

RÓŻNORODNOŚĆ BIOSFERY

WBNZ 845

(Biogeografia ekologiczna i ewolucyjna)



WYKŁAD 10

ZASIĘG

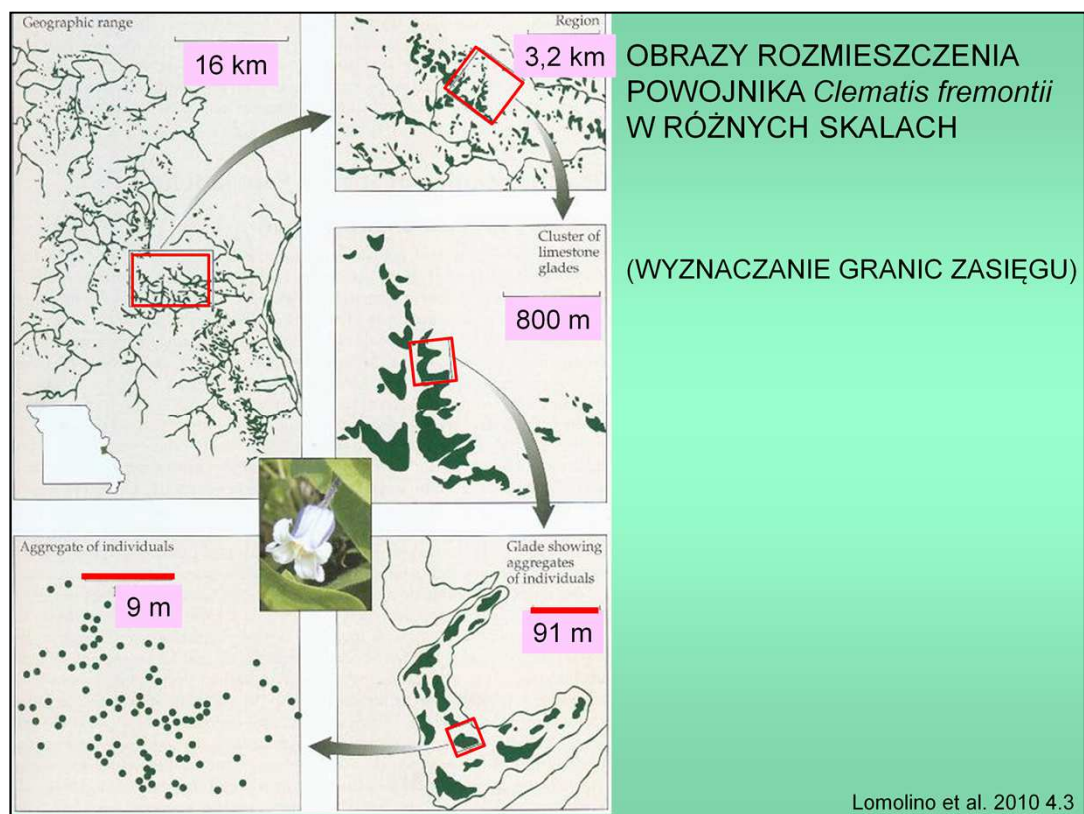


Pojęcie ZASIĘGU

- „*Wszędzie występuje wiele gatunków, żaden gatunek nie występuje wszędzie**”; gatunki mają ograniczone, nakładające się zasięgi;
- Zasięg: obszar wewnątrz obwiedni najdalszych znanych stanowisk gatunku;
- Granica zasięgu: najbardziej zewnętrzne współrzędne miejsc występowania;

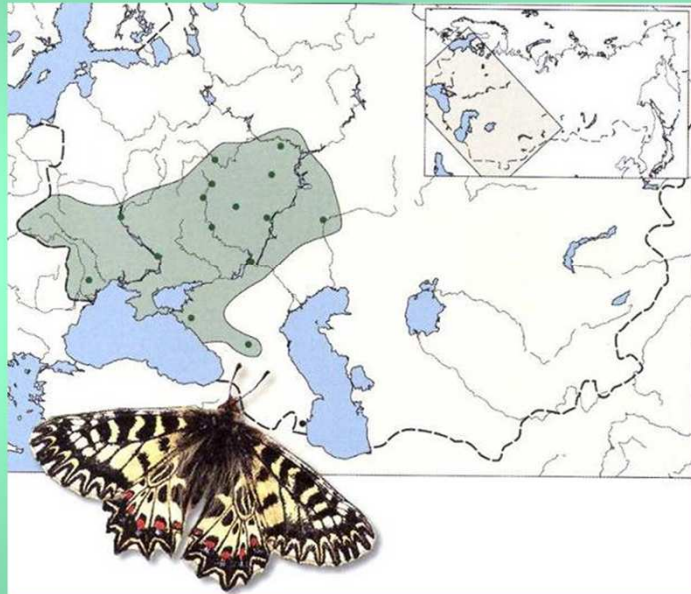
*Gaston, 2002

JAK WYZNACZYĆ ZASIĘG?



Wyznaczanie zasięgu polega na uogólnieniu mapy z zaznaczonymi punktami występowania; w miarę zmniejszania skali mapy uogólnienie coraz mniej szczegółowe, zaciera lokalną mozaikowość.

MAPA ZASIĘGU MOTYLA *Zerynthia polyxena*
JAKO UOGÓLNIENIE MAPY STANOWISK



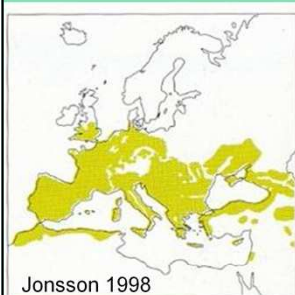
Lomolino et al. 2010 4.7

Uogólnienie czasami bardzo grube, ale i tak uprawnione. Potencjalne miejsca występowania.

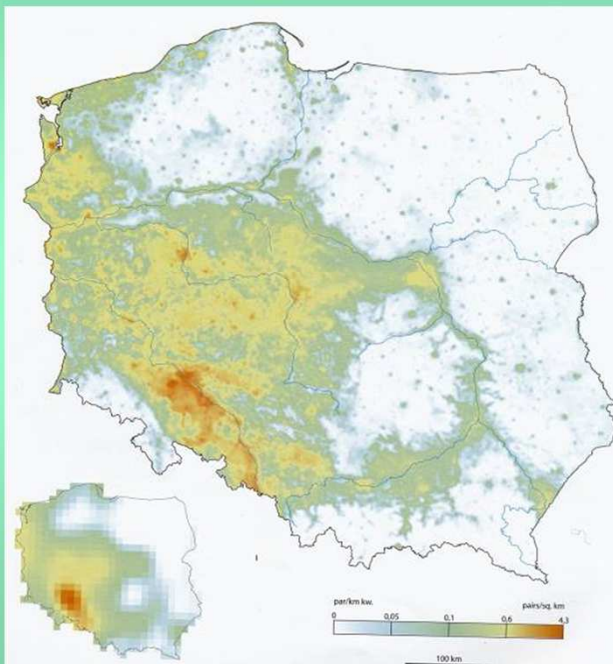


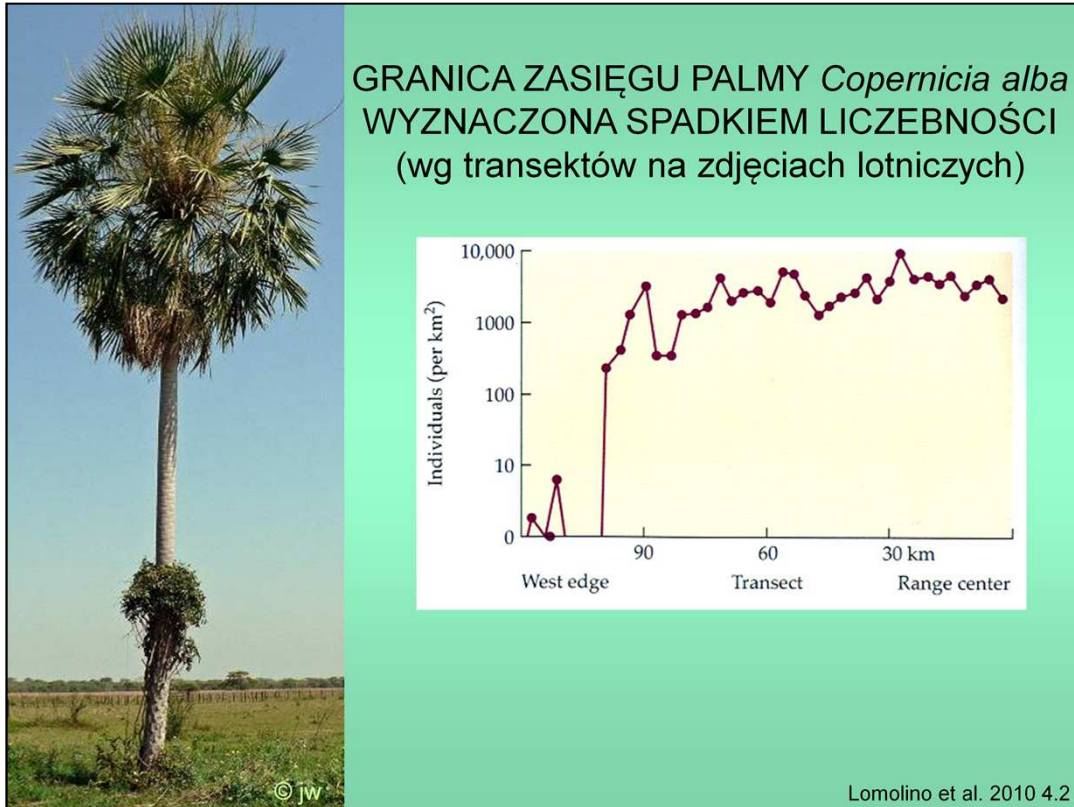
Dane ilościowe: zagęszczenie. Naprawdę chodzi nie o punkty na mapie, tylko realnie istniejące populacje tego samego i innych gatunków. Zasięg ma więcej niż dwa wymiary: nie tylko długość i szerokość (geograficzna), ale także „wysokość” - miara zagęszczenia populacji, częstości spotykania gatunku. Tam gdzie trzeci wymiar zanika (zagęszczenie maleje do zera), tam jest granica zasięgu. To jest przykład prezentacji danych o zimowaniu ptaków ze słynnego w USA „Christmas bird census”.

ZASIĘG SŁOWIKA RDZAWEGO (*Luscinia megarhynchos*) W POLSCE (DANE ILOŚCIOWE)



Kuczyński i Chylarecki
2012

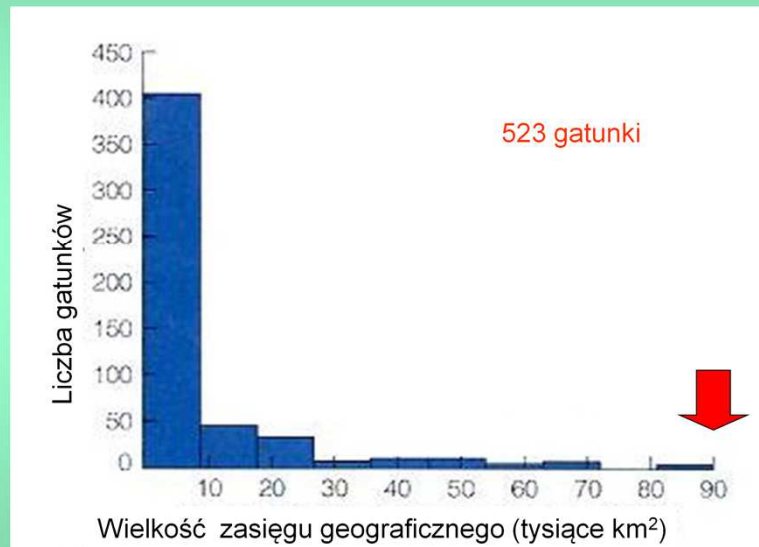




Granica zasięgu jest tam, gdzie liczebność (zagęszczenie) oscyluje wokół zera, do zaniku.

