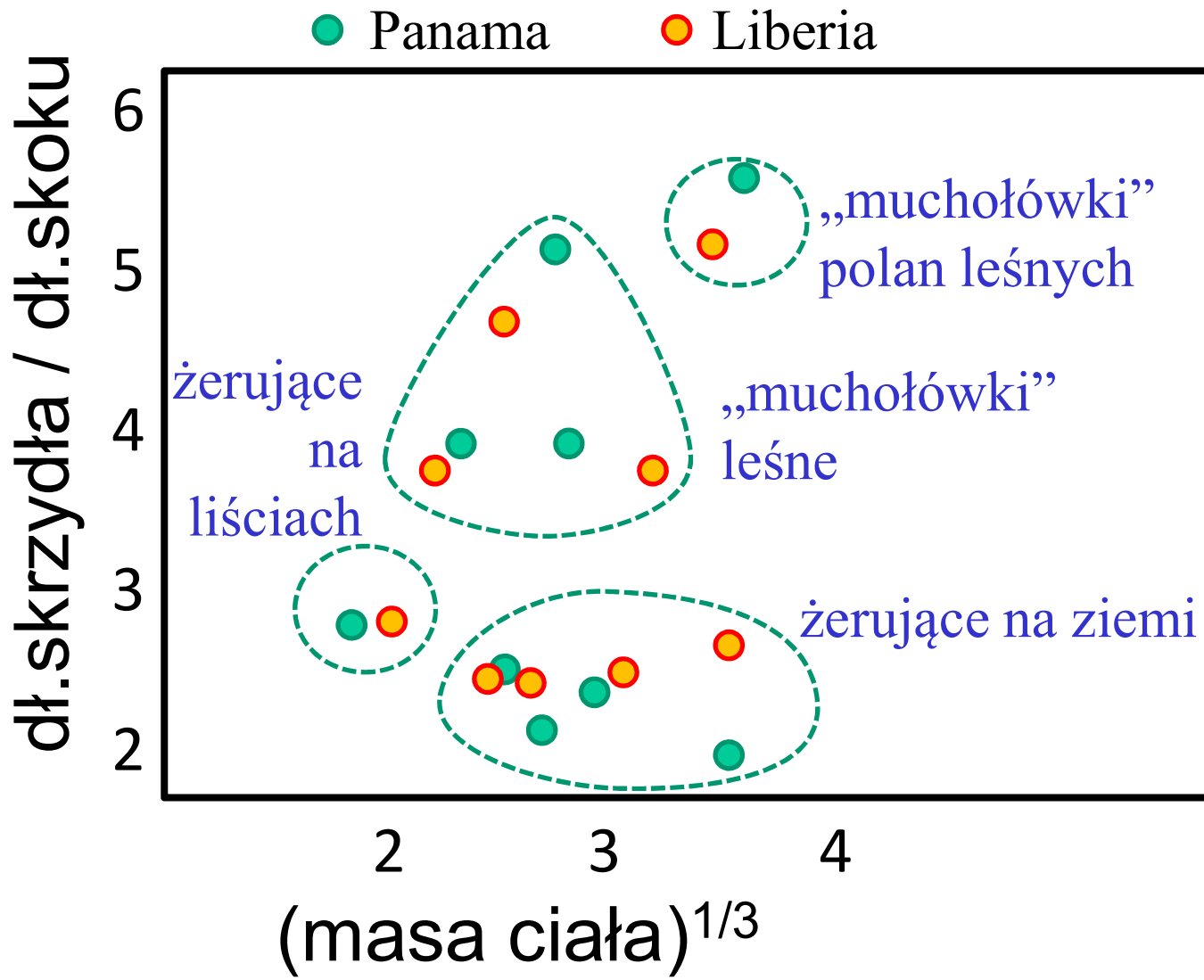
AMERYKA PD.



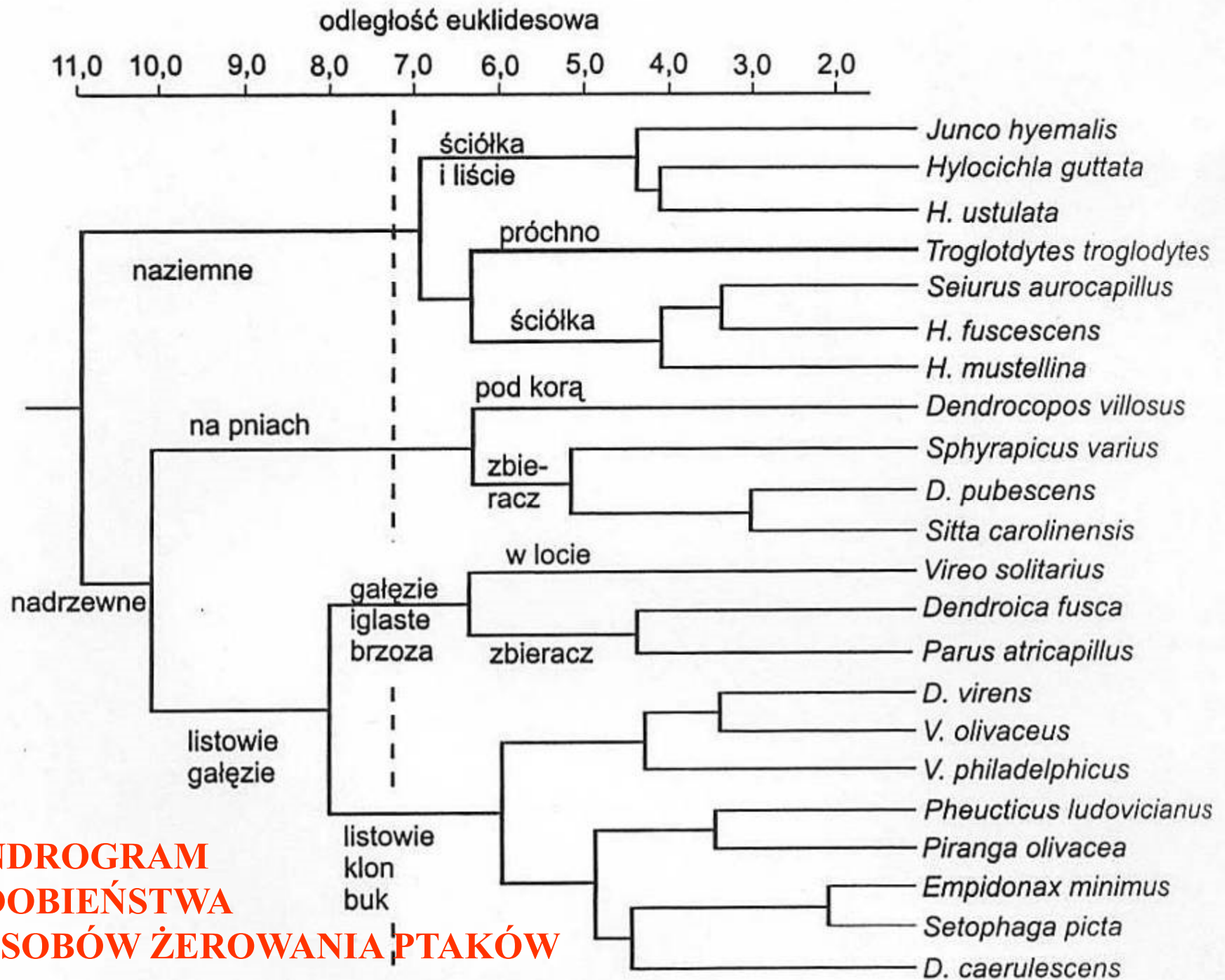
KONWERGENCJA  
MORFOLOGICZNA  
GATUNKÓW  
W ZESPOŁACH  
LASÓW DESZCZOWYCH  
AFRYKI  
I AMERYKI PD.