WIELKOŚĆ ZASIĘGÓW

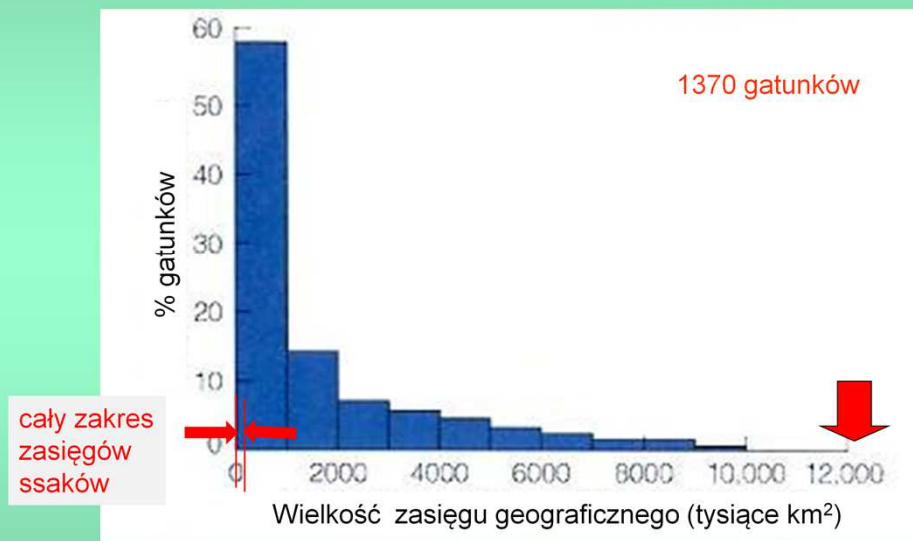
ROZKŁAD WIELKOŚCI ZASIĘGÓW GEOGRAFICZNYCH SSAKÓW PÓŁNOCNOAMERYKAŃSKICH



Krebs 2009 7.3

Rozkłady wielkości zasięgów gatunków są z reguły silnie skośne: b. dużo małych zasięgów, niewiele b. dużych. Ten przykład dla północno-amerykańskich ssaków – wielkość zasięgu od <10, do 90 tys. km². Rozkład dotyczy ok. pół tysiąca gatunków.

ROZKŁAD WIELKOŚCI ZASIĘGÓW GEOGRAFICZNYCH PTAKÓW PÓŁNOCNOAMERYKAŃSKICH

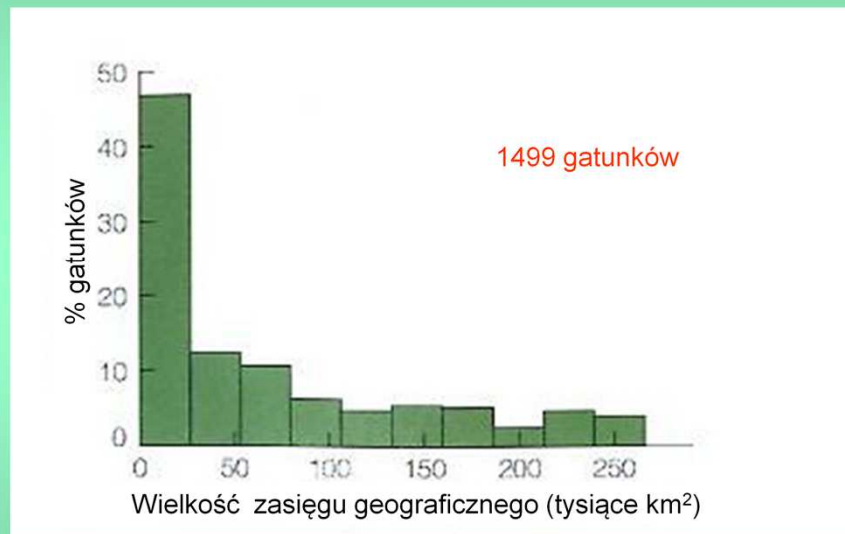


Ptaki mają zasięgi o **3 rzędy wielkości większe** niż ssaki
(z kręgowców lądowych: najmniejsze: ryby i płazy)

Krebs 2009 7.2

Taki sam wykres, dla ptaków. Też skośny, inna jednak niż u ssaków jest wartość maksymalna, gatunków jest prawie 3 x więcej.

ROZKŁAD WIELKOŚCI ZASIĘGÓW GEOGRAFICZNYCH ROŚLIN NACZYNIOWYCH WIELKIEJ BRYTANII

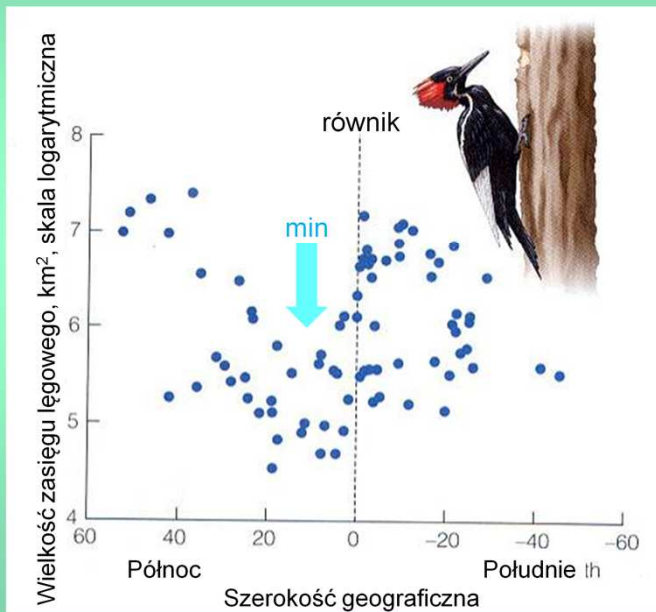


Na ogół małych zasięgów jest znacznie więcej niż dużych

Krebs 2009 7.2

Rośliny naczyniowe Wielkiej Brytanii: taki sam wzorzec, mniej-więcej tyle samo gatunków co ptaków płn. amerykańskich, ale największe zasięgi (do 250 tys. km²)

**WIELKOŚĆ ZASIĘGÓW GEOGRAFICZNYCH
DZIĘCIOŁÓW PÓŁNOCNO- I POŁUDNIOWOAMERYKAŃSKICH
W ZALEŻNOŚCI OD SZEROKOŚCI GEOGRAFICZNEJ (81 gatunków)**

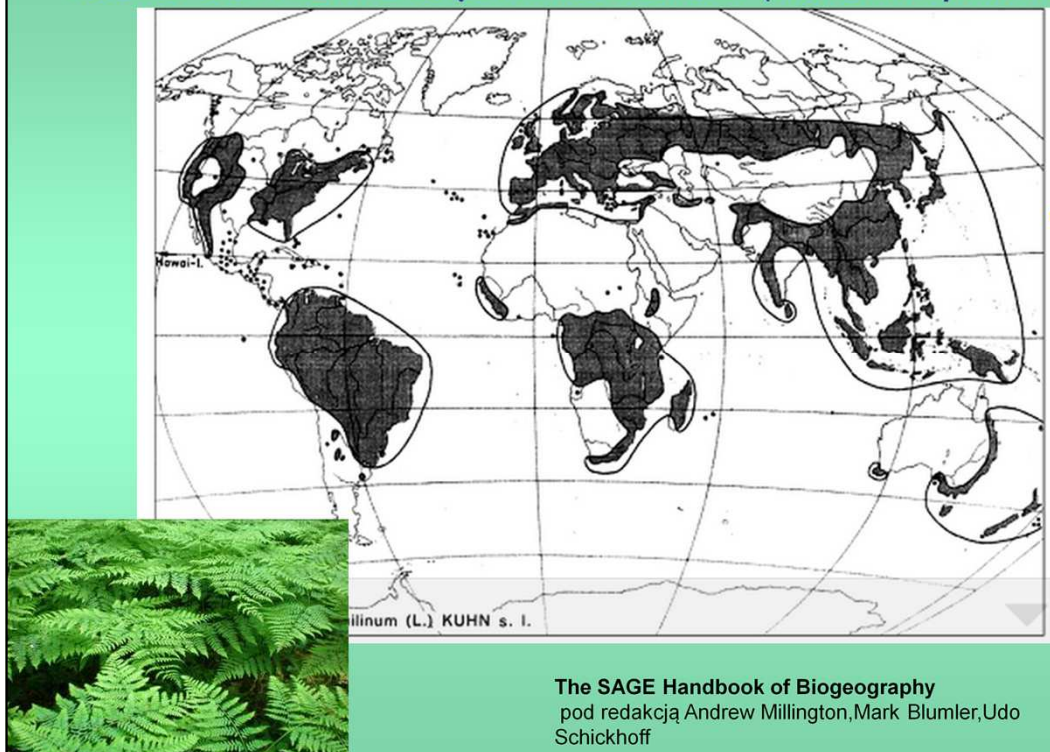


Krebs 2009

Większość rozkładów wielkości zasięgów ma tendencję do tego, żeby powierzchnia zasięgu rosła ku biegunom, przy minimalnej wielkości blisko równika (nie dokładnie na samym równiku), jak na tym przykładzie amerykańskich dzięciołów.

KOSMOPOLICI ENDEMITY

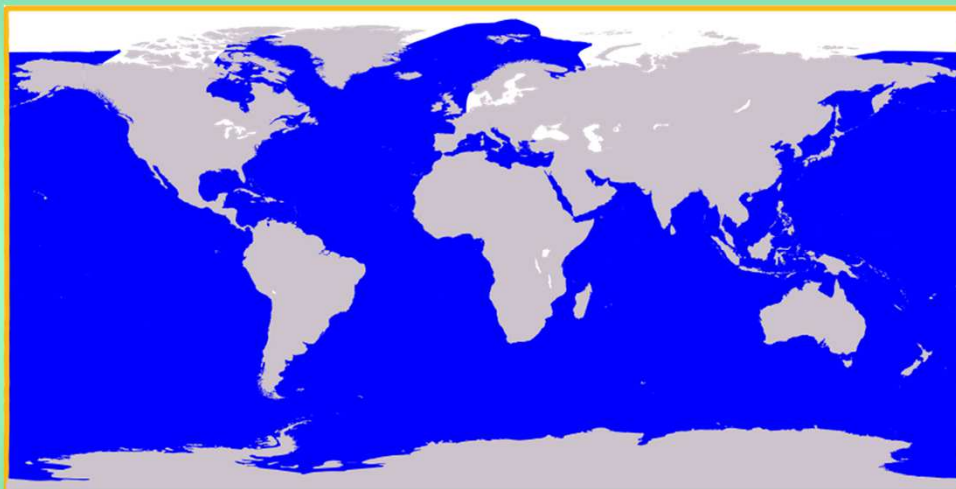
KOSMOPOLITYCZNY ZASIĘG PAPROCI ORLICY (*Pteridium aquilinum*)



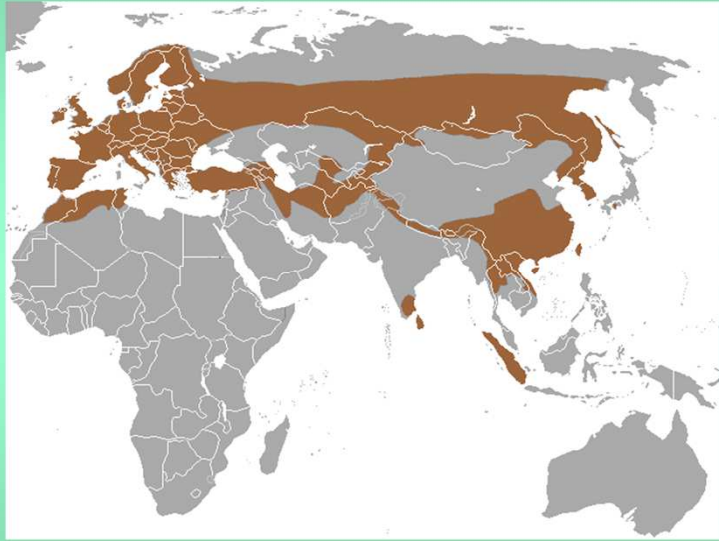
The SAGE Handbook of Biogeography
pod redakcją Andrew Millington, Mark Blumler, Udo
Schickhoff

Paprocie w ogóle, a orlica w szczególności, mają też zasięg globalny, ograniczony lokalnie odpowiednimi warunkami, dzięki łatwości dyspersji przy pomocy mikroskopijnych zarodników (dyspersja z aeroplanktonem).

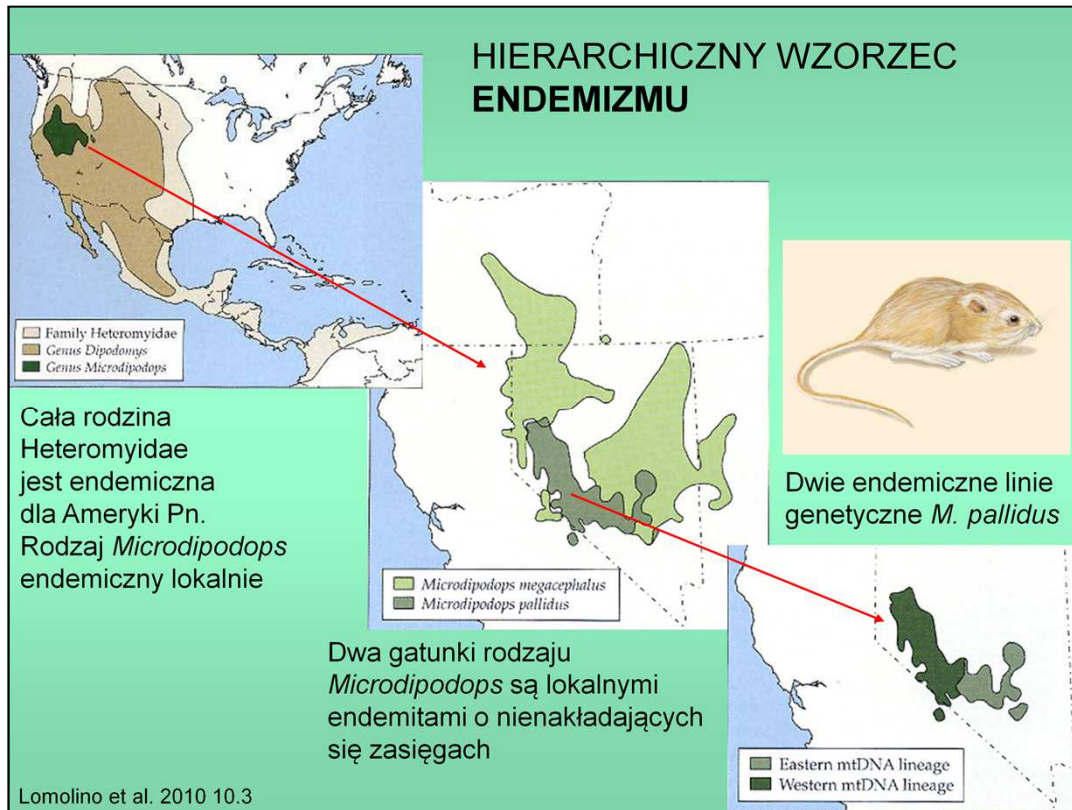
KOSMOPOLITYCZNY ZASIĘG ORKI (*Orcinus orca*)



PALEARKTYCZNO-ORIENTALNY ZASIĘG WYDRY
(*Lutra lutra*)

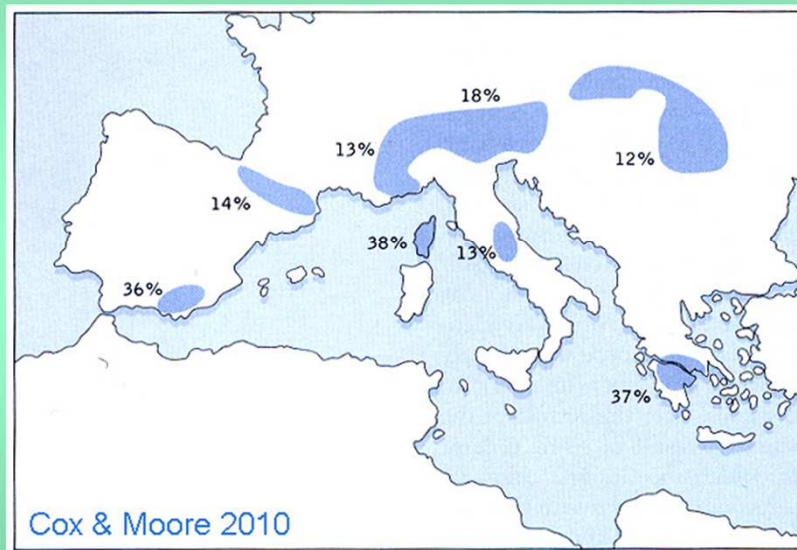


Są gatunki występujące (w odpowiednich dla siebie siedliskach) na wszystkich kontynentach. Przykład: wydra (ten sam gatunek co w Polsce). To jest zasięg naturalny, a nie wynik zawleczenia przez człowieka.



Zasięg ograniczony do jednego obszaru (zwykle: miejsca pochodzenia gatunku): endemiczny. Endemizm może dotyczyć większych taksonów i mieć charakter hierarchiczny: zasięg rodziny, w jego obrębie zasięgi gatunków, w ich obrębie zasięgi ras (podgatunków, linii genetycznych).

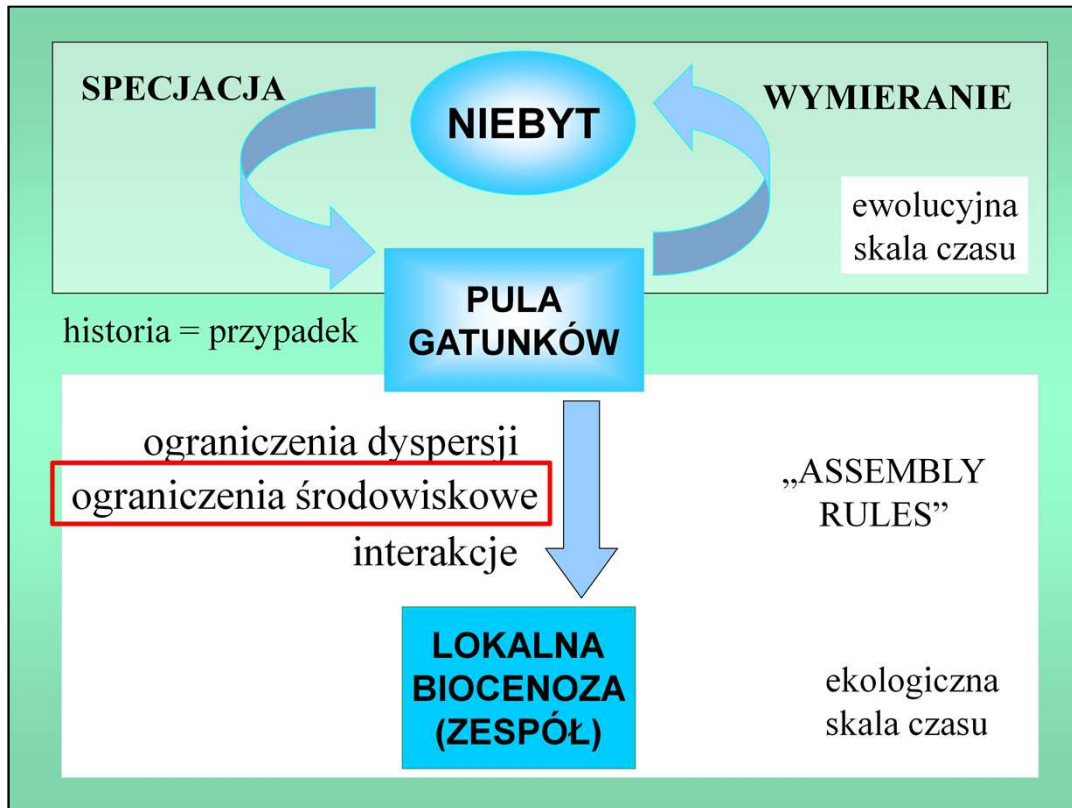
PROCENT ENDEMITÓW WE FLORACH GÓRSKICH PŁD. EUROPY



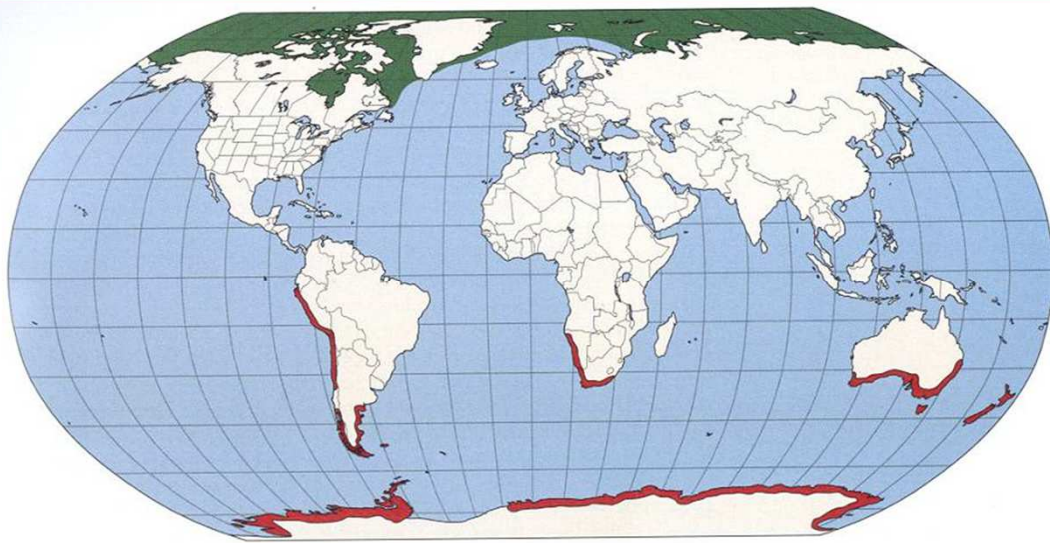
Endemiczne zasięgi różnych gatunków mogą się nakładać, tworząc centra endemizmu.

CO DETERMINUJE GRANICE ZASIĘGÓW?

- bariery fizyczne
- warunki klimatyczne
- interakcje



ZASIĘGI: NIEDŹWIEDZIA POLARNEGO I PINGWINÓW

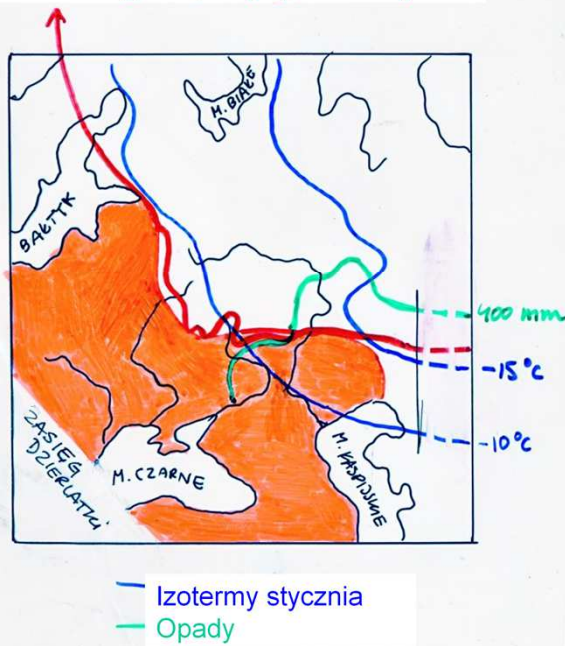


Lomolino et al. 2010 1.2

Co determinuje zasięgi? Na przykład: wokółarktyczny zasięg niedźwiedzia polarnego, wokółantarktyczny zasięg pingwinów? Tu są bardzo ostre i wyraźne granice. Zasięgi całkowicie rozłączne.