# PODOBIEŃSTWO MORFOLOGICZNE PTAKÓW WRÓBLOWATYCH



Karr & James 1975



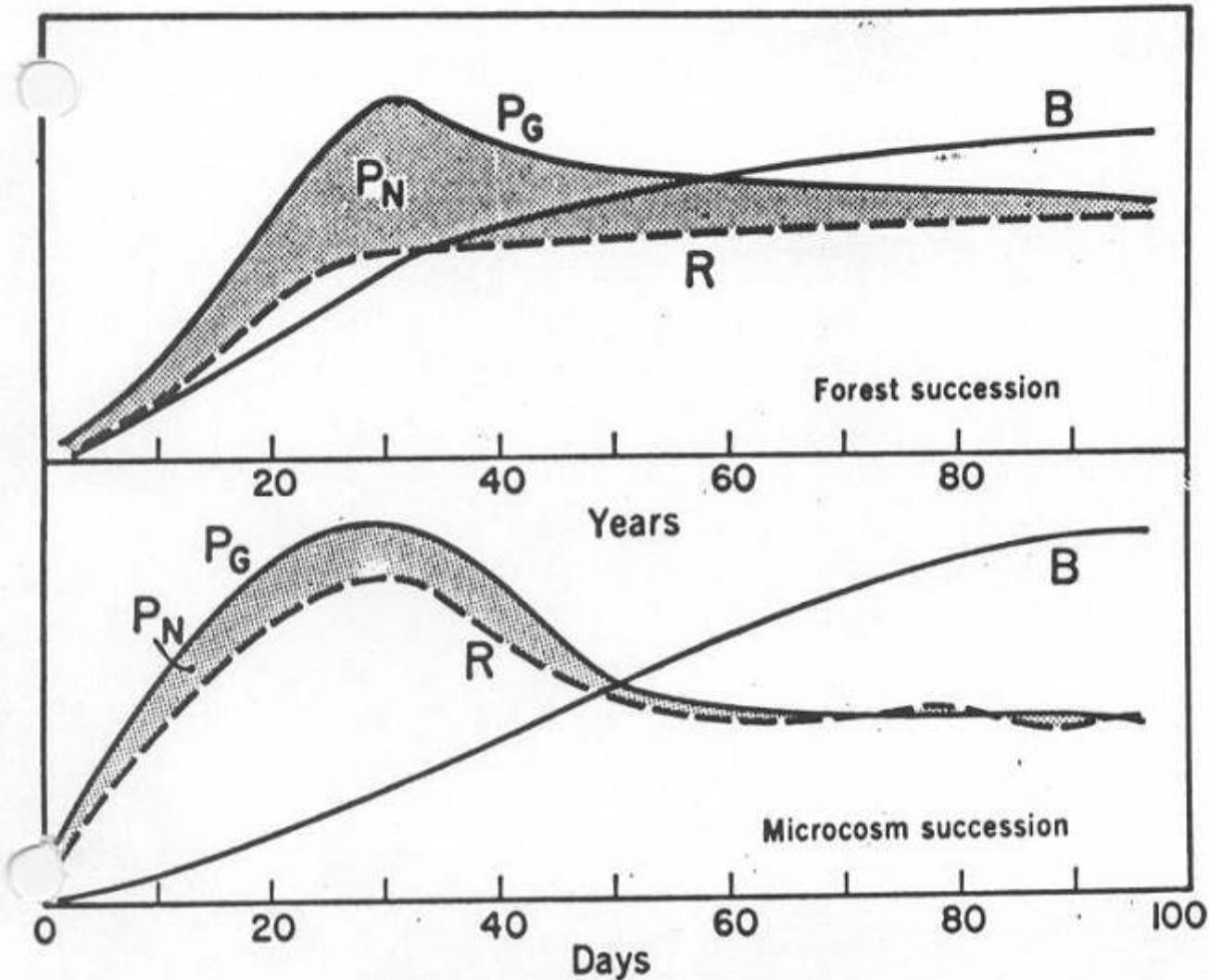
**DENDROGRAM  
 PODOBIENSTWA  
 SPOSOBÓW ŻEROWANIA PTAKÓW**

# DYNAMIKA BIOCENOZY

- SUKCESJA

**DETERMINACJA CZY LOSOWOŚĆ**

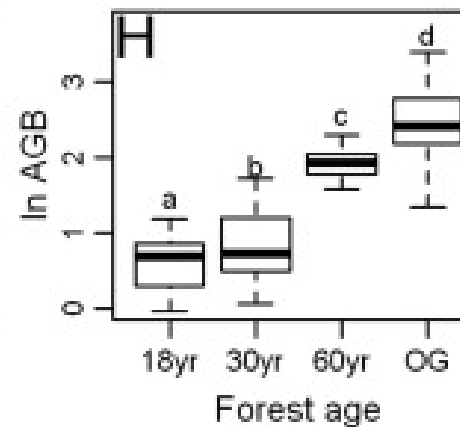
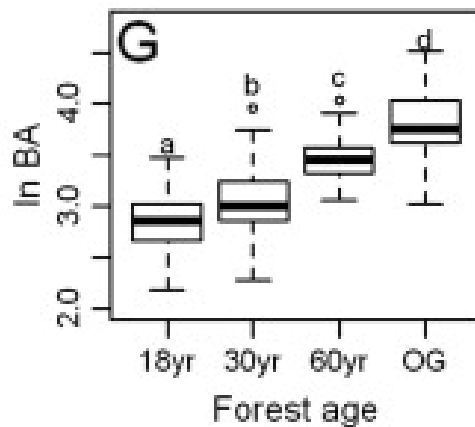
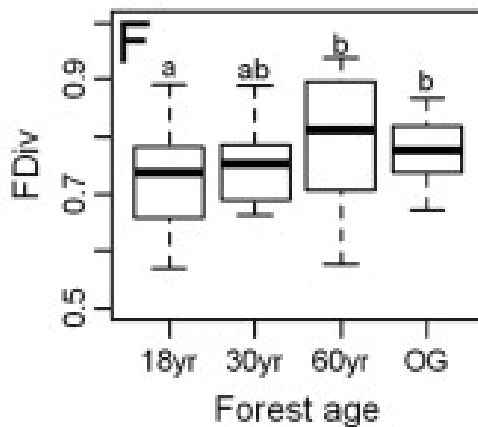
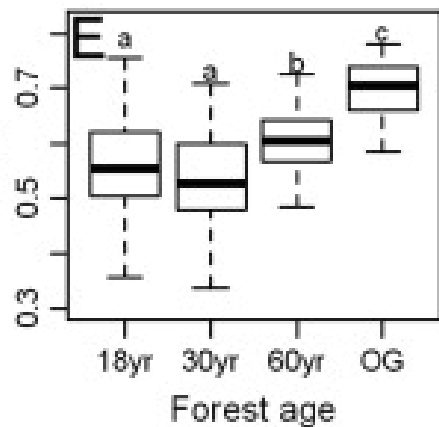
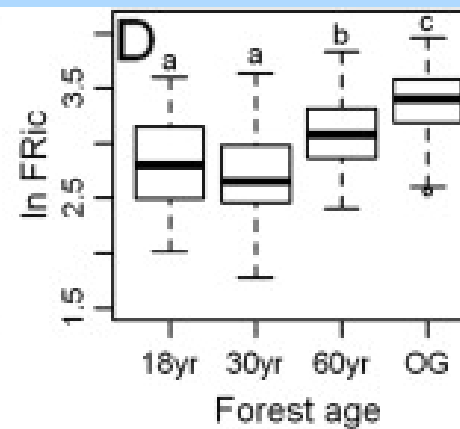
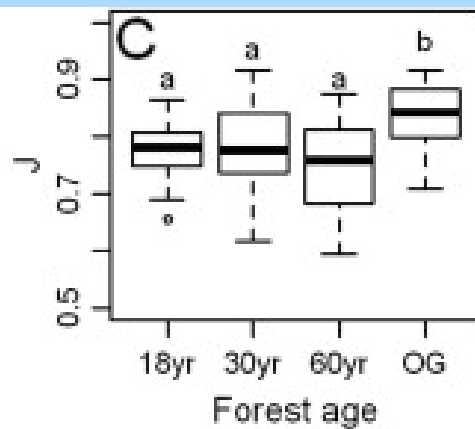
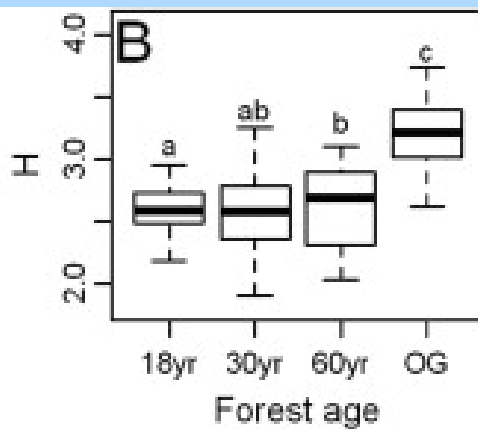
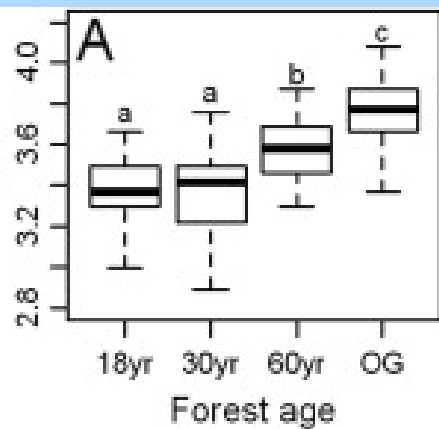
# ZMIANY W EKOSYSTEMACH W CZASIE SUKCESJI WG ODUMA

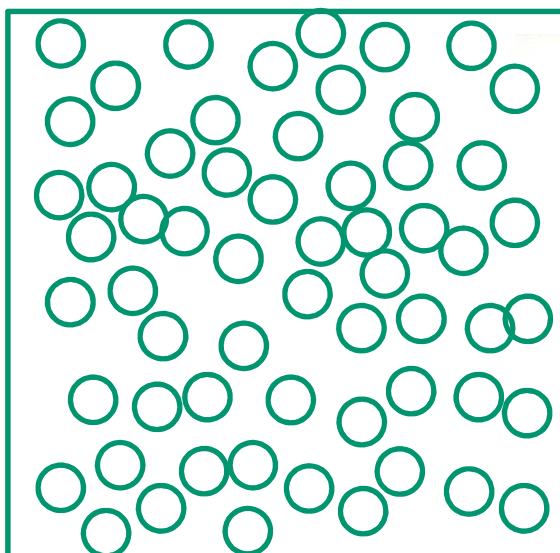


LAS

AKWARIUM

Fig. 1. Comparison of the energetics of succession in a forest and a laboratory microcosm.  $P_G$ , gross production;  $P_N$ , net production;  $R$ , total community respiration;  $B$ , total biomass.





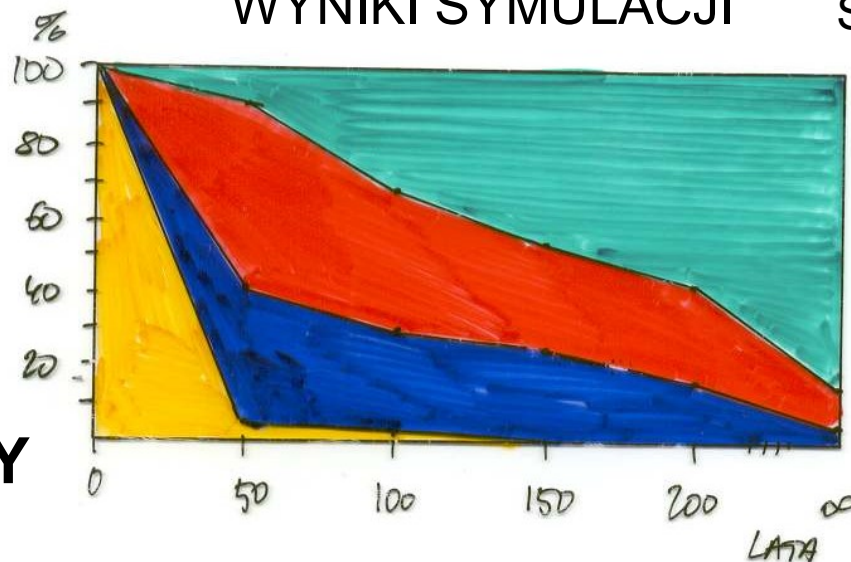
## MODEL HORNA (1981)

Obecny gatunek	Prawdopodobieństwo zastąpienia za 50 lat przez:			
	<i>Betula</i>	<i>Nyssa</i>	<i>Acer</i>	<i>Fagus</i>
<i>Betula</i>	0,05	<b>0,36</b>	<b>0,50</b>	0,09
<i>Nyssa</i>	0,01	<b>0,57</b>	<b>0,25</b>	0,17
<i>Acer</i>	0,0	0,14	<b>0,55</b>	<b>0,31</b>
<i>Fagus</i>	0,0	0,01	0,03	<b>0,96</b>

- *Betula*
- *Nyssa*
- *Acer*
- *Fagus*

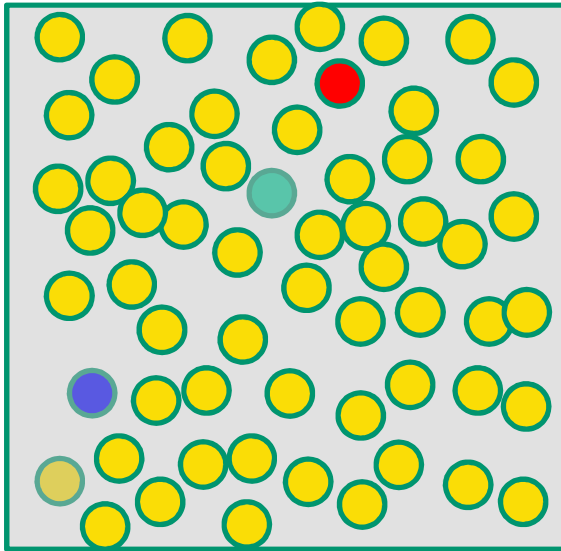
### SUKCESJA: STOCHASTYCZNY MODEL HORNA

#### WYNIKI SYMULACJI

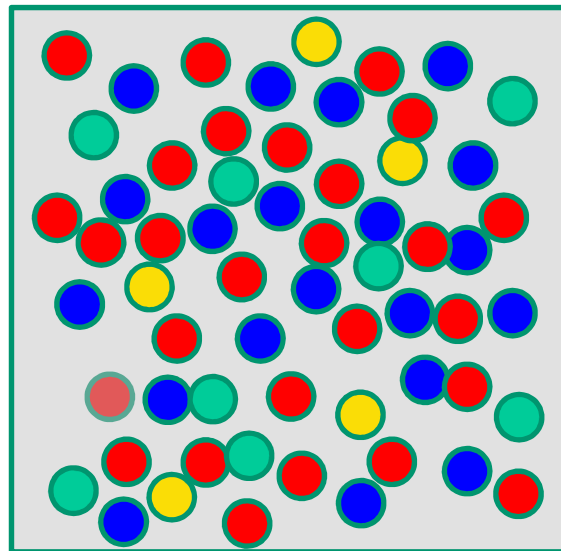


#### SKŁAD STARODRZEWU

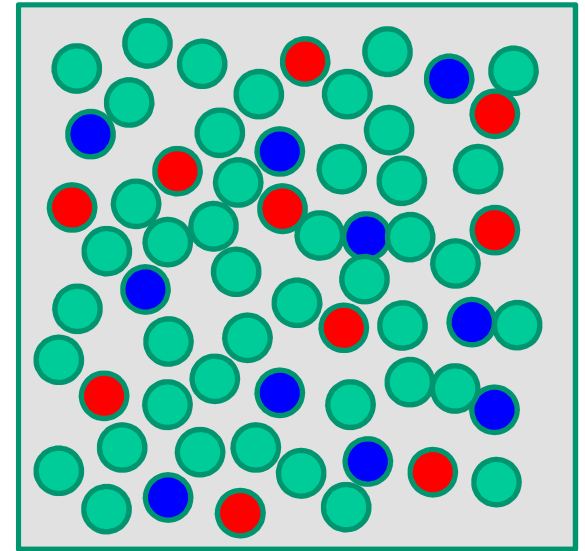




0



50



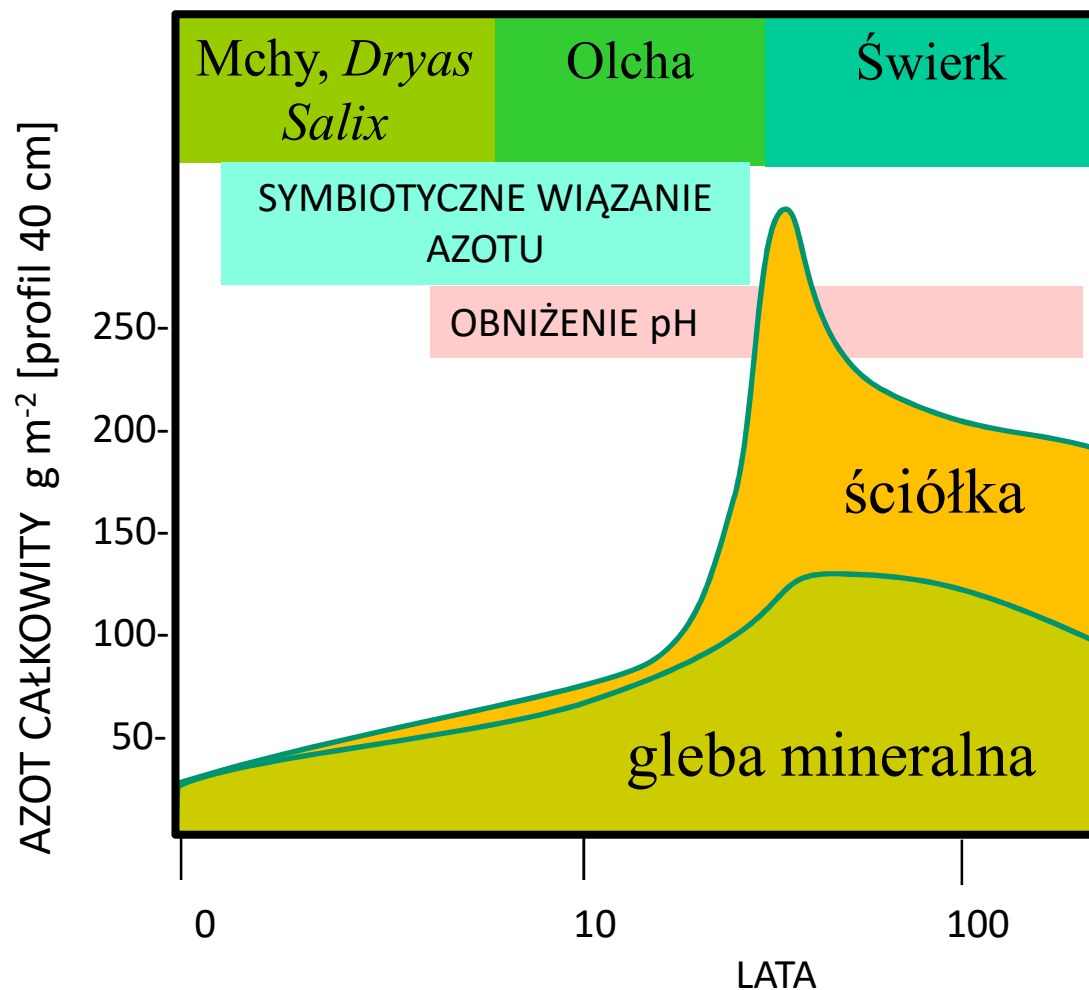
200

● *Betula*

● *Nyssa*

● *Acer*

● *Fagus*

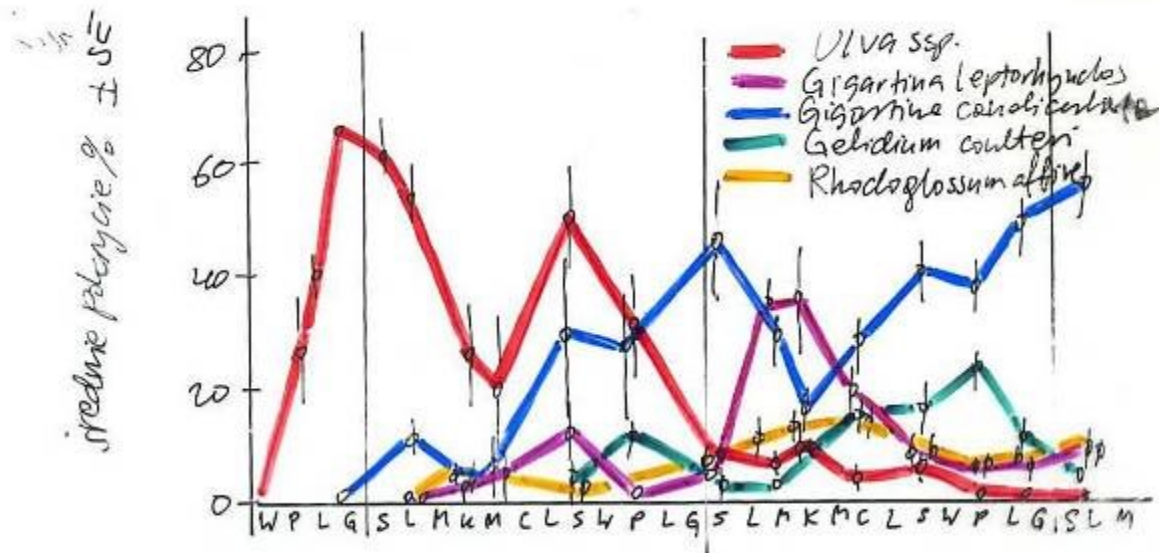


## SUKCESJA PIERWOTNA EFEKT „UŁATWIANIA”

ZMIANY AZOTU  
GLEBOWEGO  
W SUKCESJI  
(TEREN ODSŁONIĘTY  
PRZEZ LODOWIEC)

Glacier Bay,  
Alaska  
(Begon, Harper, Townsend)

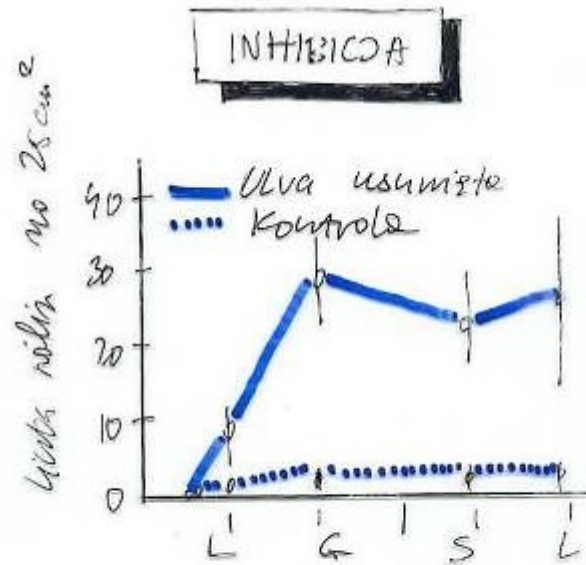




SUKCESJA GLONÓW NA KONSTRUKCJACH BETONOWYCH

## SUKCESJA PIERWOTNA

## EFEKT INHIBICJI



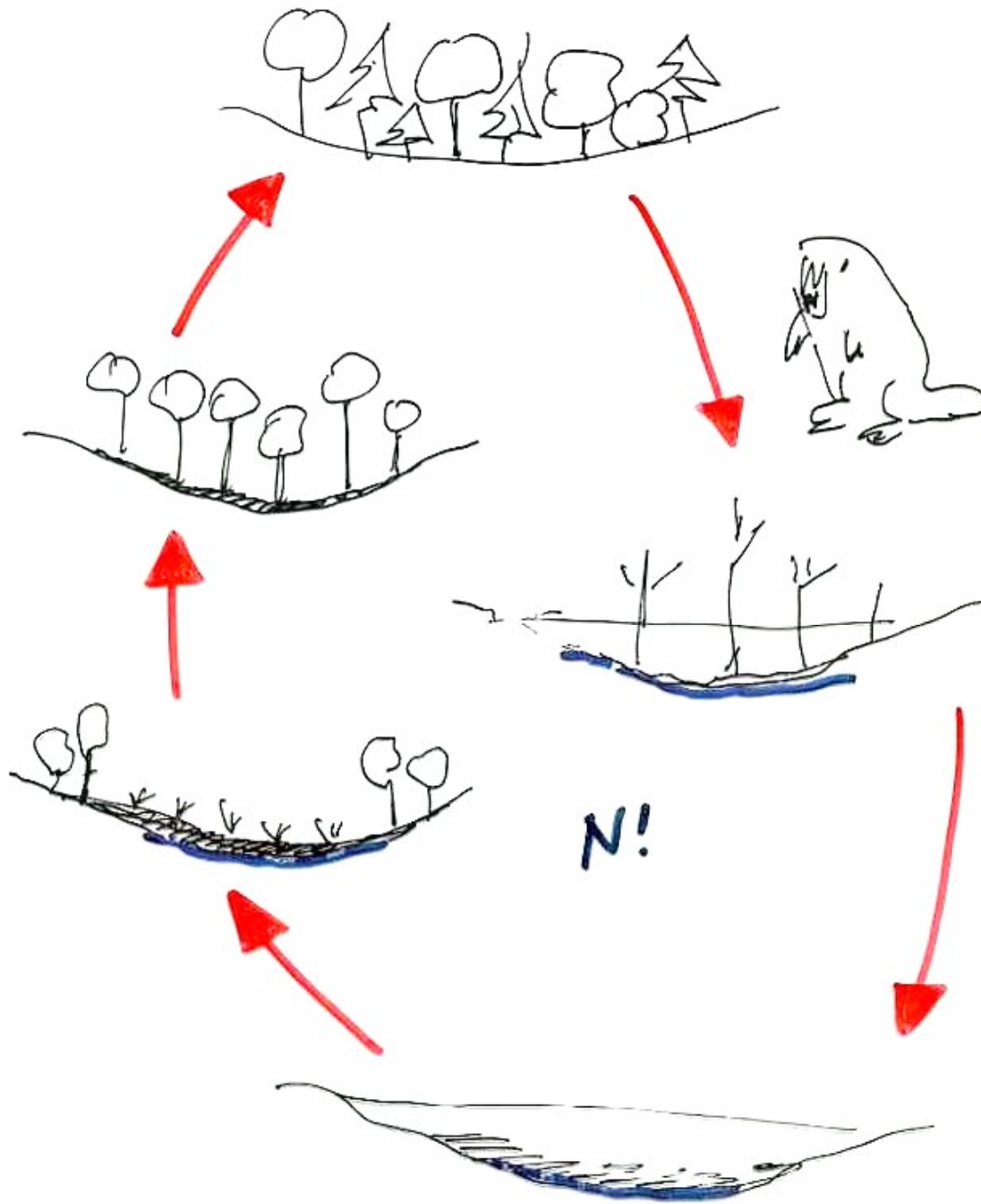
(Eksperyment Somo 1973)

# „CYKL KLIMAKSOWY”

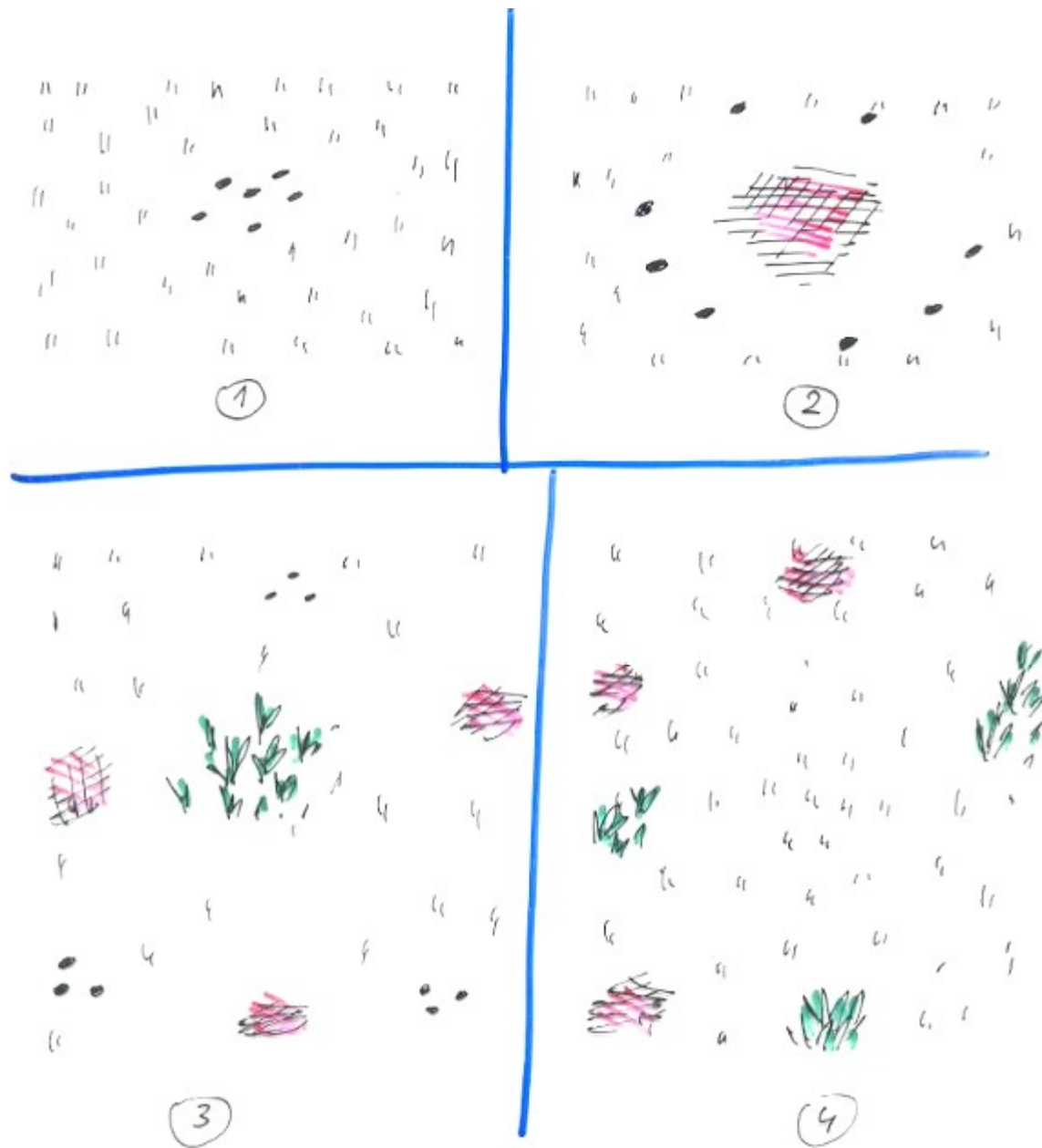
(Remmert, 1985)