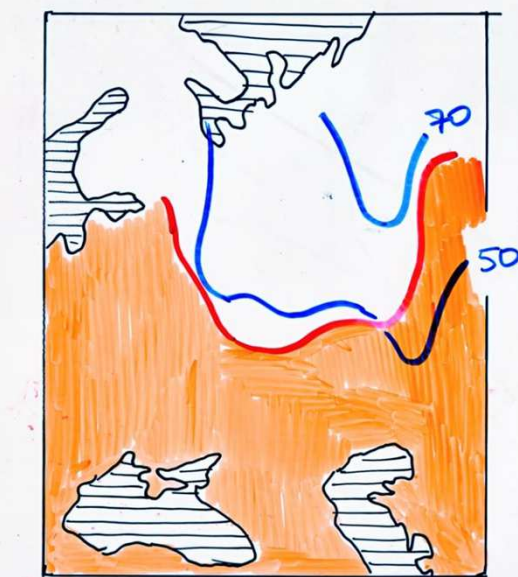
Klimatyczne uwarunkowanie zasięgu dzierłatki

140 dni zalegania pokrywy śnieżnej



?
Udvardy 119
Nie zweryfikowane

Klimatyczne uwarunkowanie zasięgu sarny



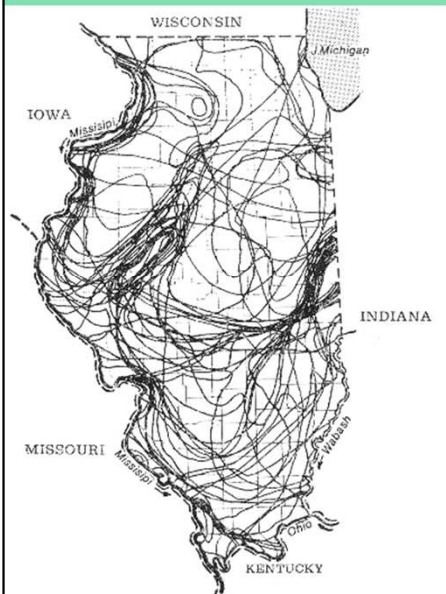
- Izolinie maksymalnej grubości pokrywy śnieżnej
- Północny zasięg sarny

?
(Naumow 355
Udvardy 120
Nie zweryfikowane)

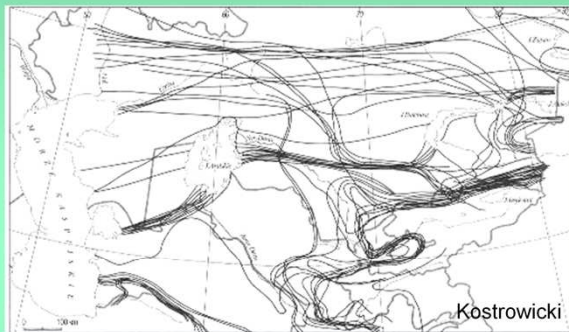


Granice fizjologiczne: zasięgi określone przez parametry środowiska, wyznaczające możliwość realizacji funkcji fizjologicznych. Można szukać wyjaśnienia porównując różne dane (najlepiej mapy) i sprawdzając korelacje przestrzenne. W tym przykładzie, „Christmas bird census” pokazał, którędy przebiega północna granica zasięgu zimowania pospolite „mucholówki” amerykańskiej – fibika. Granica ta pochodzi z bardzo dobrze udokumentowanych, wieloletnich obserwacji. Jeszcze wyższy standard wiarygodności mają dane klimatologiczne – okazuje się, że granica zimowego zasięgu fibika pokrywa się prawie dokładnie z izotermą minimalnej temp. - 4°C. Logika nieodparta, ale bardzo trudno uwiarygodnić ten wniosek. (1) książka Terry Root zawiera setki takich map. Ale tylko ten jeden przykład jest wciąż powtarzany, więc zapewne dla innych gatunków tak wyraźnych koincydencji klimatycznych nie zauważono. (2) Kiedy porównywać setki map zasięgu z setkami (tysiącami) zmiennych klimatycznych, to musi się znaleźć pewną liczbę takich koincydencji, część z nich może być przypadkowa. Istnieją rygorystyczne reguły postępowania przy takim wnioskowaniu (tu nie czas ani miejsce na ich omawianie), ale nawet w takim graficznym układzie można przedstawić obserwacje, byle nie stawiać zbyt daleko idących wniosków ogólnych.

ZBIEŻNOŚĆ ZASIĘGÓW RÓŻNYCH GATUNKÓW



Granice zasięgów płazów i gadów
w Illinois, USA (Udvardy 1978)

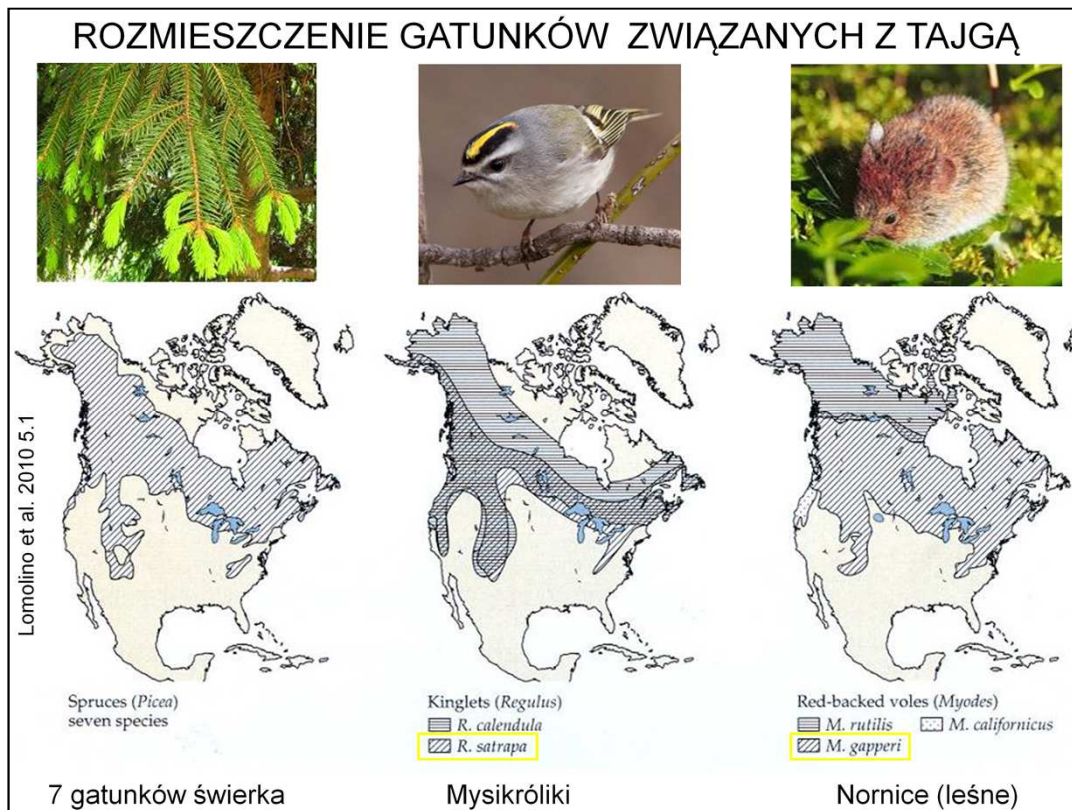


Granice zasięgów gryzoni w Azji Środkowej

Zagęszczające się linie zasięgów sugerują przebieg granic faun.

*Wspólne ograniczenia fizjologiczne
Czy wspólna historia?*

O tym, że warunki terenowe (klimatyczne) decydują, można się przekonać rysując wszystkie znane dotychczas granice zasięgów na tej samej mapie. Dla niektórych taksonów będą to bardzo bliskie sobie linie. Wyznacza to zasięgi charakterystycznych flor i faun, związane z ukształtowaniem terenu.



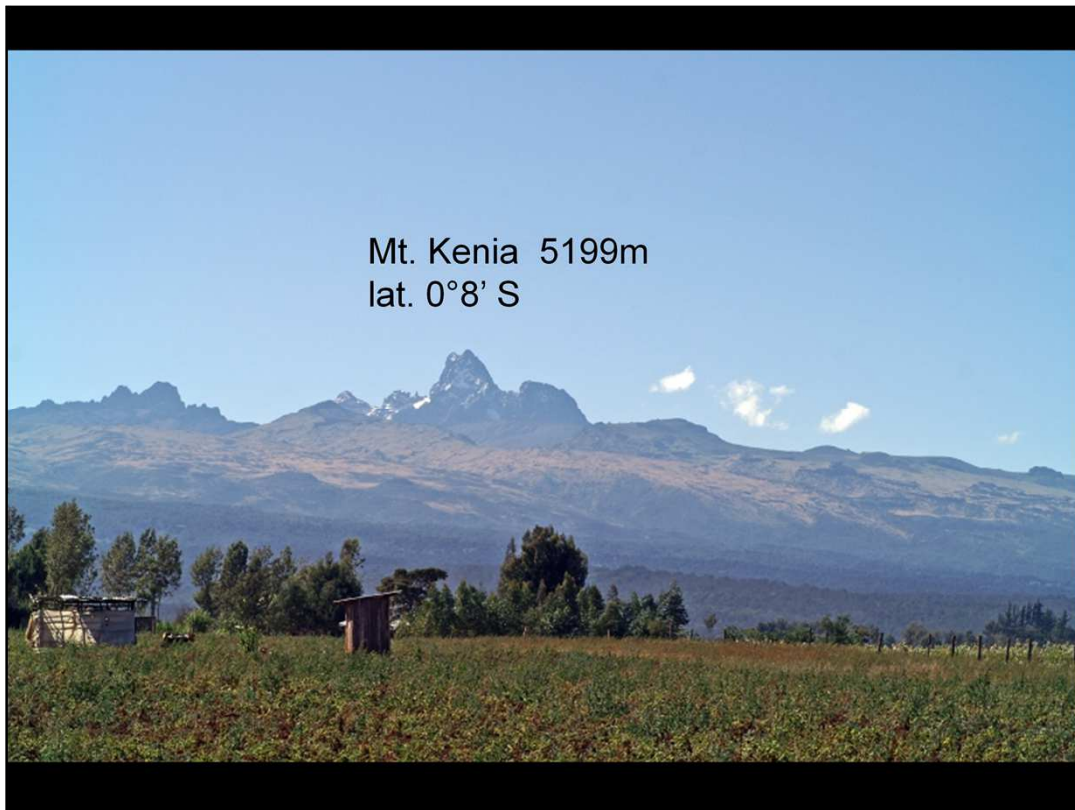
Na przykład zasięgi gatunków tworzących zespoły lasów tajgowych Am Pn. Gatunki drzew mają prawie identyczny zasięg jak mysikróliki oraz nornice (3 gat.). Warunki przetrwania w danym miejscu determinowane są przez kompleks parametrów – przede wszystkim klimatycznych, które z kolei determinują wiele innych (występowanie wielu gatunków, które pozostają w rozmaitych interakcjach). W efekcie, bezpośrednie czynniki określające możliwość wystąpienia danego gatunku mogą nie wynikać bezpośrednio z klimatu, ale np. od występowania zespołu innych gatunków, ukształtowania siedliska, itd. Np. warunki klimatyczne determinują występowanie określonego typu lasu, za czym idzie występowanie gatunków, których strategia adaptacyjna związana jest z występowaniem drzew (owady drewnojady, dzięcioły, grzyby pasożytnicze, itd.).

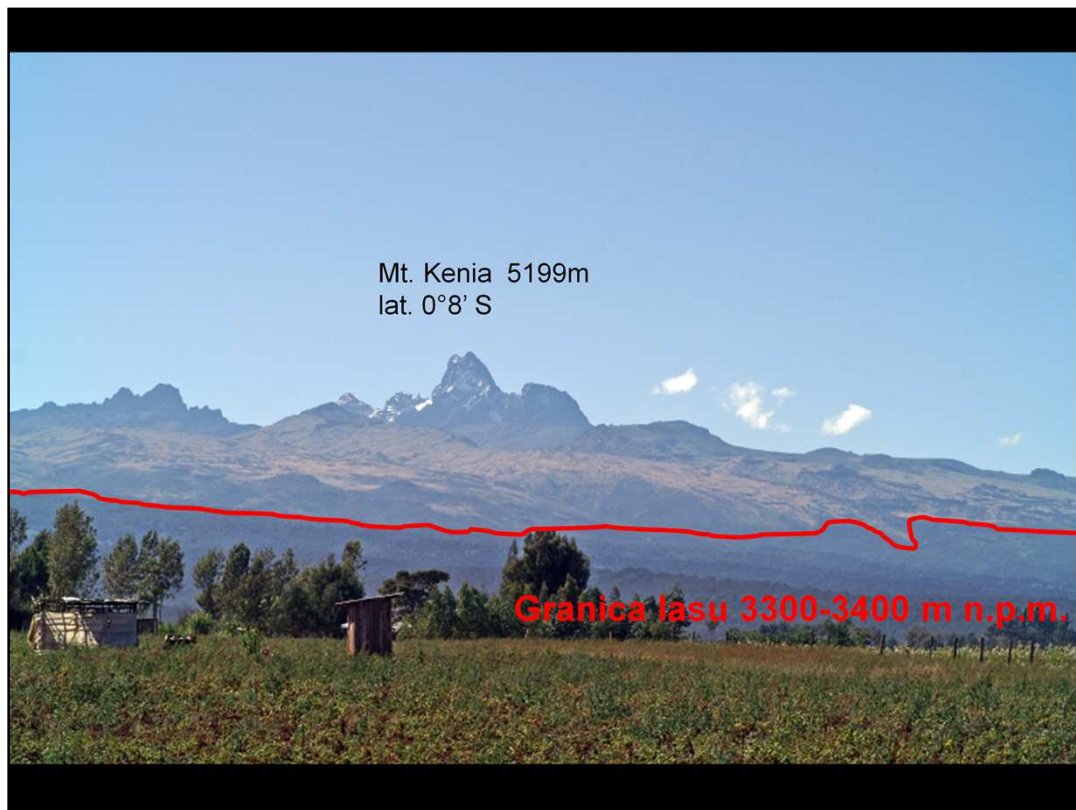
GÓRNA GRANICA LASU – TATRY (Słowacja)
lat. 49°, alt. ok. 2200 m n.p.m.