CYKL  
ZABURZENIOWY

CYKL  
MOZAIKOWY







**SCHEMAT CYKLU KLIMAKSOWEGO  
W MONGOLSKIM STEPIE**



© jw

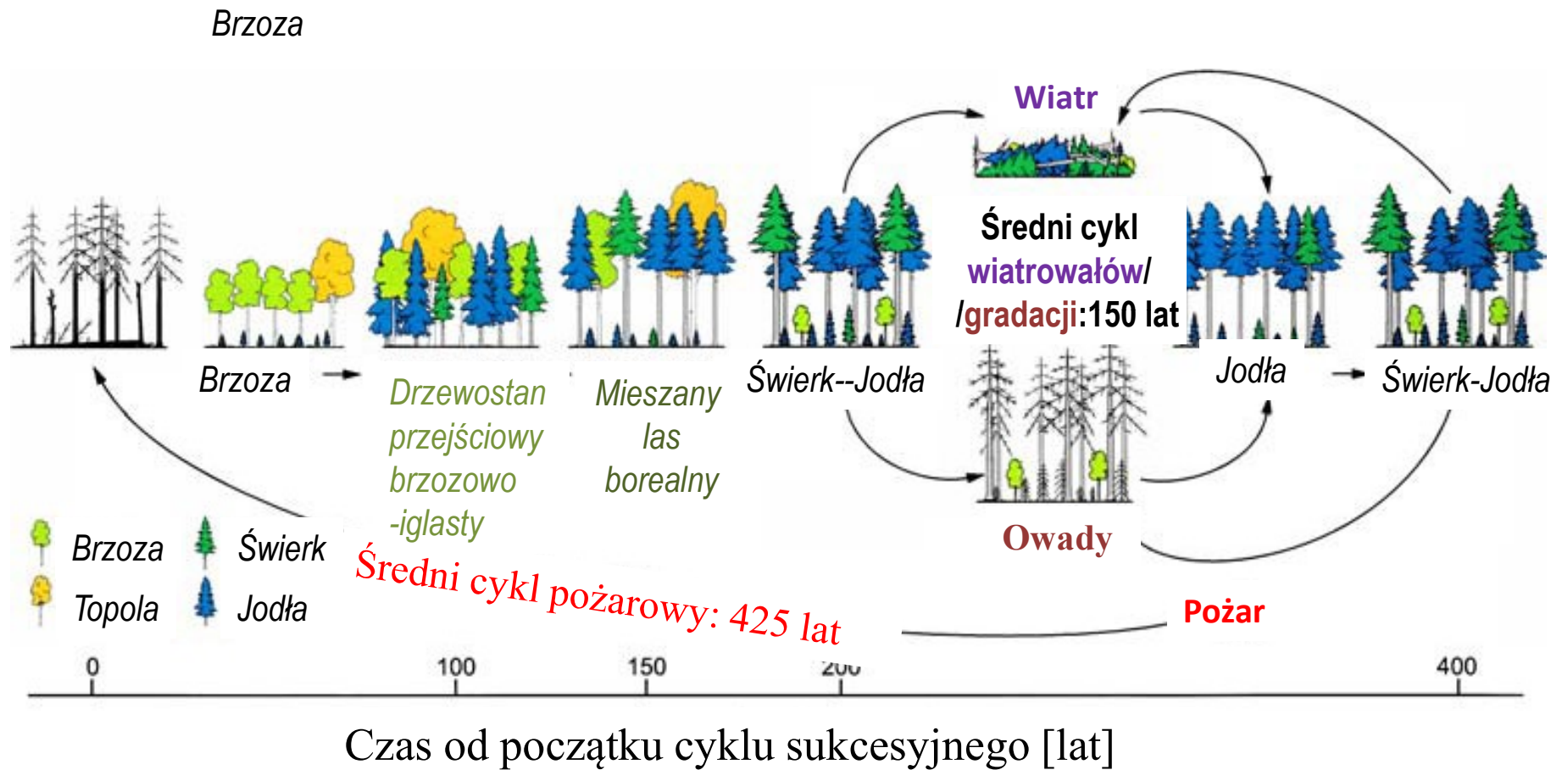
Sabah, Borneo (Malezja)

„FOREST GAP“

## LUKA W DRZEWOSTANIE Sabah, Borneo (Malezja)



# SCHEMAT CYKLU SUKCESYJNO-ZABURZENIOWEGO W TAJDZE SYBERYJSKIEJ





Puszcza Białowieska



# GRADACJA KORNIKA W PUSZCZY BIAŁOWIESKIEJ



# GRADACJA KORNIKA W PUSZCZY



Dzięcioł trójlapczasy  
(*Picoides tridactylus*)

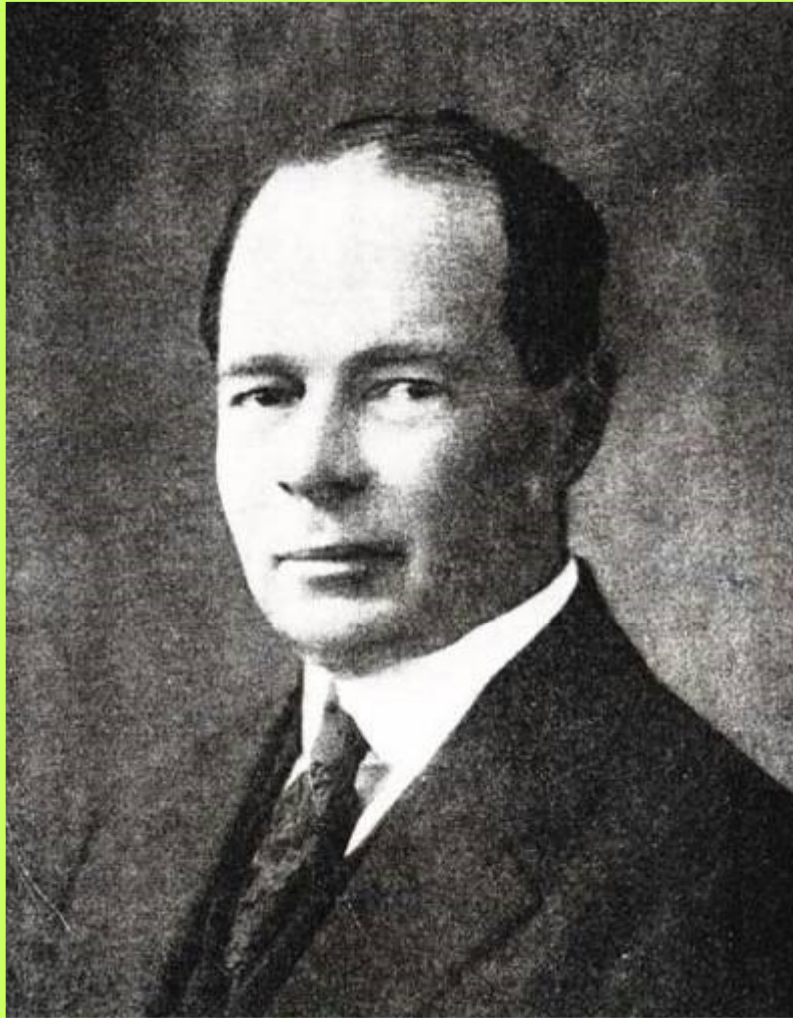
Fot. Adam Wajrak, Piotrowski & Jaroszewicz 2015

# „RÓWNOWAGA W PRZYRODZIE”

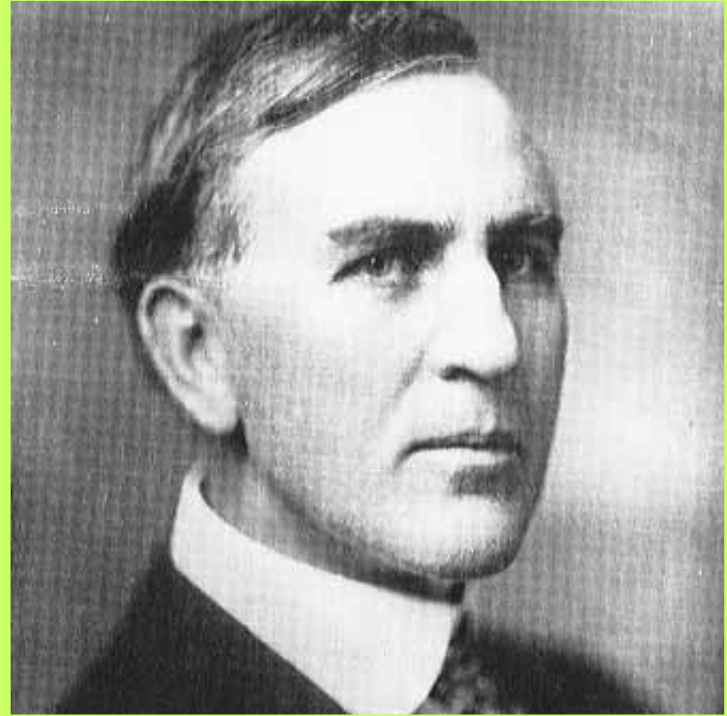
## **RÓWNOWAGA W LOKALNYM EKOSYSTEMIE (biocenozie):**

- **STAŁY SKŁAD GATUNKOWY?**
- **STAŁA BIOMASA?**

## **RÓWNOWAGOWE MODELE BIOCENOZY**



Cowles



Clements

# KONCEPCJA EKOSYSTEMU KLIMAKSOWEGO F. CLEMENTSA (1916)

Struktura biocenozy: skład gatunkowy i proporcje liczebności populacji

- zmierzają deterministycznie do stanu stabilnej równowagi – „klimaksu”;
- ekosystem jest „superorganizmem”
- [sprzeczność z teorią ewolucji]

- obserwacje **sukcesji**
- **klimaks** - centralne pojęcie (ówczesnej) ekologii
- **biom**
- **superorganizm**: *„jednostka roślinna, klimaks, jest organiczną jednością. Jak organizm powstaje, rośnie, dojrzewa i umiera.... Klimaks jest dorosłym organizmem. ... Sukcesja to proces reprodukcji i tak jak u osobnika prowadzi do dojrzałej formacji roślinnej”* (Clements, 1916)



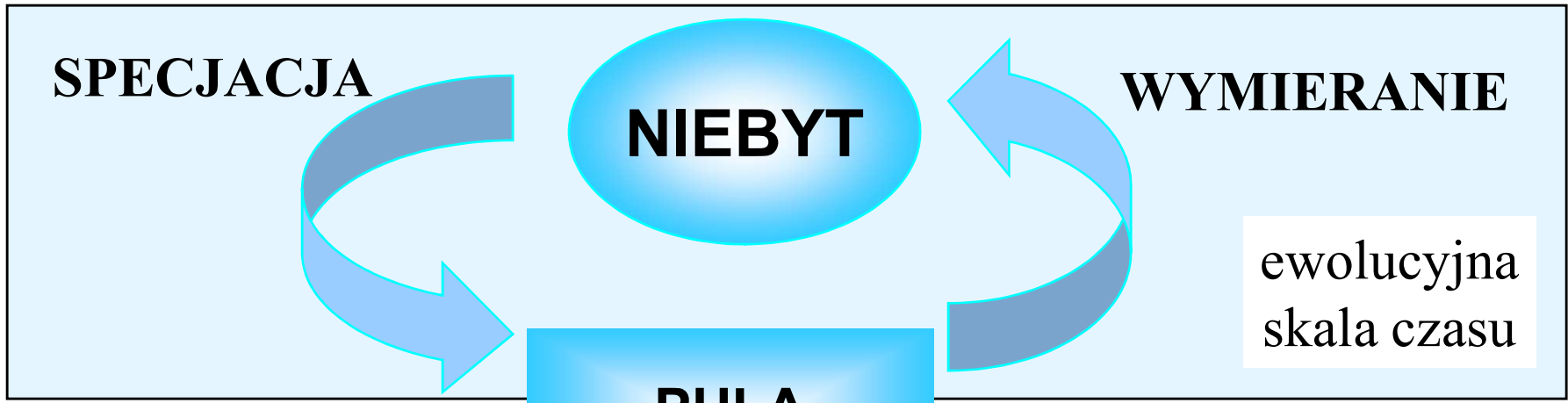
Gleason  
(1882–1975)