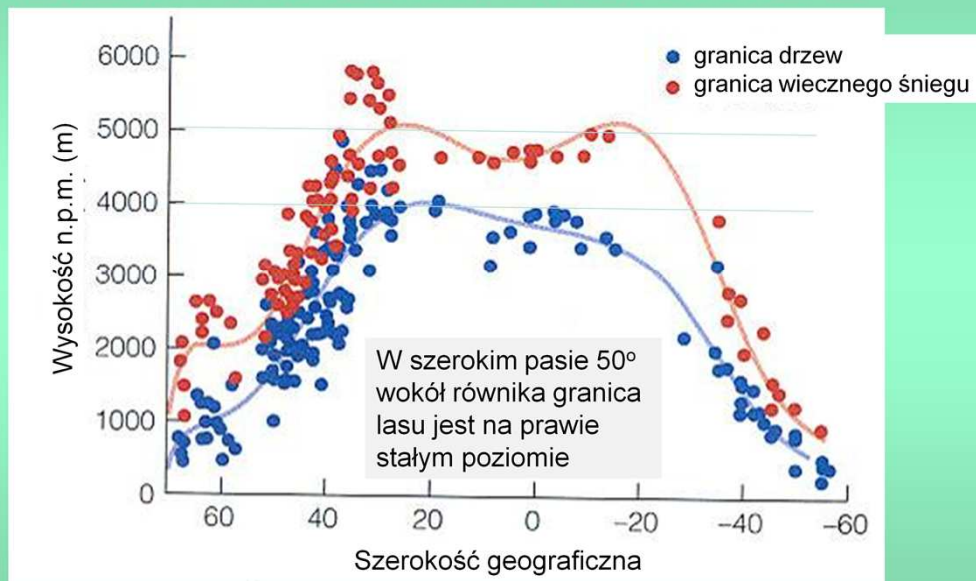
GRANICA LASU – ANDES DE MERIDA (VENEZUELA)
lat. 8°40' N, alt. ok. 3400 m n.p.m.







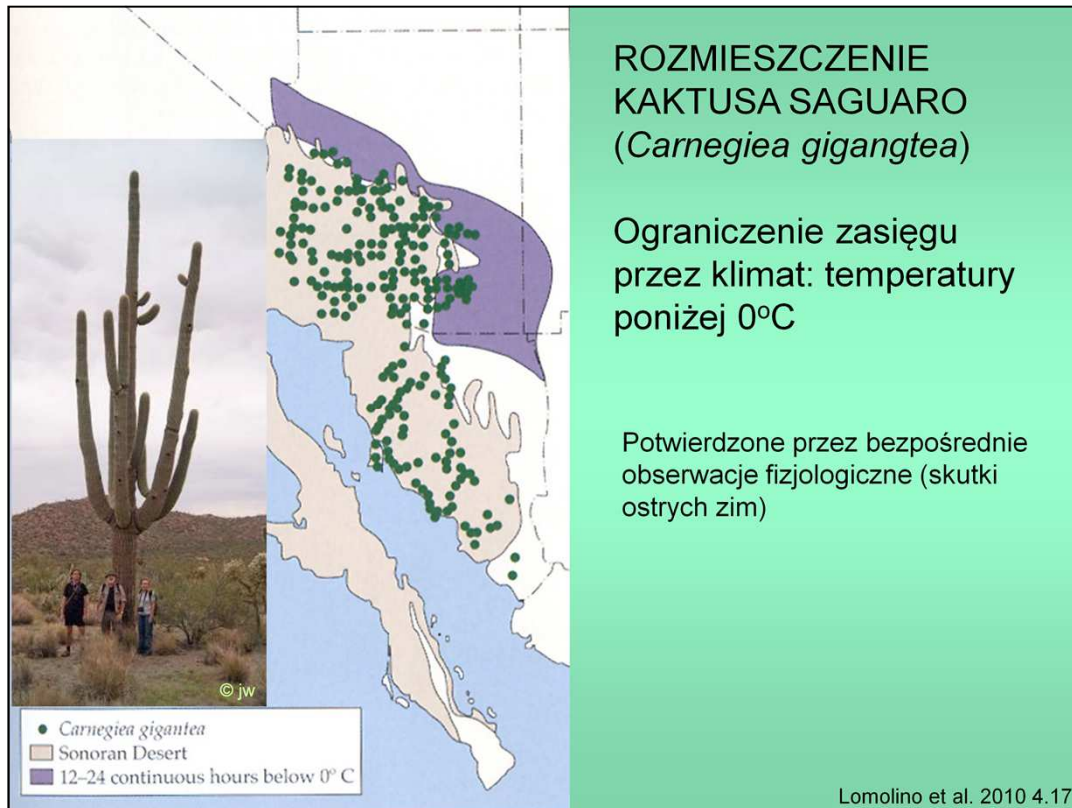
GÓRNA GRANICA LASU W GÓRACH ŚWIATA (150 STANOWISK) W ZALEŻNOŚCI OD SZEROKOŚCI GEOGRAFICZNEJ



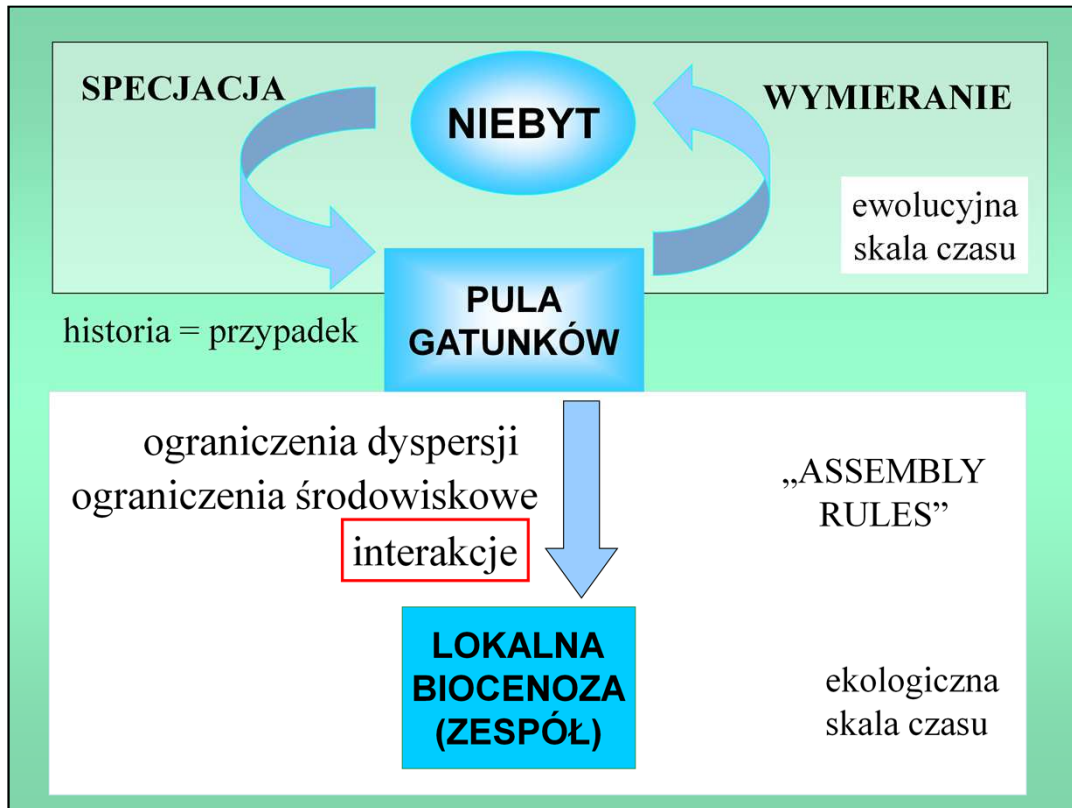
Główny czynnik: średnia (maksymalna) temperatura w okresie wegetacyjnym

Krebs 2009 6.8

Górna granica lasu. Bardzo wyraźnie widoczna. Mimo, że w terenie nie ma nieciągłości (np. jakiejs bariery geomorfologicznej), zmiana warunków klimatycznych ma charakter ciągły. Ale w tym gradiencie rośliny natrafiają na próg tolerancji fizjologicznej.



Przykład wyraźnego ograniczenia zasięgu przez dobrze określony czynnik klimatyczny. Znalezienie takiej koincydencji, wyjaśnienie przyczynowo-skutkowe wymaga potwierdzenia hipotezy przez niezależne badania fizjologiczne.



INTERAKCJE MIĘDZYGATUNKOWE

- Konkurencja
- Drapieżnictwo
- Pasożytnictwo
- Mutualizm



Interakcją międzygatunkową najczęściej identyfikowaną jako czynnik determinujący granice zasięgów jest konkurencja. Podobnie jak w przypadku czynników klimatycznych, także tu wzorzec występowania, sugerujący wykluczanie się gatunków, pozwala postawić hipotezę o zależności przyczynowo-skutkowej; wymaga to jednak potwierdzenie niezależnymi, bezpośrednimi badaniami (jak w tym wypadku).



Gatunki burunduków występują w górach na różnej wysokości, jeżeli w danym paśmie jest więcej niż jeden gatunek, to ich zasięgi pionowe się rozdzielają (niewielka strefa nachodzenia zasięgów); jeżeli jest tylko jeden gatunek, jego zasięg pokrywa zały zakresy wysokości. Jest to rodzaj „ekologicznego uwolnienia” – pośredni dowód realnego istnienia konkurencji między gatunkami o podobnych, ale nie identycznych niszach (nisze fundamentalne podobne, nisze realizowane mogą być różne).

INTERAKCJE MIĘDZYGATUNKOWE

- Konkurencja
- Drapieżnictwo
 - Przykład: okoń nilowy (wymarcie 300 gat. pielęgnicowatych) [Wielka Dolina Ryftowa]
 - Przykład: Kaktus *Opuntia stricta* → motyl *Cactoblastis cactorum* [Australia]
- Pasożytnictwo
- Mutualizm

Drapieżniki i ofiary współistnieją tylko tam, gdzie przez długi czas dobór doprowadził do ustalenia pewnej równowagi wydajności drapieżnika w trzebieeniu ofiar, i skuteczności ofiar w przetrwaniu (zwykle nie jest to równowaga stabilna na dłuższą metę). Każda zmiana sytuacji (pojawienie się nowych drapieżników lub ofiar, zanik jakichś gatunków ofiar spowodowany innymi czynnikami niż drapieżnictwo) powoduje skutki dla przetrwania pozostałych partnerów tej interakcji. Widać na eksperymentach „naturalnych” (niezamierzonych skutków działalności człowieka). Wprowadzenie okonia nilowego spowodowało wymarcie ryb w jeziorach W. Rowu Afrykańskiego; *Opuntia* – uciążliwy chwast; naturalny wróg (sprowadzony też z Argentyny) szybko je wykończył (sam nie ma wyspecjalizowanych wrogów).



Lates nilowy (*Lates niloticus*) jest gatunkiem rodzimym dla rzek i jezior afrykańskich (np. jez. Czad, Turkana, rzeki Kongo, Nil i inne), ale nie wszędzie, nie było go m.in. w jez. Wiktorii, gdzie introdukowano go w połowie XX w. jako atrakcyjny gatunek do połowów. Spowodował wymarcie kilkuset gatunków lokalnych endemitów (Cichlidae – szczególnie ciekawy przykład endemizmu w jez. afrykańskich).

INTERAKCJE MIĘDZYGATUNKOWE

- Konkurencja
- Drapieżnictwo
- Pasożytnictwo
 - Ptasia malaria (*Plasmodium*) (wytępienie endemicznych gatunków przez zawleczonego zarodźca) na Hawajach
- Mutualizm



Hawajka żółtożytna *Drepanis pacifica*

Podobnie rzecz się ma z pasożytami. Długotrwała koewolucja w jednym rejonie doprowadza do względnej równowagi, której zaburzenie wpływa na wielkość i przebieg granic zasięgu partnerów. Przykładem jest przedostanie się patogenu – zarodźca malarii ptasiej na Hawaje (wraz z nowymi dla Hawajów gatunkami ptaków, przywleczonych przez człowieka). Malaria doprowadziła do wytępienia szeregu gatunków endemicznych ptaków na Hawajach.

Drastyczne przykłady inwazyjnych patogenów – epidemie zawleczone przez konkwistadorów do Ameryki

INTERAKCJE MIĘDZYGATUNKOWE

- Konkurencja
- Drapieżnictwo
- Pasożytnictwo
- Mutualizm
 - Rośliny kwiatowe i wyspecjalizowani zapylacze, np. koniczyna i trzmiele w Nowej Zelandii

Tak samo gatunki uwikłane w zależności mutualistyczne wzajemnie wpływają na swoje zasięgi. Wiele przykładów, np. dot. zapylaczy. Zoogamia jest często interakcją rozproszoną (wiele gatunków roślin kwiatowych mogą zapylać te same gatunki owadów, i odwrotnie – jeden gatunek rośliny może być zapylany przez wiele rozmaitych gatunków zapylaczy), ale są też układy wyspecjalizowane (sprzyjają utrwaleniu się specjacji), gdzie gatunek rośliny ma wyspecjalizowany gatunek zapylacza. W takim wypadku zmiana liczebności lub zanik jednego z partnerów musi wywołać zgubne skutki dla populacji drugiego. Przykład z trzmielami: introdukowana do Nowej Zelandii koniczyna nie plonowała, ponieważ żaden z lokalnych zapylaczy nie potrafił jej zapylać. Dopiero introdukcja trzmieli, wyspecjalizowanych w zapylaniu koniczyny, radykalnie zmieniła sytuację (niektóre trzmiele specjalizują się w zapylaniu motylkowych). Obecnie nasila się problem masowego zaniku zapylaczy (błonkówek zwłaszcza), co już ma wpływ na działy rolnictwa i sadownictwa.







DYNAMIKA ZASIĘGÓW

OKRESOWE ZMIANY ZIMOWEGO ZASIĘGU 3 GATUNKÓW PTAKÓW BOREALNYCH



Sowa biała



Krzyżodziób modrzewiowy

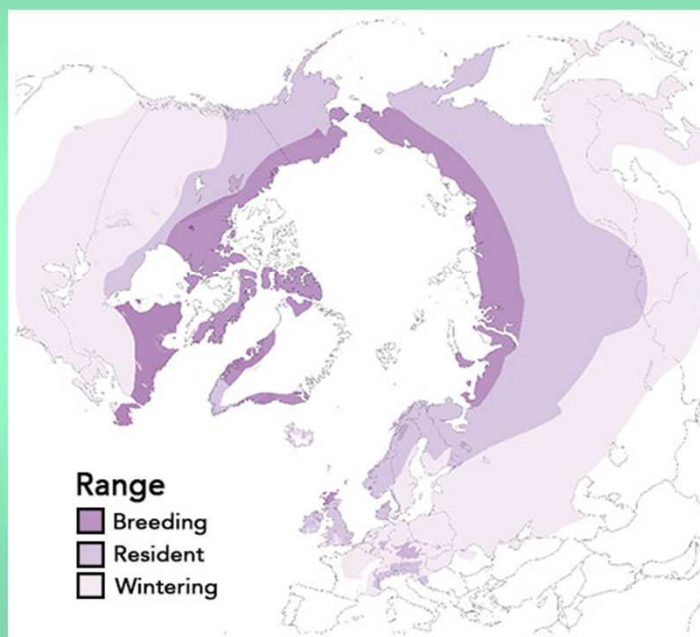


Czeczotka

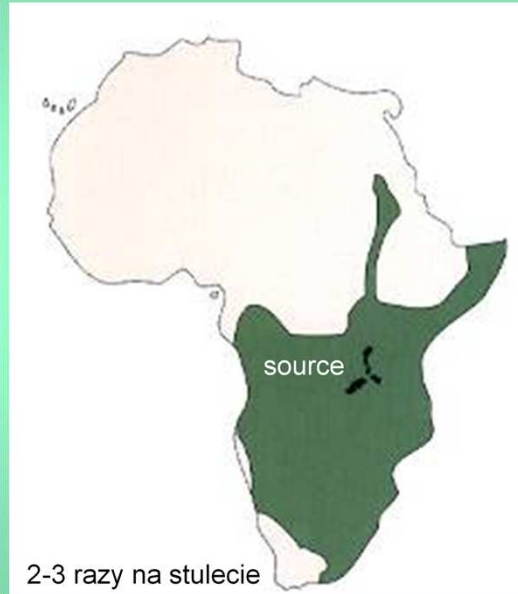
Lomolino et al. 2010

Sezonowe zmiany zasięgów – za sezonowymi zmianami warunków, w niektórych latach dużo dalszy zasięg

Sezonowe zmiany zasięgu czeczotki

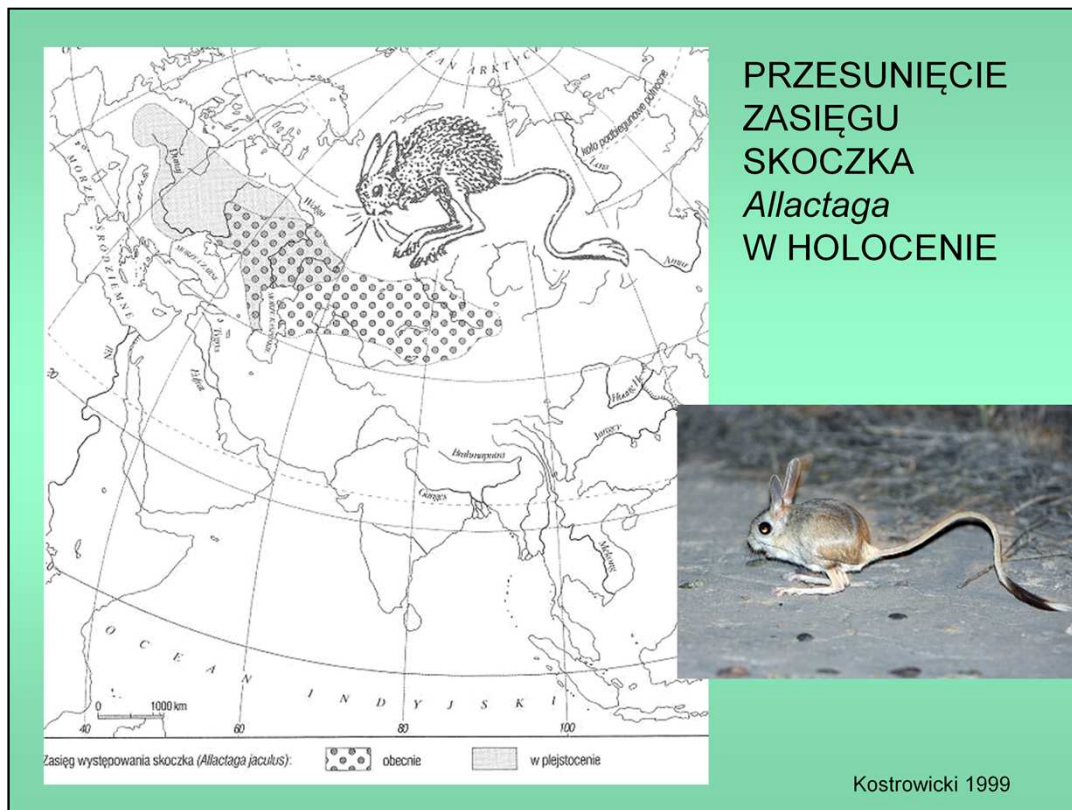


OKRESOWA ZMIANA ZASIĘGU SZARAŃCZY (*Nomadacris septemfasciata*)



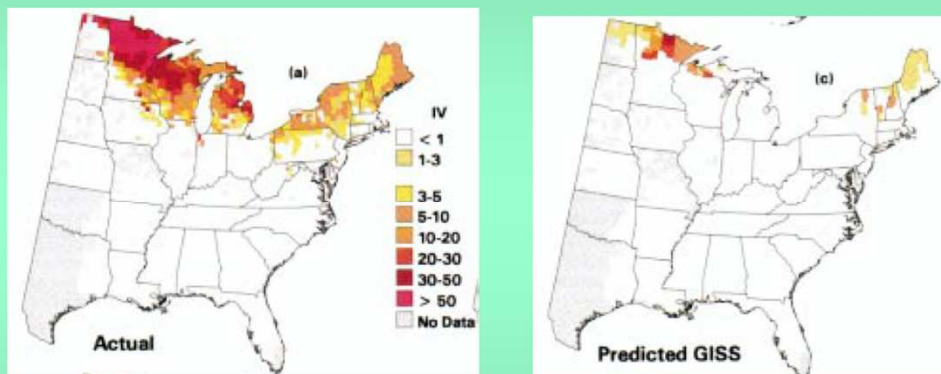
Lomolino et al. 2010 4.14

Masowe inwazje co kilka lat u szarańczy (2-3 razy na stulecie; intensywna dyspersja = próby trwałej zmiany zasięgu).



To samo dotyczy długotrwałych zmian klimatycznych i w związku z nimi – zmiany zasięgów

PRZEWIDYWANE ZMIANY ZASIĘGÓW
I OBFITOŚCI WYSTĘPOWANIA GATUNKÓW DRZEW
WE WSCHODNICH STANACH USA
WSKUTEK ZMIAN KLIMATYCZNYCH