„INDYWIDUALISTYCZNA”  
KONCEPCJA  
H. A. GLEASONA (1917, 1926)

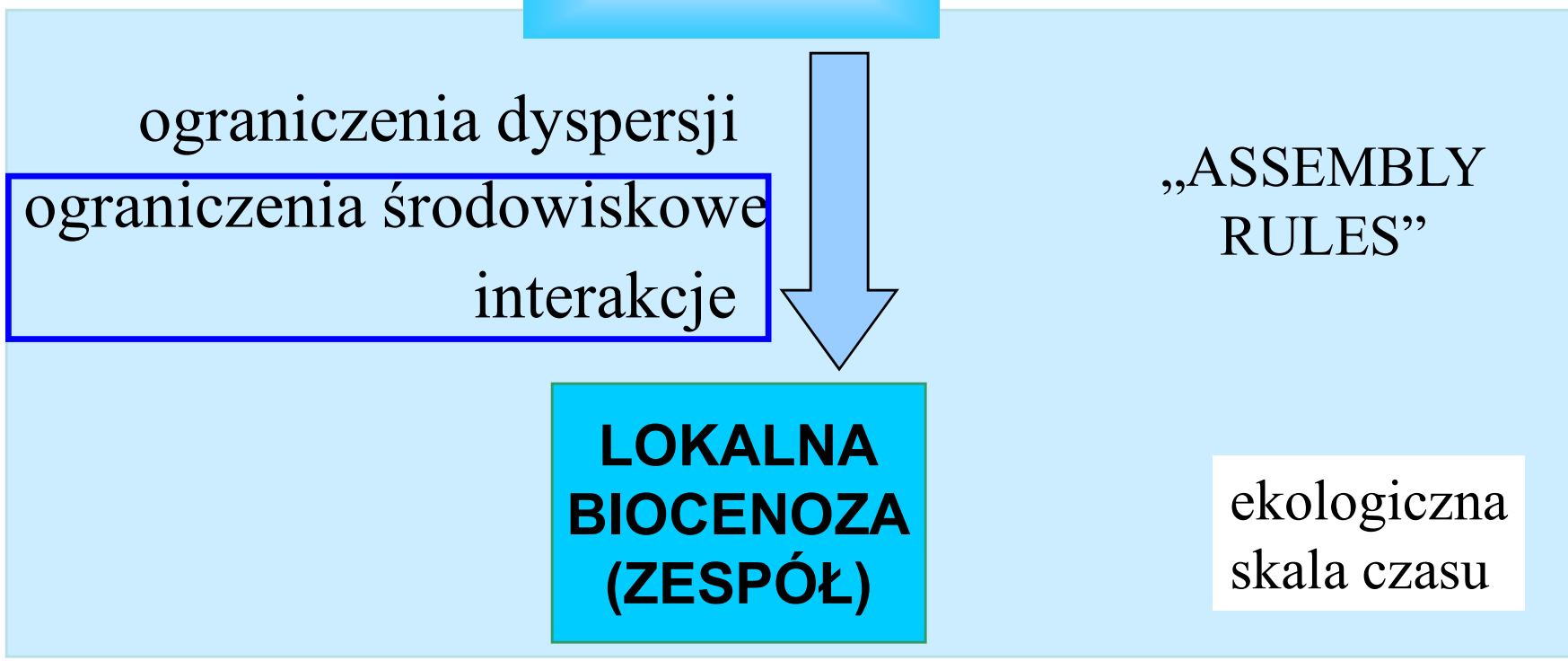
Struktura biocenozy: skład gatunkowy i proporcje liczebności populacji

- zależą wyłącznie od właściwości organizmów
- decydują warunki fizyczne i przypadek
- [zgodność z teorią ewolucji]





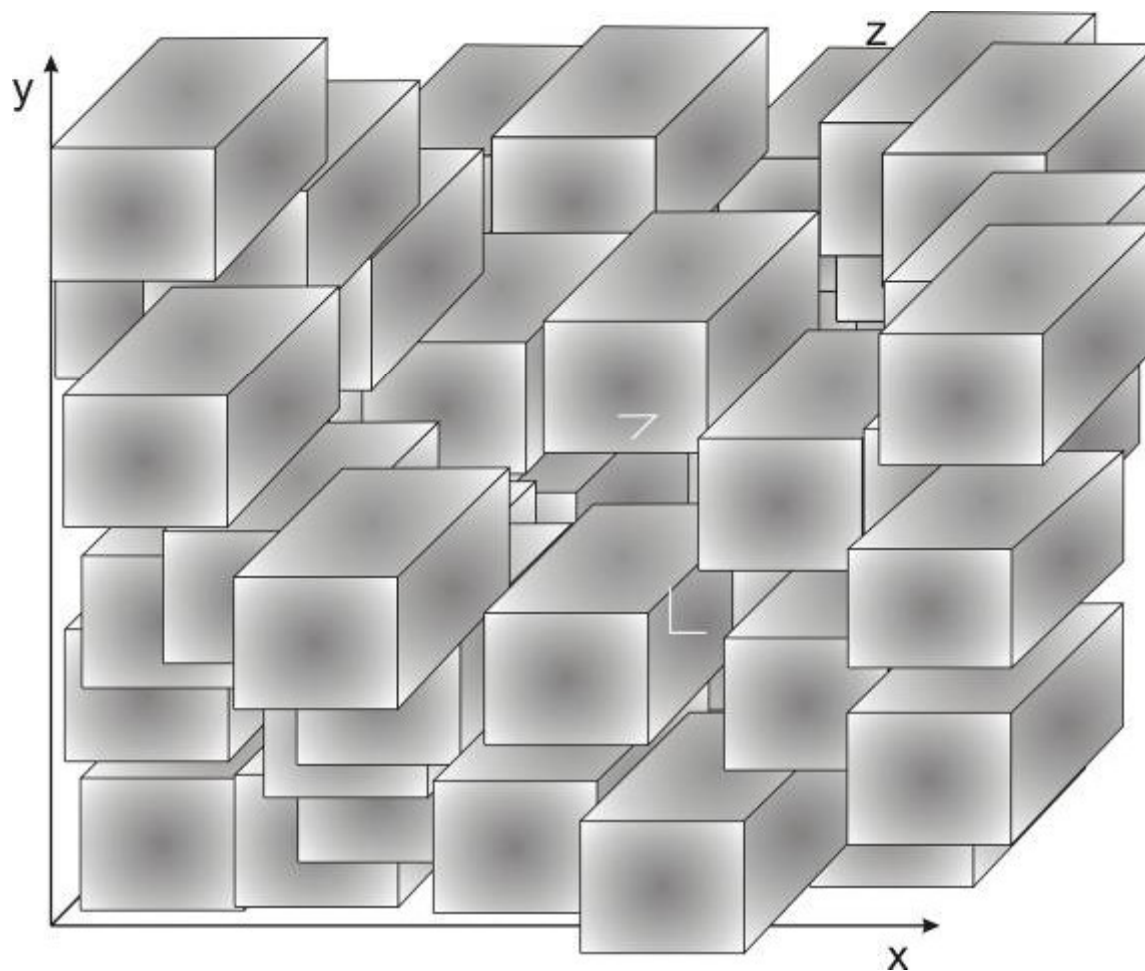
historia = przypadek

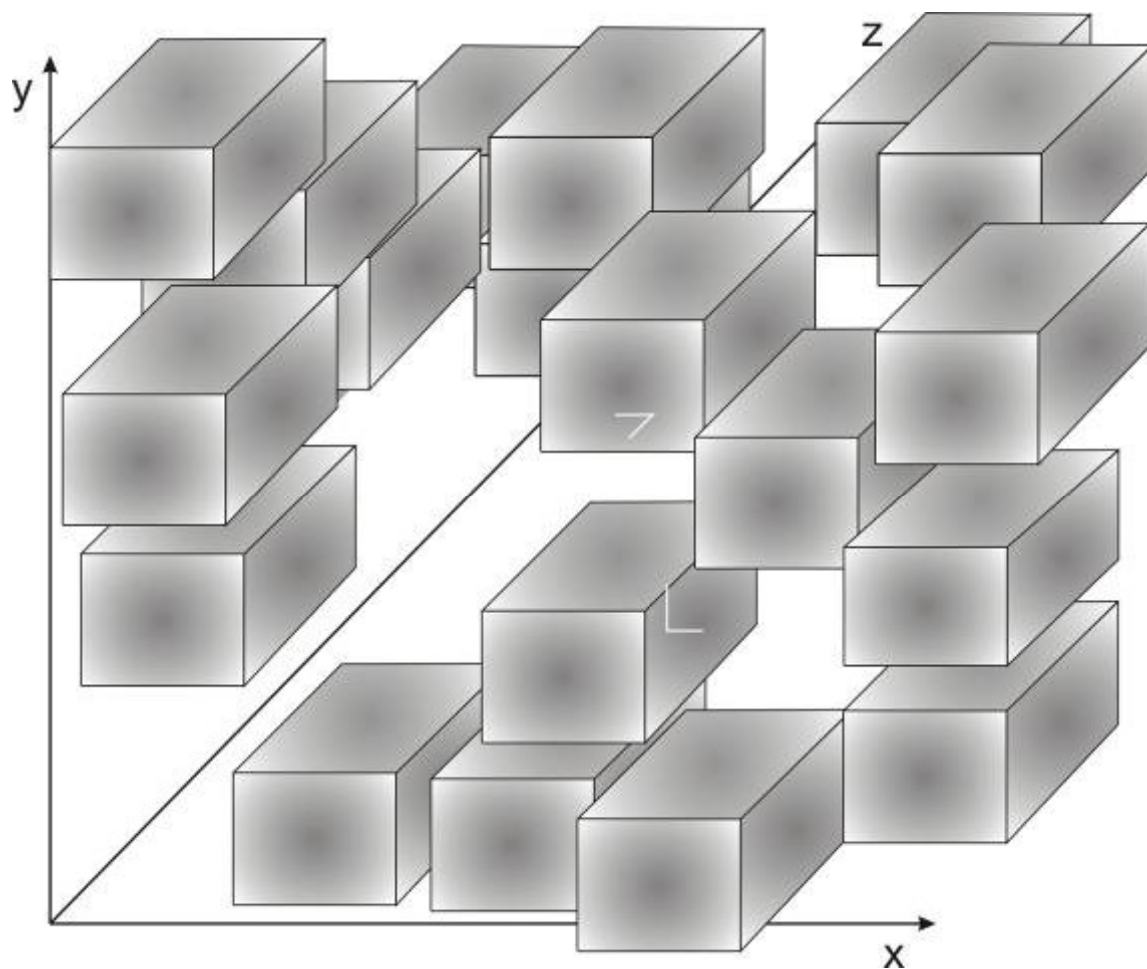


# Koncepcja oparta na teorii niszy

- **Konkurencja**
- Zasada konkurencyjnego wypierania (Gause)
- Ograniczone podobieństwo
- Przesunięcie nisz (nisza fundamentalna / nisza realizowana)
- Rozsunięcie cech
  
- Upakowanie gatunków
- **Biocenoza równowagowa**

# „UPAKOWANIE NISZ” W PRZESTRZENI ZASOBÓW ŚRODOWISKA





CZY ISTNIEJĄ PUSTE NISZE?