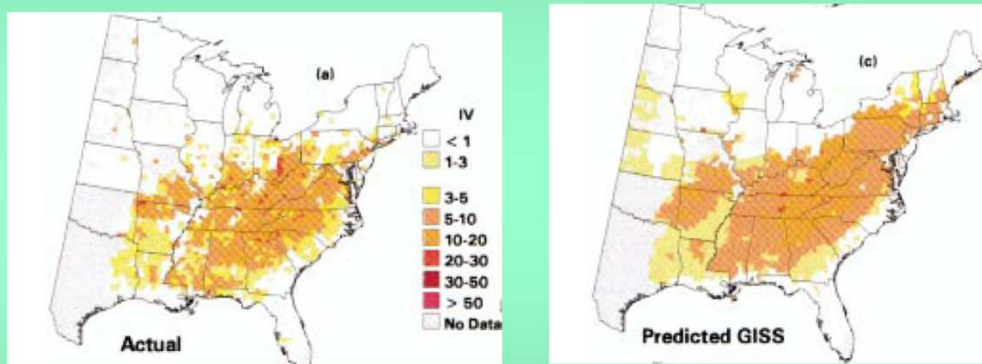


Populus tremuloides: gatunek, którego zasięg się skurczy

Iverson & Prasad; *Ecological Monographs*, 68(4), 1998

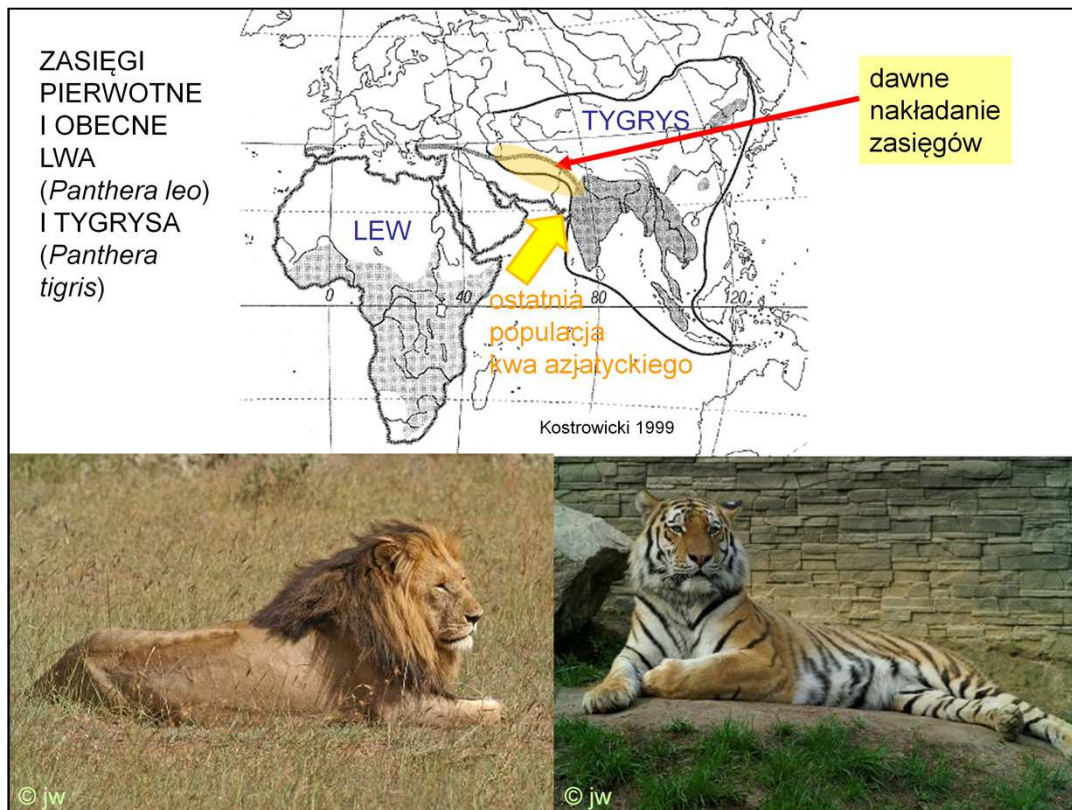
Dla każdego COUNTY (hrabstwa) określono parametry środowiskowe oraz obfitość (wsk. „importance value”) wszystkich gatunków; zrobiono wieloczynnikową analizę statystyczną, wiążącą występowanie z parametrami środowiskowymi. Następnie wg scenariuszy zmian globalnych (kilku; tu przykłady tylko dla jednego) oszacowano parametry środowiskowe dla każdego county, a stąd – obfitość poszczególnych gatunków. I zmapowano.

PRZEWIDYWANE ZMIANY ZASIĘGÓW
I OBFITOŚCI WYSTĘPOWANIA GATUNKÓW DRZEW
WE WSCHODNICH STANACH USA
WSKUTEK ZMIAN KLIMATYCZNYCH

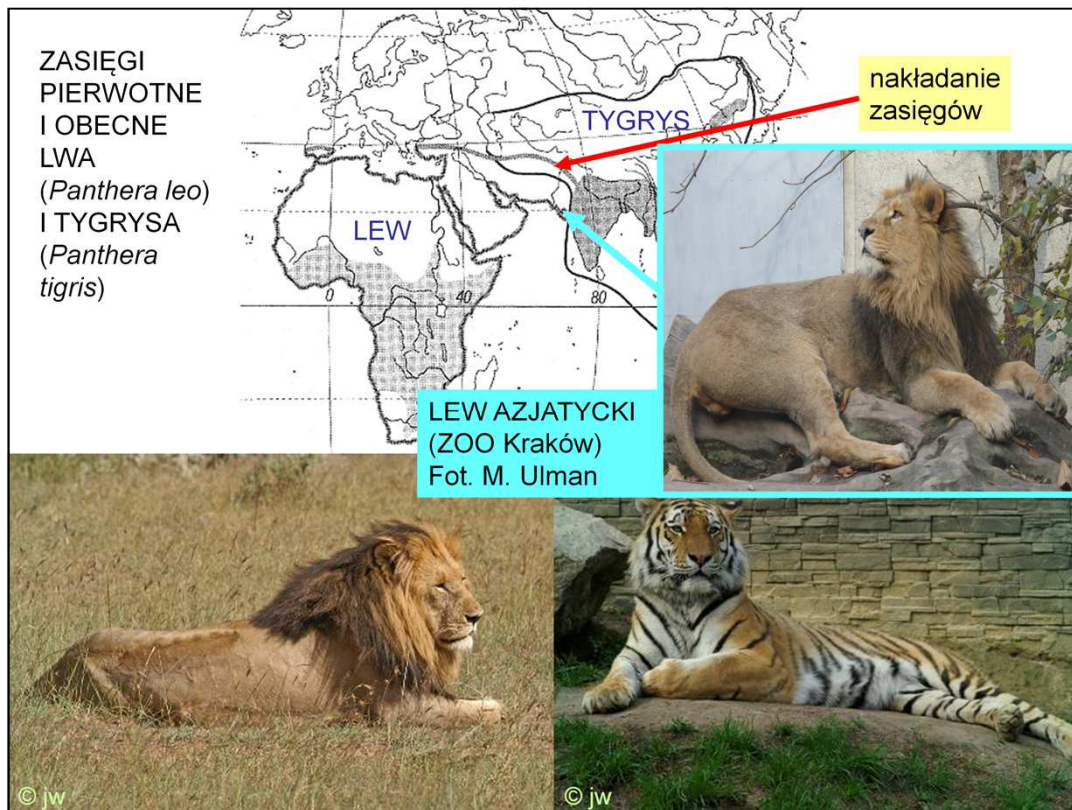


Cornus florida: gatunek, który może zwiększyć zasięg

Iverson & Prasad; *Ecological Monographs*, 68(4), 1998

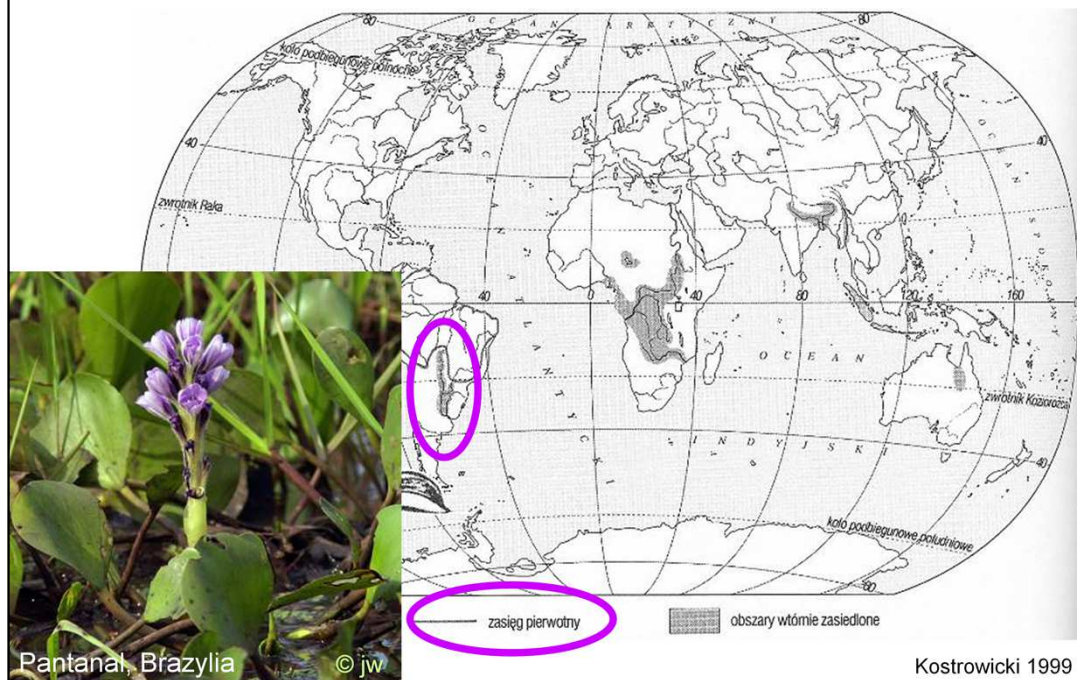


Już w historycznych czasach następowały znaczne zmiany zasięgów. Obecnie lew i tygrys (gatunki blisko spokrewnione) mają zasięgi rozłączne, ale jeszcze w czasach historycznych ich zasięgi były znacznie większe i częściowo się nakładały. Obecnie zasięgi tych gatunków nadal się kurczą, głównie wskutek łępienia przez człowieka. Zaznaczone na mapie uogólnione zasięgi wydają się ciągle, w rzeczywistości składają się z mozaiki niewielkich płatów, w których gatunki te nadal występują (przeważnie w ścisłych rezerwatach). Ostatnia populacja lwa azjatyckiego (500? osobników) w jednym rezerwacie w stanie Gudżarat w półn-zach. Indiach. (Jeden jest w krakowskim ZOO).



Już w historycznych czasach następowały znaczne zmiany zasięgów. Obecnie lew i tygrys (gatunki blisko spokrewnione) mają zasięgi rozłączne, ale jeszcze w czasach historycznych ich zasięgi były znacznie większe i częściowo się nakładały. Obecnie zasięgi tych gatunków nadal się kurczą, głównie wskutek tępienia przez człowieka. Zaznaczone na mapie uogólnione zasięgi wydają się ciągłe, w rzeczywistości składają się z mozaiki niewielkich płatów, w których gatunki te nadal występują (przeważnie w ścisłych rezerwatach).

DYSPERSJA HIACYNTA WODNEGO (*Eichhornia crassipes*) Z AMERYKI POŁUDNIOWEJ



Hiacynt wodny, przeniesiony jako roślina ozdobna do wielu tropikalnych i subtropikalnych rejonów świata, stał się plagą, zarastając szczególnie zbiorniki wodne.



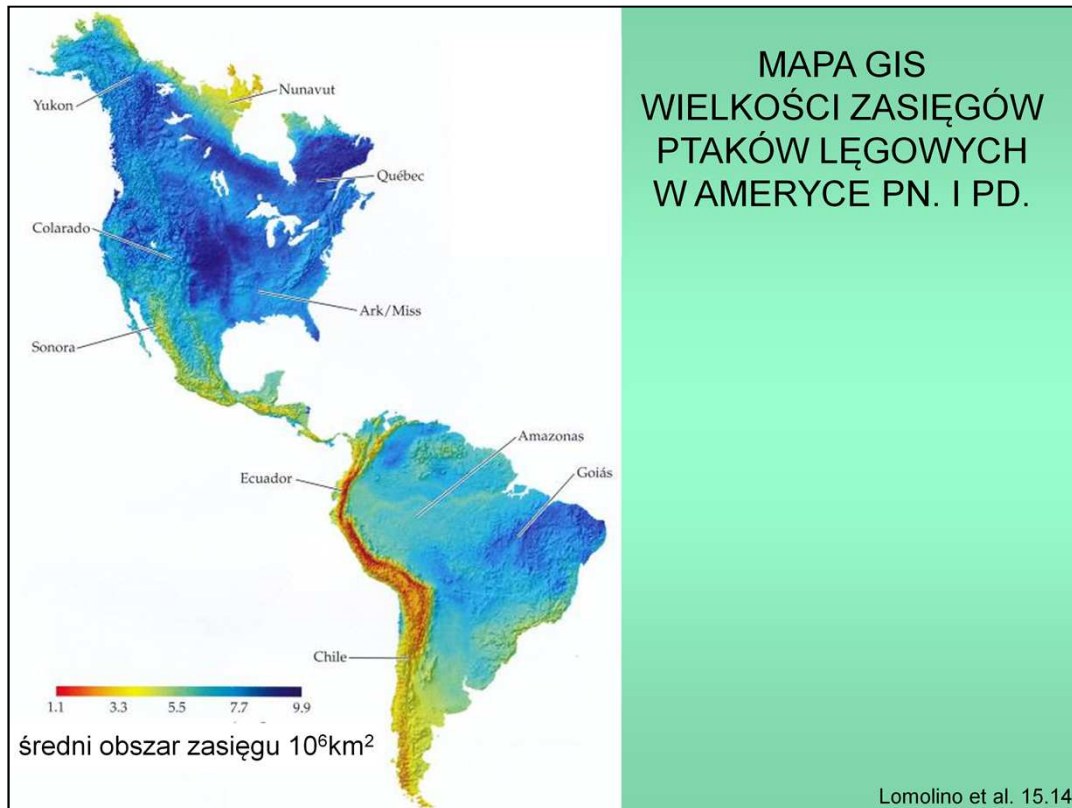
STARORZECZE ZAROSNIĘTE HIACYNTEM WODNYM
I SALWINIĄ WIELKĄ – SABAH, BORNEO

Salvinia molesta [„wiąśl”]



CO DETERMINUJE WIELKOŚĆ ZASIĘGU?