*Evolution*, 35(6), 1981, pp. 1206–1228

## SANTA ROSALIA RECONSIDERED: SIZE RATIOS AND COMPETITION

DANIEL SIMBERLOFF AND WILLIAM BOECKLEN

*Department of Biological Science, Florida State University, Tallahassee, Florida 32306*

Received July 11, 1980. Revised January 14, 1981

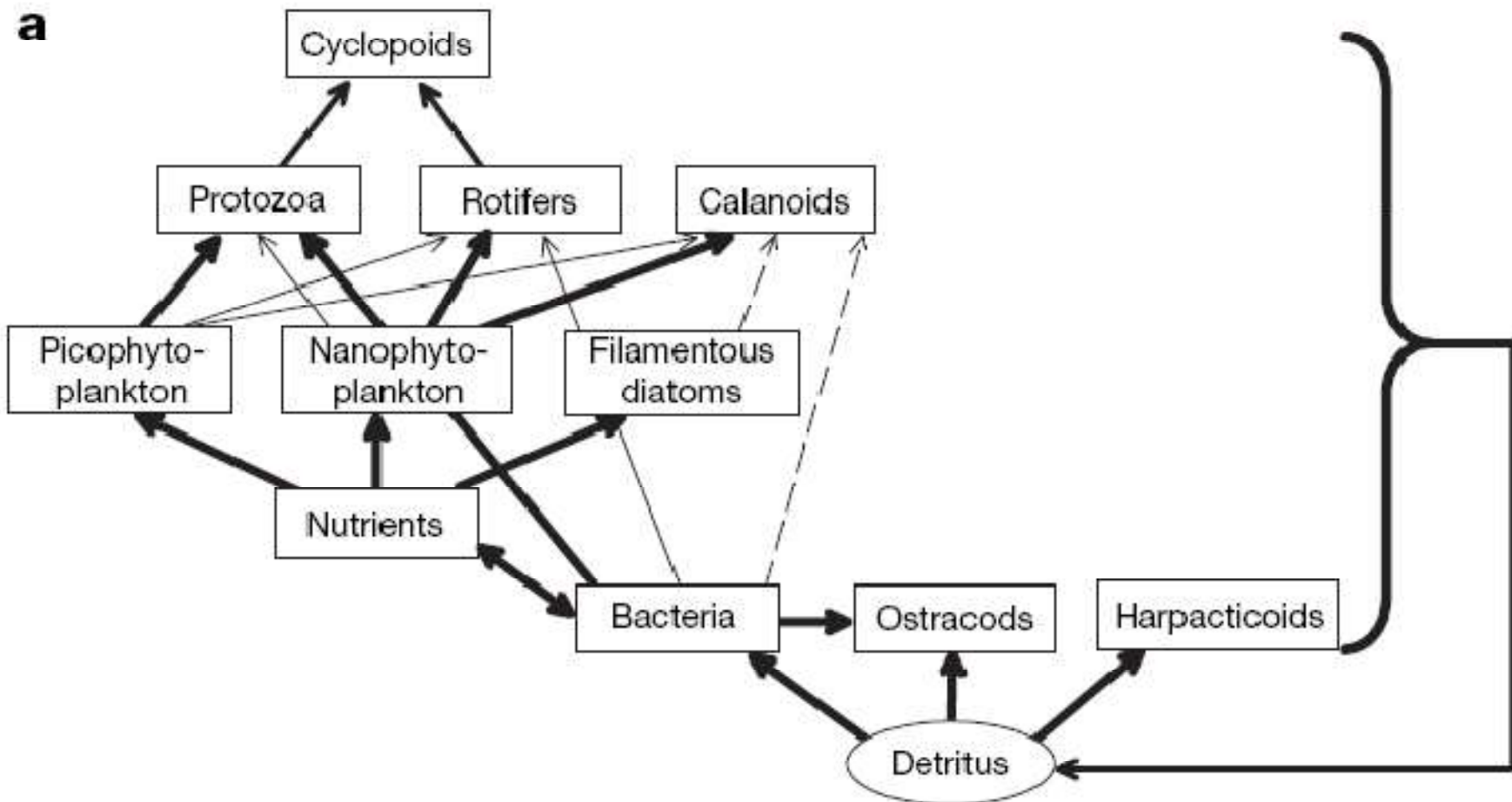
Roger Levin, 1983:  
„Santa Rosalia was a goat”  
*Science* 221, 4611: 636-639

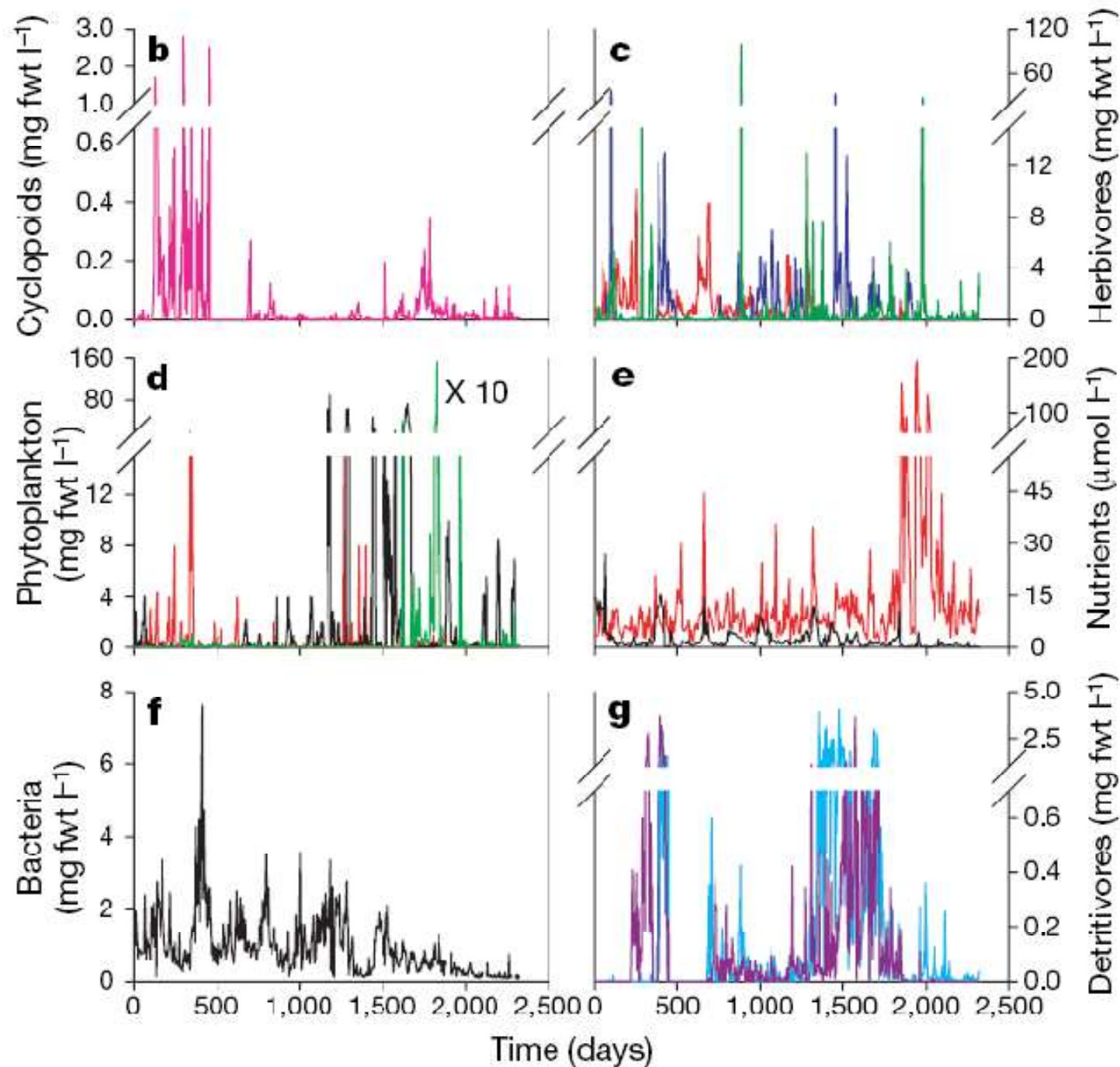
- Czy są dowody na zasadę ograniczonego podobieństwa?
- Czy są dowody na trwałość składu biocenoz?

# Chaos w długotrwałym eksperymencie z biocenozą planktonową

Elisa Benincà<sup>1,2\*</sup>, Jef Huisman<sup>1\*</sup>, Reinhard Heerkloss<sup>3</sup>, Klaus D. Jöhnk<sup>1†</sup>, Pedro Branco<sup>1</sup>, Egbert H. Van Nes<sup>2</sup>, Marten Scheffer<sup>2</sup> & Stephen P. Ellner<sup>4</sup>

Vol 451 | 14 February 2008 | doi:10.1038/nature06512





**CHAOTYCZNE  
ZMIANY  
SKŁADU  
ZESPOŁÓW  
BIOCENOZY  
PLANKTONU  
Z MORZA  
BAŁTYCKIEGO  
W CIĄGU  
OK. 7 LAT**

# Niska specyficzność gatunkowa roślinożernych owadów w lesie tropikalnym

**Vojtech Novotny\***, **Yves Basset†**, **Scott E. Miller‡**, **George D. Weiblen§**,  
**Birgitta Bremer||**, **Lukas Cizek\*** & **Pavel Drozd¶**

NATURE | VOL 416 | 25 APRIL 2002 |

900 gatunków owadów roślinożernych  
51 gatunków roślin

- monofagia b. rzadka
- znaczne nakładanie nisz



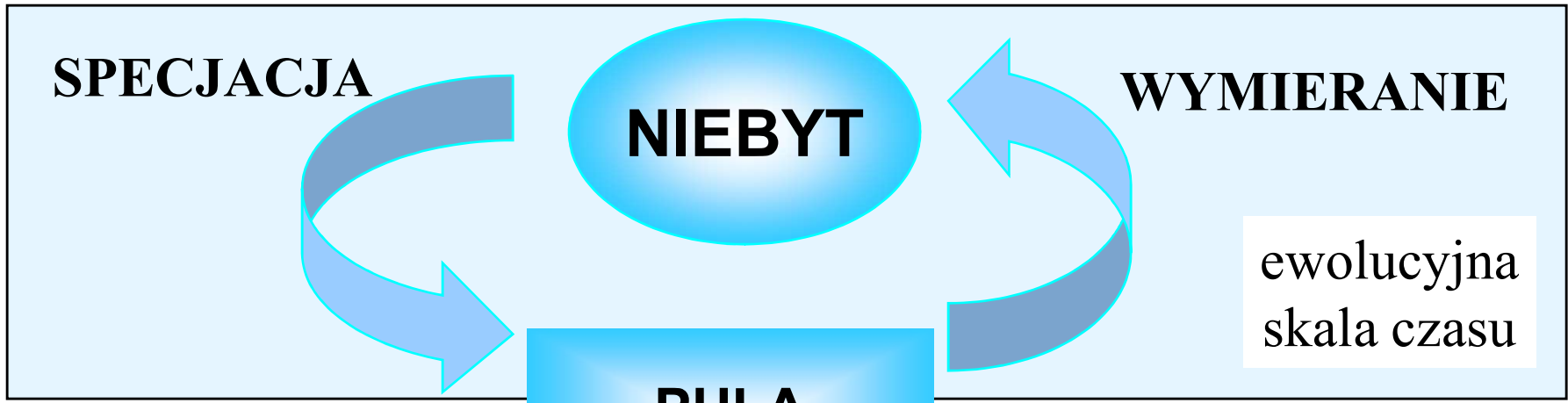
# RÓWNOWAGOWE MODELE BIOCENOZY

## wnioski

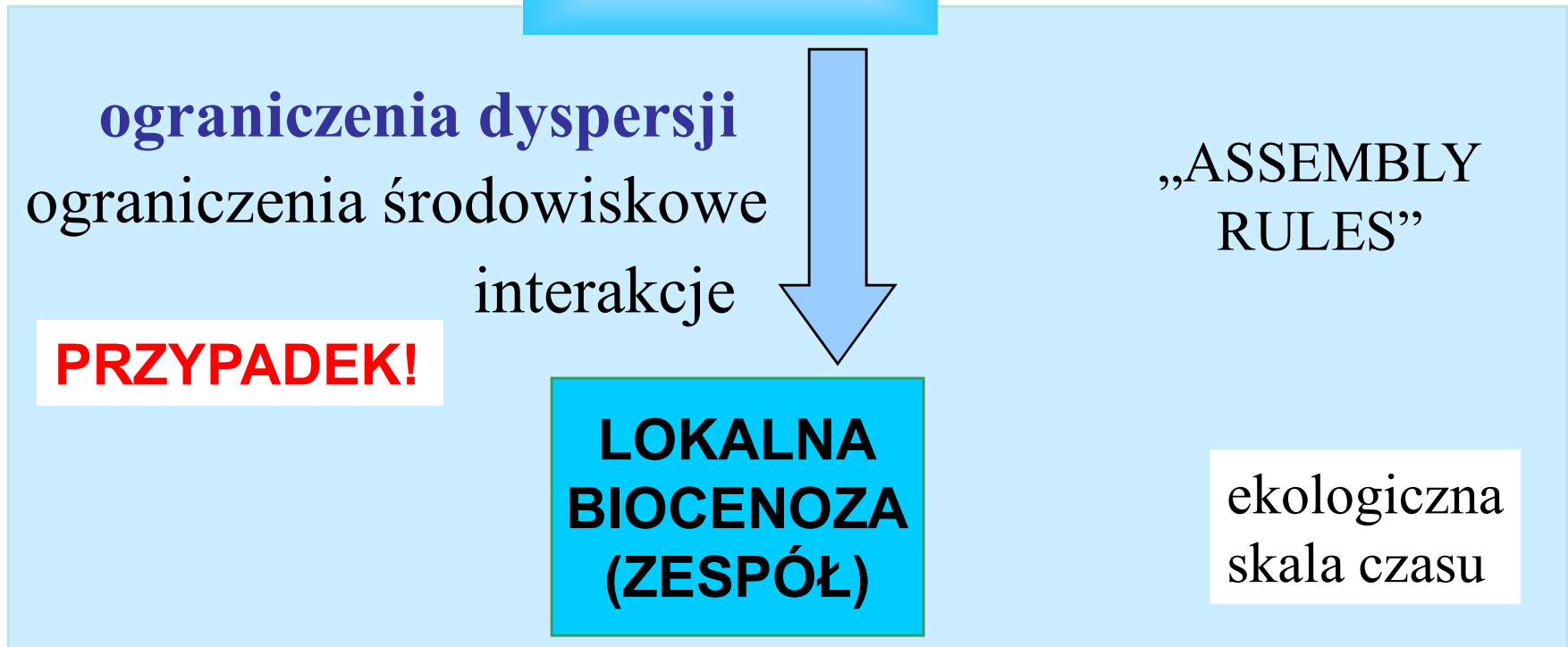
- Konkurencyjne wykluczanie jest rzadkie
- „Puste nisze” w wielu zespołach
- Znaczne nakładanie nisz
- Brak stałości składu biocenoz
- Biocenozy (ekosystemy) są z zasady „nierównowagowe”, „przejściowe”