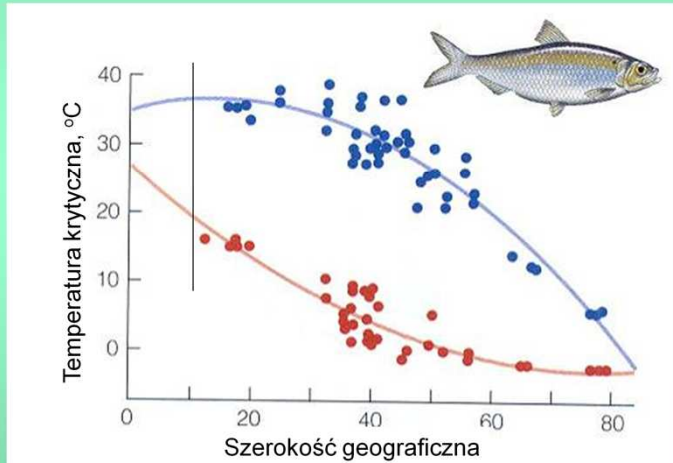
HIPOTEZA RAPOPORTA
HIPOTEZA JANZENA



Analizę zasięgów (i prezentację danych) ułatwia oprogramowanie GIS. Tu widać charakterystyczny wzorzec wielkości zasięgów gatunków ptaków lęgowych w Ameryce.

Zasięgi są mniejsze w górach, w pobliżu równika i biegunów, największe na otwartych (bezlśnych) nizinach w strefie umiarkowanej.

GRANICE TEMPERATUR KRYTYCZNYCH
(górnej i dolnej) DLA PŁYTKOWODNYCH
RYB MORSKICH
w zależności od szerokości geograficznej

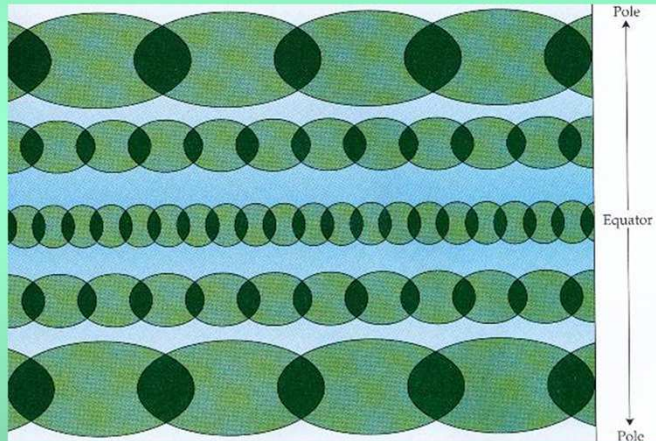


Hipoteza o sezonowej zmienności klimatycznej przewiduje, że ryby strefy umiarkowanej powinny mieć najszerszy zakres

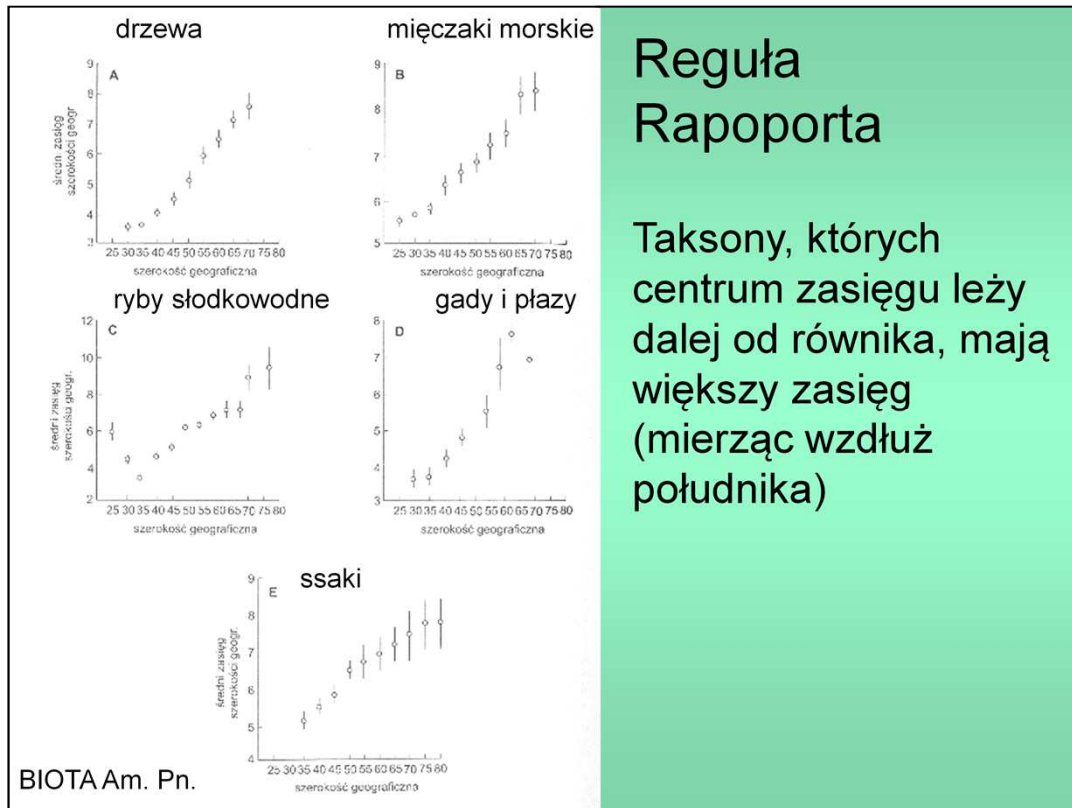
Krebs 2009; 7.6

W tzw. strefie umiarkowanej, gdzie występuje największa sezonowa amplituda warunków klimatycznych, organizmy muszą dysponować najszerszym zakresem tolerancji. Potwierdzają to dane empiryczne, jak na tym przykładzie.

WPŁYW SZEROKOŚCI GEOGRAFICZNEJ NA WIELKOŚĆ ZASIĘGU (REGUŁA RAPOPORTA)

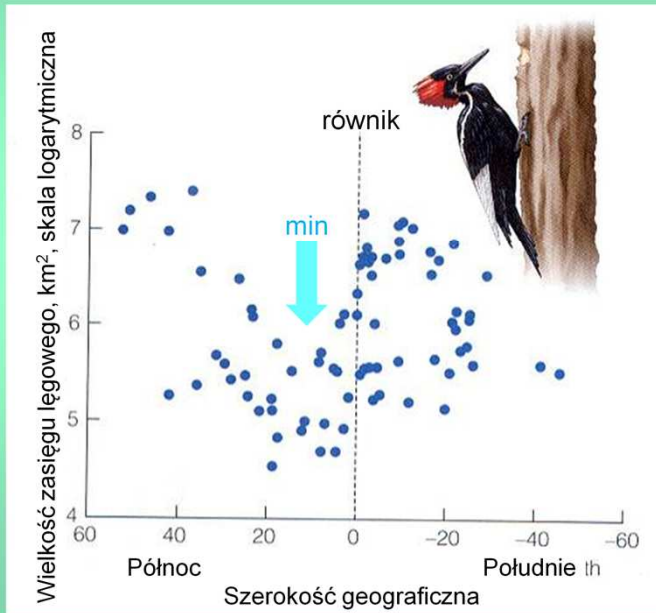


Argentyński zoogeograf Eduardo Rapoport zaproponował hipotezę, iż z powodu najszerszego zakresu tolerancji, gatunki strefy umiarkowanej powinny też mieć największe zasięgi geograficzne, podczas gdy stenobiotyczne gatunki tropikalne powinny mieć mniejsze zasięgi (jak na tym schemacie). Miałoby to skutki w postaci większej liczby gatunków w tropikach.



„Reguła Rapoporta” została potwierdzona na wielu przykładach.

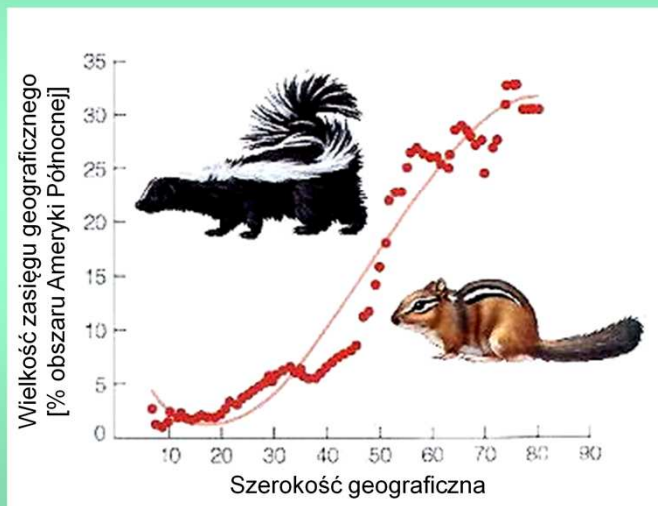
**WIELKOŚĆ ZASIĘGÓW GEOGRAFICZNYCH
DZIĘCIOŁÓW PÓŁNOCNO- I POŁUDNIOWOAMERYKAŃSKICH
W ZALEŻNOŚCI OD SZEROKOŚCI GEOGRAFICZNEJ (81 gatunków)**



Krebs 2009

Większość rozkładów wielkości zasięgów ma tendencję do tego, żeby powierzchnia zasięgu rosła ku biegunom, przy minimalnej wielkości blisko równika (nie dokładnie na samym równiku), jak na tym przykładzie amerykańskich dzięciołów.

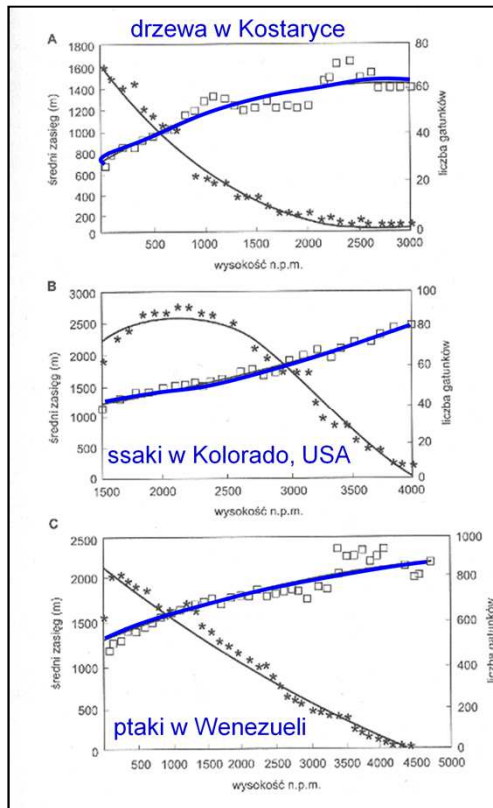
ZALEŻNOŚĆ WIELKOŚCI ZASIĘGU GEOGRAFICZNEGO OD SZEROKOŚCI GEOGRAFICZNEJ



Wielkość zasięgu
rośnie w miarę
oddalania się od
równika, zgodnie z
regułą Rapoporta

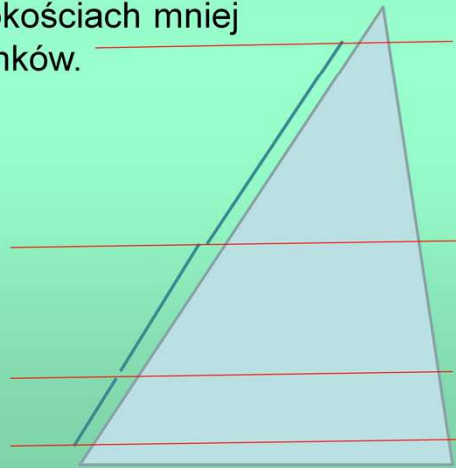
Krebs 2009 7.3

To również jest przykład wzorca empirycznego zgodnego z regułą Rapoporta.



Reguła Rapoporta w układzie pionowym

Taksony, których centrum zasięgu jest położone wyżej, mają również większy zasięg pionowy; na większych wysokościach mniej gatunków.



Ten sam mechanizm odpowiada za wzorec obserwowany w górach: gatunki, których centrum zasięgu mieści się wyżej, mają zasięgi większe, bo muszą być przystosowane do szerszego zakresu warunków, niż gatunki z nizin.

ZASIĘG A NISZA

Zasięg gatunku jest odzwierciedleniem jego niszy ekologicznej

- Zasięg potencjalny
- Zasięg realizowany
 - ograniczenie: dyspersja, konkurencja
- Nisza fundamentalna [=potencjalna]
- Nisza realizowana
 - ograniczenie: konkurencja