# Koncepcja oparta na teorii dyspersji

- Głównym ograniczeniem jest dyspersja/rekrutacja
- Decydująca rola przypadku („dryf ekologiczny”)
- **Biocenoza nierównowagowa**



historia = przypadek

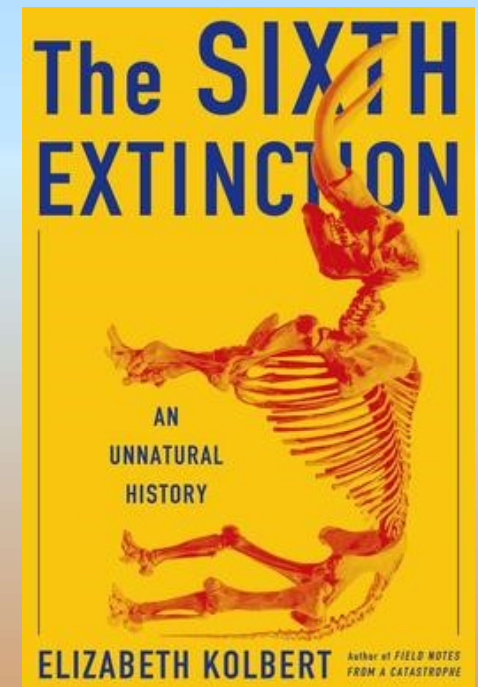


# **ZNACZENIE RÓŻNORODNOŚCI BIOLOGICZNEJ**

????????????????

# ZALECANA LEKTURA

książka popularnonaukowa



Tłumaczenie  
Tatiana i Piotr Grzegorzewscy  
Wydawnictwo WAB,  
2016  
39.99 zł

- „Szóste wymieranie” (Elisabeth Kolbert)
- Znakomita, atrakcyjnie napisana i naukowo kompetentna książka popularyzująca ważne i aktualne zagadnienia naukowej ekologii;
- Bezbłędnie przetłumaczona na jęz. polski;
- Niestety, wskutek niestarannej korekty błąd we wzorze opisującym zależność liczby gatunków od powierzchni (wielokrotnie powtarzany) sprowadza do absurdu cały, bardzo ważny i ciekawy rozdział.
- Zamiast:  $S = cA^z$ , w całym tekście jest:  $S=cAz$
- Uczestnicy kursu ekologii wiedzą o co chodzi, inni czytelnicy są bezradni.

# RÓŻNORODNOŚĆ ==> STABILNOŚĆ?

*[„Diversity begets stability”]*

Matematyczne modele układów dwu (lub niewielu) gatunków są immanentnie niestabilne

Nie zawsze. Modele układów wielogatunkowych są jeszcze mniej stabilne

Laboratoryjne układy eksperymentalne dwu- lub kilkugatunkowe są niestabilne

Owszem, ale układy wielogatunkowe też!

# RÓŻNORODNOŚĆ ==> STABILNOŚĆ?

Wyspy (ubogie w gatunki) są podatne na inwazje

Prawda, ale są też spektakularne przykłady inwazji na kontynenty

Monokultury są podatne na inwazje i szkodniki

Problem koewolucji, a nie bioróżnorodności.

Uprawy to sztuczne stadia wczesnosukcesyjne.

Naturalne „monokultury” są stabilne.

Bogate w gatunki ekosystemy (np. lasy deszczowe) są wolne od gradacji owadów

Nie prawda, tam też są ogromne fluktuacje populacji. Za to klimat jest stabilny

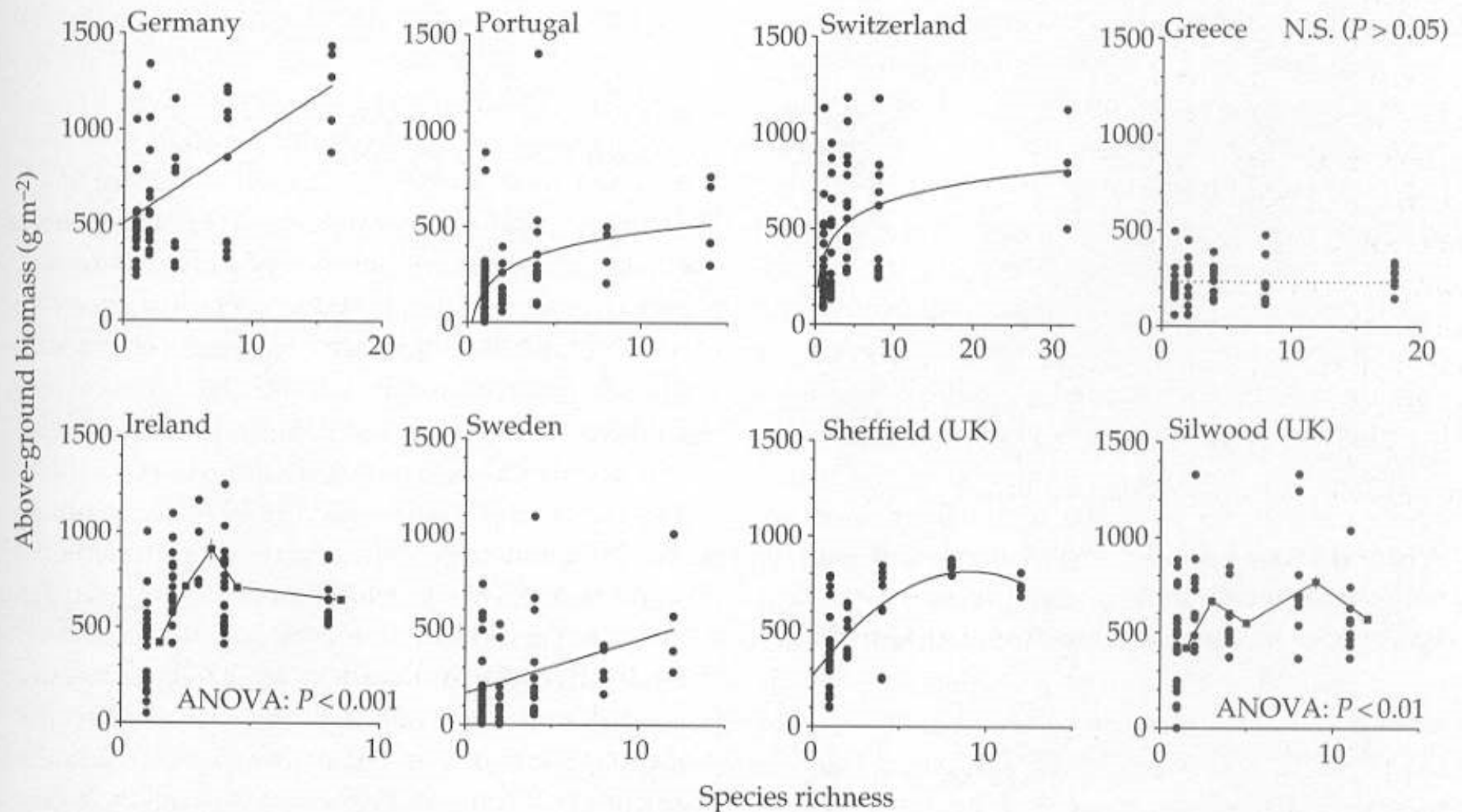


# ZNACZENIE FUNKCJONALNE RÓŻNORODNOŚCI EKSPERYMENTY (lata 80. i 90.)

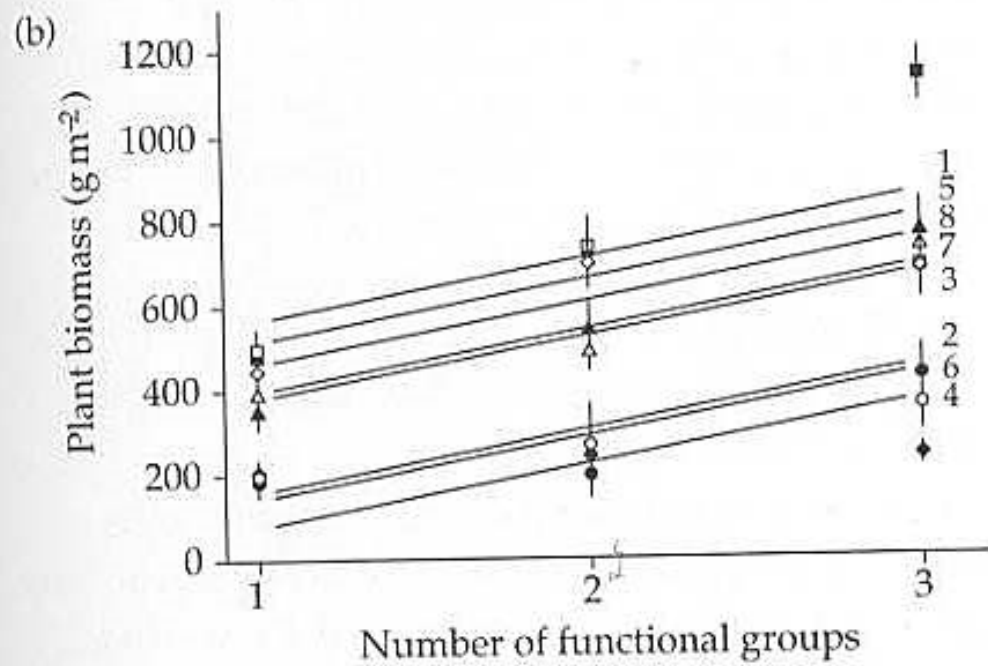
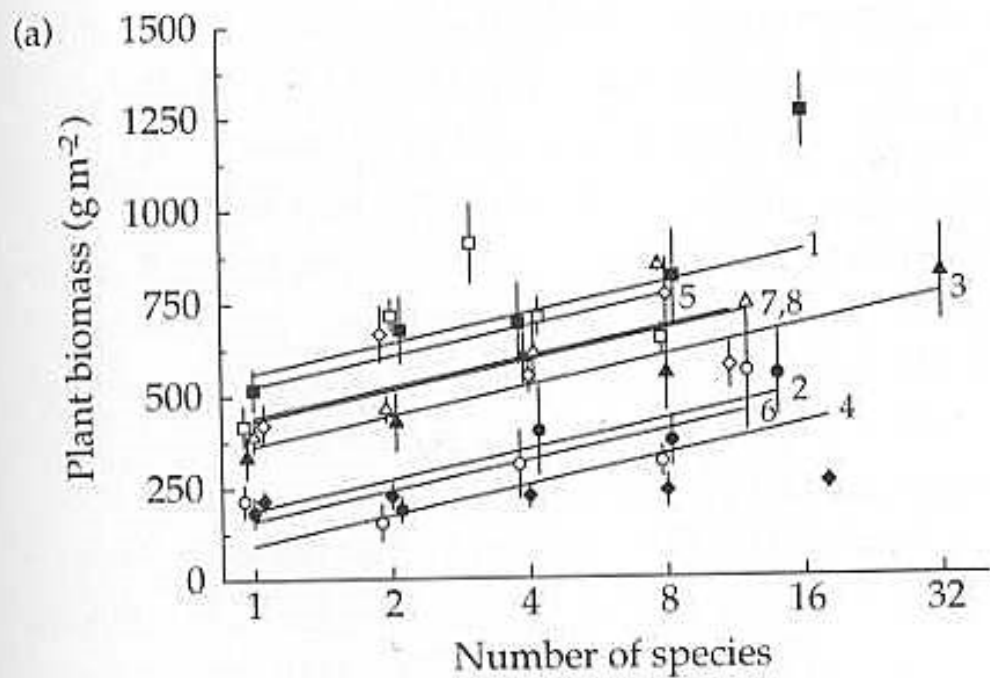
- Tilman (preria); 1-24 gatunków, setki powt.
  - wzrost produktywności
  - wzrost „niezawodności”
  - lepsze wykorzystanie zasobów
- Lawton „ekotron”; 9 - 15 - 31 gat. 16 powt.
  - wzrost produktywności i respiracji
- Nee et al.. „mikrokosmosy”, dziesiątki powt.
  - wzrost niezawodności (powtarzalności)

EKSPERYMENT  
„BIODEPTH”  
STANOWISKO  
W PORTUGALII





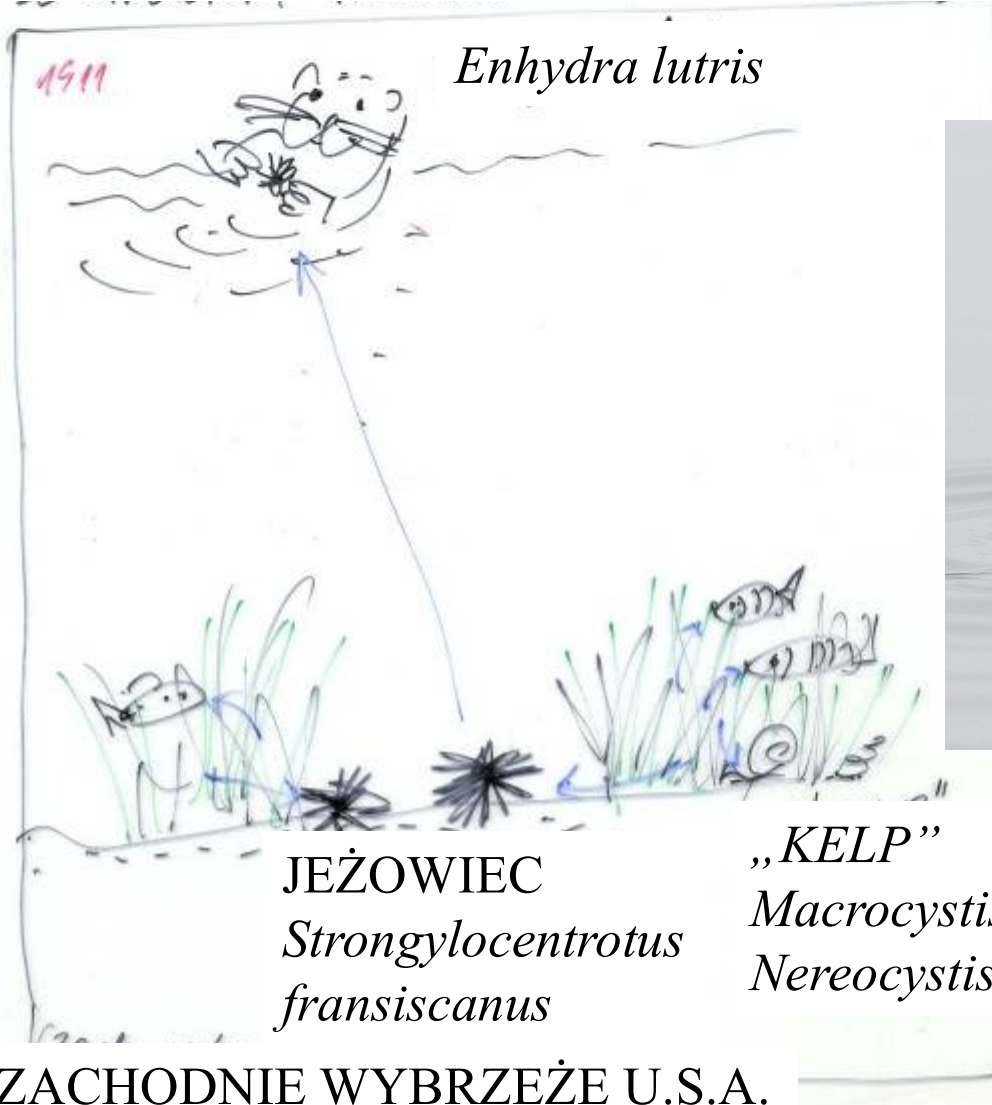
**Figure 4.1** The different relationships between biodiversity and above-ground biomass production found in the analyses of individual site patterns when the highest adjusted  $R^2$  criterion was used to select chosen models. Points are individual plot values and lines are slopes from linear (Germany, Sweden), log-linear (Portugal, Switzerland) or quadratic (Sheffield) models, join richness level means (solid squares with SEMs) for significant ANOVA (Ireland, Silwood), or show non-significant relationships (Greece, broken line).



GATUNEK ZWORNIKOWY (Payne 1969)  
(*KEYSTONE SPECIES*):

Gatunek, którego wpływ na funkcjonowanie zespołu jest znacznie większy, niż wynikałoby ze struktury dominacji”

**GATUNKI  
ZWORNIKOWE  
(„KEYSTONE  
SPECIES”)**



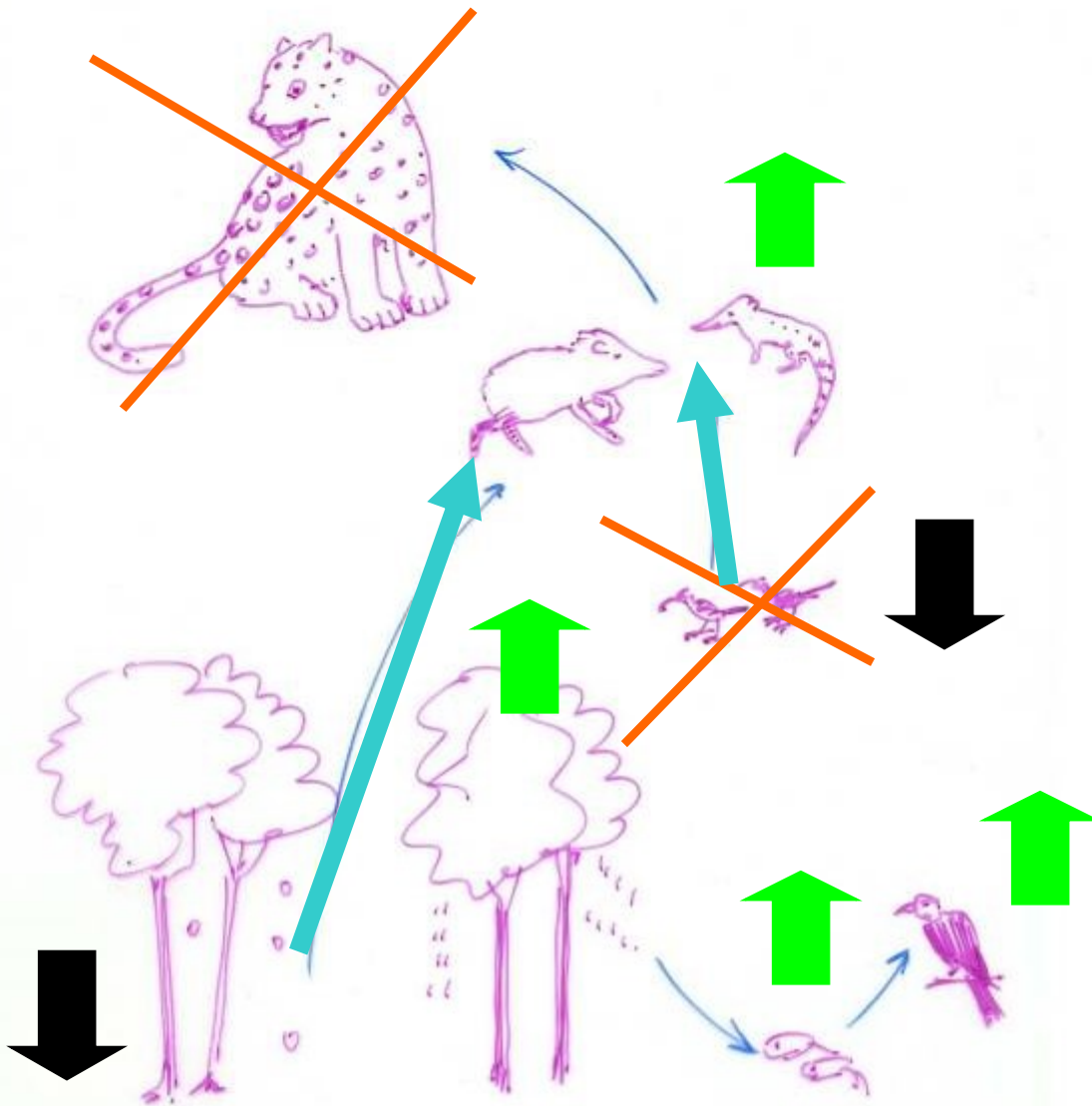
**ZWORNIK  
(KEYSTONE)**

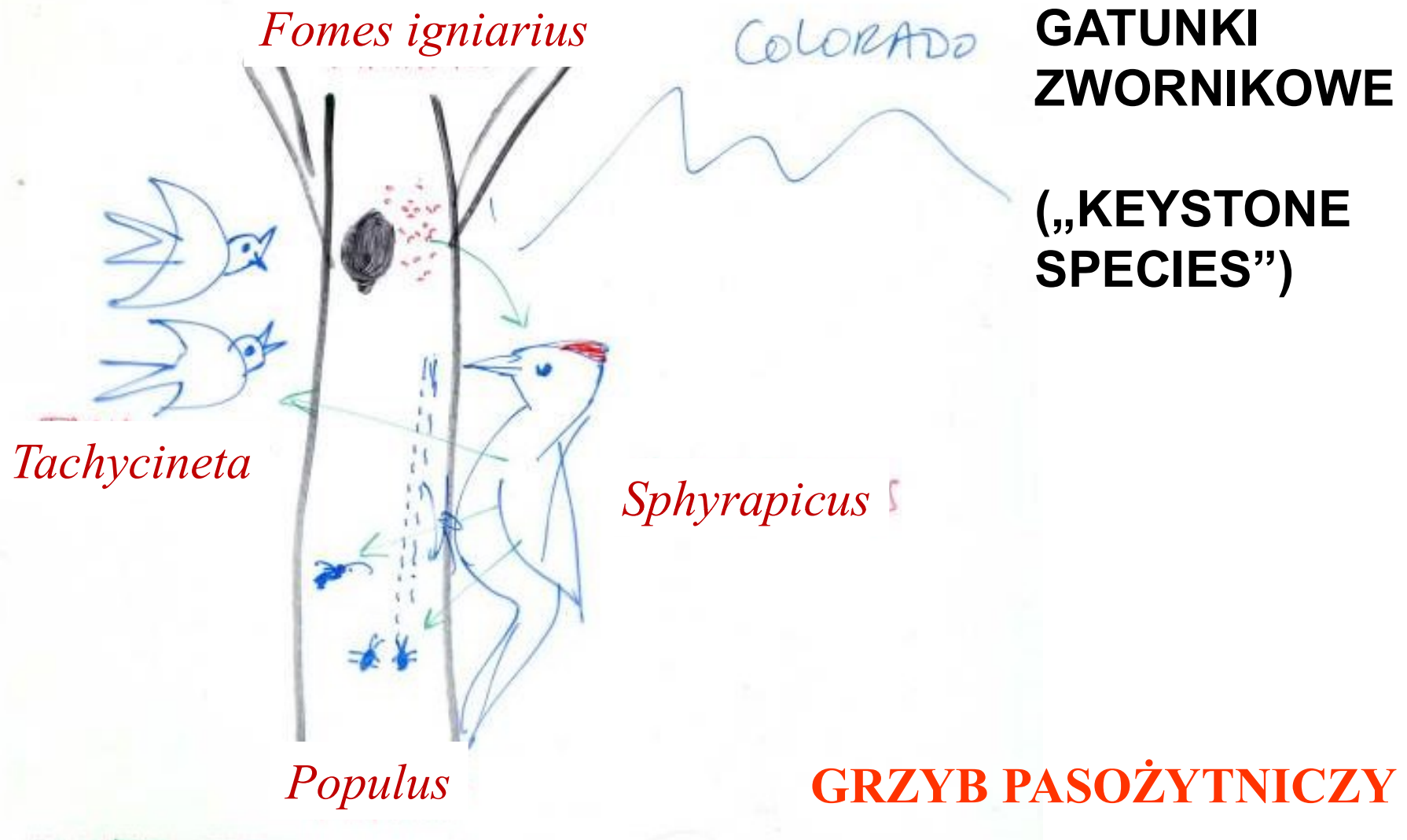


Barro Colorado, Panama

**GATUNKI  
ZWORNIKOWE**

**(„KEYSTONE  
SPECIES”)**





*Fomes formentarius* = Huba pospolita



